ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА



ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

4-е издание

Под общей редакцией профессора,
доктора медицинских наук
Н. В. ЗИМКИНА

Допущено Комитетом по физической культуре и спорту при Совете Министров СССР в качестве учебника для институтов физической культуры

67790
137022

БІБЛІОТЕКА
Дніпровського державного
інституту фізкультури

Издательство «Физкультура и спорт»
Москва 1970

7А.06
З-62

В 4-м издании учебника «Физиология человека» общая схема последовательности изложения осталась той же, что и в 3-м издании. Вместе с тем почти все главы подверглись значительной переработке с целью обновления излагаемых данных и устранения некоторых недостатков, отмеченных читателями в прежних изданиях.

В связи с изменением общего объема книги материал большинства глав несколько сокращен.

Авторы будут благодарны за замечания по содержанию учебника. Их следует присылать по адресу: Ленинград 121, улица Декабристов 35, кафедра физиологии Института физической культуры им. П. Ф. Лесгафта.

6—9—1
Тем. план
1970 г. № 70

ВВЕДЕНИЕ

§ 1. Физиология и ее содержание

Физиология — наука, которая изучает функции живого организма, процессы, протекающие в нем, а также механизмы его деятельности. Наряду с широким изучением функций отдельных клеток, тканей, органов и систем органов важная цель физиологических исследований — выяснение механизмов функционирования целостного организма.

Являясь ветвью биологии, физиология опирается на данные других биологических наук — общей биологии и морфологии (анатомии, гистологии). Без знания морфологического строения клеток, тканей, органов и систем органов изучение их функций не может быть полноценным. Важнейшее значение для физиологической науки имеют химия и физика, так как все явления, происходящие в организме, обусловлены материальными процессами и в основе этих явлений лежат законы данных наук. В то же время в физиологии проявляются качественные особенности, отличающие живую природу от мертвой. Как указывает Ф. Энгельс, «Физиология, разумеется, есть физика и, в особенности, химия живого тела, но, вместе с тем, она перестает быть специальной химией; с одной стороны, сфера ее действия здесь ограничивается, но с другой — она поднимается на более высокую ступень»*. Совместно с определенными науками — биохимией и биофизикой *физиология изучает функциональные сдвиги в живых организмах и механизмы их регуляции.*

Некоторые разделы физиологии, в особенности физиология нервной системы и анализаторов, тесно соприкасаются с психологией.

Знания в области физиологии имеют большое значение для формирования диалектико-материалистического мировоззрения. Весьма важными вопросами, вокруг которых происходит борьба между материалистическим и идеалистическим мировоззрением,

---

* Ф. Энгельс. Диалектика природы. Политиздат. 1964, стр. 222.

являются развитие живого вещества из неживого и природа сознания человека. Полученные в результате физиологических исследований данные в сочетании с данными общей биологии, морфологии и других наук характеризуют переход от простейших форм жизни к более сложным и постепенное развитие функций организма. Физиология помогает четко представить то исключительное положение, которое человек, с его наиболее сложной и совершенной нервной системой, занял в ряду других представителей живых организмов. Вместе с тем общность ряда функций человека и животных показывает ближайшее родство между ними и происхождение от отдаленных общих предков.

Успехи в развитии физиологии дают возможность экспериментальным путем доказать несостоятельность такой разновидности идеализма, как витализм.

Важное значение в борьбе диалектико-материалистического мировоззрения с идеалистическим и с религиозными предрассудками имеет физиологическое учение И. М. Сеченова и И. П. Павлова об условнорефлекторных, или индивидуально приобретенных, формах поведения животных и человека. Это учение раскрывает материальную природу сложнейших форм приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям внешней среды. Анализ полученных при исследовании условнорефлекторной деятельности результатов позволил И. П. Павлову представить ценнейшие данные для естественнонаучного материалистического обоснования природы сознания и познаваемости всех явлений, протекающих в организме человека.

Это послужило новым доказательством диалектико-материалистического положения о первичности материи и вторичности сознания.

Физиология имеет важное теоретическое и практическое значение в подготовке специалистов различного (педагогического, медицинского, общебиологического, ветеринарного и зоотехнического) профиля. При подготовке лиц педагогического профиля изучение физиологии особенно необходимо для специалистов по физическому воспитанию и спорту. Учитывая, что при воздействии физическими упражнениями на организм человека изменяются морфологическая структура и функции ряда тканей, органов и систем органов, специалисты по физическому воспитанию должны руководствоваться данными биологических дисциплин, в частности физиологии. Для правильной организации физического воспитания знание физиологических закономерностей деятельности организма совершенно необходимо. Некоторые же виды спорта (авиационный, парашютный, подводный и др.), связанные с действием на организм таких факторов, как недостаточное содержание кислорода, значительные ускорения, резкие перепады давления и т. п., получили развитие только после того, как было дано физиологическое обоснование условий, при кото-

рых возможно безопасное выполнение ряда упражнений из этих видов спорта. Учет физиологических закономерностей является обязательным условием регуляции жизни при космических полетах.

В физиологии применяется ряд экспериментальных методов исследования, дополняемых наблюдениями. Острые опыты, при которых наркоз, боль и другие факторы искажают картину нормального течения функций организма, с совершенствованием методов исследования все больше и больше уступают место хроническим экспериментам. Благодаря этому стало возможным изучение функций нормального организма в условиях его нормального взаимодействия с окружающей средой.

В опытах на животных широко используются хирургические методы, связанные с экстирпациями (удалением) и пересадками органов и тканей, с образованием фистул для оттока наружу пищеварительных соков, мочи, крови и лимфы, с вживлением электродов для раздражения различных органов и тканей и отведения биотоков и т. д.

В исследованиях, проводимых на человеке, все большее распространение получают физические методы. Особенно ценно для физиологических исследований использование современной электронной аппаратуры. Она позволяет изучать функции не только периферических, но и глубоко расположенных органов и тканей и регистрировать различные показатели функций организма как контактным, так и радиотелеметрическим путем.

При трактовке физиологических данных общей теоретической и методологической основой является для советских физиологов *диалектический материализм.*

§ 2. Краткие сведения о развитии физиологии

Первоначальные представления о функциях организма были высказаны еще врачами и учеными Древней Греции — *Гиппократом* (460—312 гг. до н. э.), *Аристотелем* (384—322 гг. до н. э.), Древнего Рима — *Галеном* (201—131 г. до н. э.), врачами и учеными Древнего Китая, Индии и других стран. Изучение строения тела проводилось тогда в тесной связи с исследованиями функций, и на протяжении многих веков анатомия и физиология рассматривались вместе. В самостоятельную науку физиология выделилась лишь в XVII веке, когда наряду с наблюдениями над людьми и животными началась разработка экспериментальных приемов исследования. Важнейшее значение для формирования физиологии как отдельной науки имели работы ряда исследователей XVII века: открытие *В. Гарвеем* (1578—1657) кругов кровообращения, формулирование *Р. Декартом* (1596—1650) понятия о рефлексе и исследования *Д. Борелли* (1608—1679) по вопросам механики движений. Особенного расцвета физиология

достигла в XIX веке. Еще большими успехами в разработке физиологических проблем характеризуется XX век.

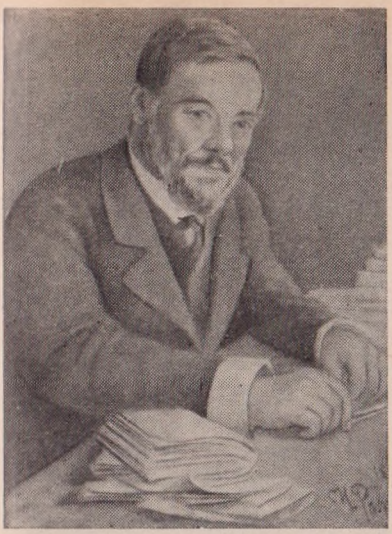
Из зарубежных исследователей значительное влияние на развитие физиологии оказали *Ф. Мажанди* (1787—1862), *Клод-Бернар* (1813—1877), *Л. Лапик* (1866—1952) — Франция; *И. Мюллер* (1801—1858), *К. Людвиг* (1816—1895), *Э. Дюбуа-Реймон* (1818—1878), *Г. Гельмгольц* (1821—1894), *Э. Пфлюгер* (1829—1910) — Германия; *Ч. Белл* (1778—1842), *Дж. Ленглей* (1852—1925), *Ч. Шеррингтон* (1855—1949) — Англия; *Л. Гальвани* (1737—1798), *А. Моссо* (1846—1910), *Л. Лючиани* (1840—1919) — Италия; *В. Кэннон* (1871—1945) — США; *В. Эйнтговен* (1860—1927), *Р. Магнус* (1873—1927) — Голландия; чех *Ян Пуркинье* (1787—1862) и многие другие.

Большой вклад в развитие физиологии внесли наши отечественные ученые. Еще в середине XVIII века гениальный русский ученый *М. В. Ломоносов* (1711—1765) обогатил физиологию своими представлениями о законе сохранения материи и о трехкомпонентности цветового зрения. Интересными были работы *А. М. Филомафитского* (1807—1849) о действии наркоза и *В. А. Басова* (1812—1879) по изучению функции желудка с помощью наложения фистул.

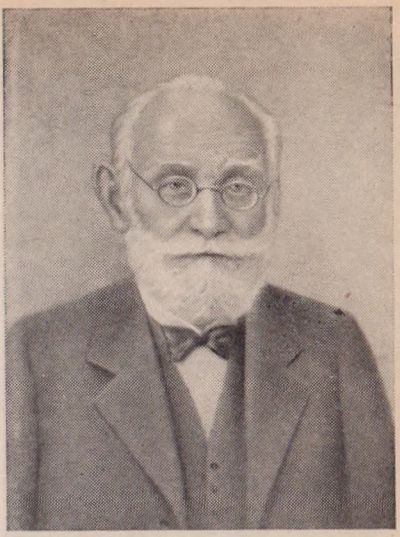
Важнейшее значение для прокладывания новых, оригинальных путей русской физиологии имели материалистические идеи, сформулированные в работах великих русских революционных демократов — *В. Г. Белинского, А. И. Герцена, Н. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова, Д. И. Писарева.* Под влиянием этих идей сложилось мировоззрение «отца русской физиологии» *И. М. Сеченова* (1829—1905), развившего научные представления о физиологии нервной системы, дыхания, утомления и т. д. Особенно важное значение имела его работа «Рефлексы головного мозга» (1863). В ней И. М. Сеченов изложил свои материалистические взгляды на природу произвольных движений и психических явлений.

Крупнейший вклад в развитие современной физиологии внес великий отечественный физиолог *И. П. Павлов* (1849—1936). Большое значение имеют его работы по иннервации сердца. Весьма ценны его исследования по нервной трофике. Разработав новые, оригинальные методы хирургических операций, И. П. Павлов получил возможность изучать физиологические процессы в целостном организме здорового животного. Используя эти методы в своих исследованиях, И. П. Павлов и его сотрудники полностью перестроили целый раздел физиологии — пищеварение. Разрабатывая учение об условных рефлексах, И. П. Павлов создал совершенно новый раздел физиологии — физиологию высшей нервной деятельности.

Новый подход к исследованию физиологических функций, разработанный И. П. Павловым, значительно расширил возмож-



И. М. Сеченов

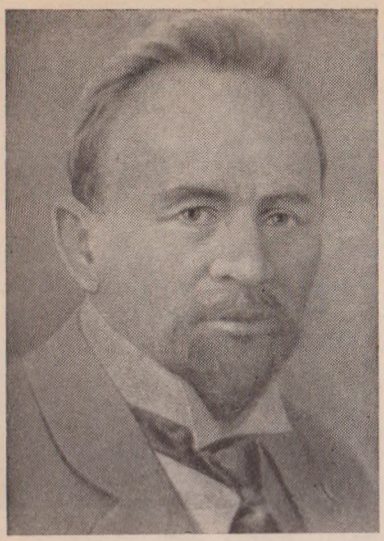


И. П. Павлов

ности физиологической науки — сделал возможным изучение не только функций отдельных органов и систем органов, но и жизнедеятельности целостного организма, непрерывно взаимодействующего с внешней средой.

Работы И. П. Павлова имеют важнейшее значение и для формирования диалектико-материалистического мировоззрения. Изучение высшей нервной деятельности и закономерностей приспособления организма к воздействиям внутренней и внешней среды позволило экспериментально подтвердить правильность основного положения марксизма-ленинизма о первичности материи и вторичности сознания.

И. П. Павлов был учителем многих крупнейших советских физиологов. Среди них прежде всего следует отметить *Л. А. Орбели* (1882—1958), одного из создателей нового направления в физиологии — эволюционной физиологии. Он внес важный вклад во все разделы физиологической науки, в особенности в физиологию мышечной деятельности, симпатической нервной системы, мозжечка и органов чувств. Значительна его роль также в развитии физиологии физической культуры и спорта. Им впервые организована кафедра физиологии в физкультурном вузе (Ленинградский институт физической культуры им. П. Ф. Лесгафта), которой он заведовал с 1919 по 1927 г. Вместе с многочисленными сотрудниками Л. А. Орбели изучал различные вопросы двигательной деятельности: механизмы координации движений, адаптационно-трофические влияния симпатической нервной системы,



Н. Е. Введенский

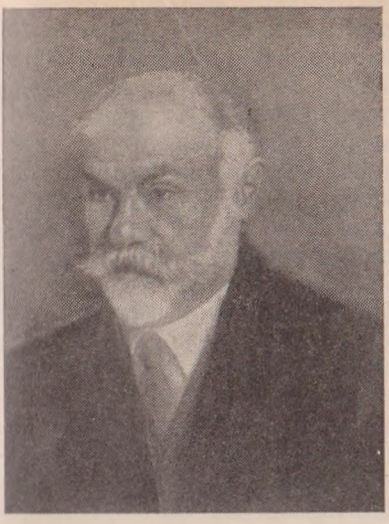


А. А. Ухтомский

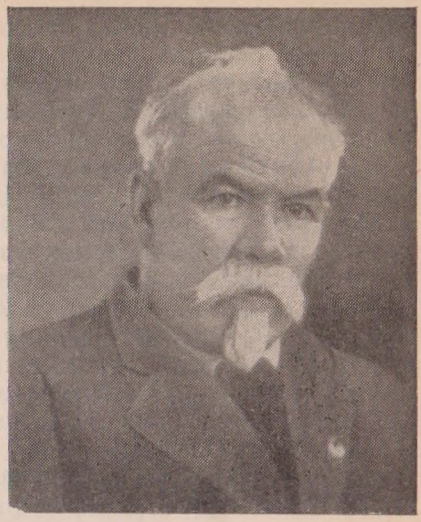
функции мозжечка. Многие его ученики стали крупными специалистами в области физиологии спорта.

Учениками И. П. Павлова были также *К. М. Быков* (1886—1959), в лаборатории которого весьма успешно исследовалась условнорефлекторная регуляция деятельности внутренних органов, и *Г. В. Фольборт* (1886—1961), много занимавшийся вопросами утомления и восстановления.

Крупнейшими представителями отечественной физиологии являются *Н. Е. Введенский* (1852—1922) и его ученик *А. А. Ухтомский* (1875—1942). Их труды по физиологии нервной системы считаются классическими. Н. Е. Введенский первым обнаружил в мышцах явления оптимума и пессимума и частые колебания биотоков. Он создал оригинальную теорию о физиологической природе возбуждения и торможения, лабильности и учение о парабиозе. Большую ценность представляют также его работы о координации деятельности мышц. Дальнейшее развитие идеи Н. Е. Введенского получили в лабораториях его ученика А. А. Ухтомского, открывшего закон доминанты в деятельности нервной системы. Он исключительно успешно продолжал изучение явлений возбуждения, торможения, парабиоза, лабильности и т. п. Многие его работы связаны с физиологией двигательного аппарата и легли в основу созданной после революции советской физиологии труда.



Л. А. Орбели



А. Н. Крестовников

Большое значение для развития общей физиологии имели труды и других отечественных ученых: *Ф. В. Овсянников* (1827—1906) выявил локализацию сосудодвигательного центра в продолговатом мозгу; *И. Ф. Цион* (1842—1912) обнаружил в дуге аорты рецепторы, раздражаемые изменением кровяного давления; *В. Я. Данилевский* (1852—1939) разрабатывал вопросы биоэлектрических явлений и термодинамики мышечной ткани; *Н. А. Мислявский* (1854—1929) уточнил локализацию дыхательного центра в продолговатом мозгу; *А. Ф. Самойлов* (1867—1930) был крупнейшим исследователем в области электрофизиологии; *П. П. Лазарев* (1878—1942) известен как один из основателей биофизики и как большой специалист в области общей физиологии органов чувств.

Из общей физиологии постепенно выделился новый ее раздел — физиология спорта. Теоретические предпосылки для возникновения и развития в Советском Союзе физиологии спорта можно найти в многочисленных работах И. М. Сеченова, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, А. А. Ухтомского, Л. А. Орбели и ряда других отечественных физиологов, разрабатывавших проблемы, связанные с выяснением: 1) механизма мышечной деятельности, в частности координации движений, 2) формирования двигательных условных рефлексов, 3) особенностей вегетативных функций (кровообращения, дыхания, обмена веществ и т. д.) при мышечных напряжениях, 4) природы утомления. На-

ряду с этим еще в конце прошлого века были опубликованы отдельные работы, посвященные изучению физиологических функций при физических упражнениях (*И. О. Розанов, С. С. Груздев, Ю. В. Блажевич, Н. К. Горбачев* и др.). Однако систематическое изучение физиологических основ физического воспитания началось значительно позже — лишь после Великой Октябрьской социалистической революции. Большой прогресс науки и бурное развитие физкультурного движения в Советском Союзе обусловили появление в 30-х годах физиологии спорта. В создании этого раздела физиологии особенно большая заслуга принадлежит ученику И. П. Павлова и Л. А. Орбели — *А. Н. Крестовникову* (1885—1955). Вместе со своими сотрудниками он принял участие в разработке всех важнейших разделов физиологии спорта. А. Н. Крестовников был первым автором отечественной монографии по физиологии спорта и специального учебника по физиологии для физкультурных вузов. Для развития советской физиологии спорта важны также работы ряда других физиологов спорта и физиологов труда, которые разрабатывают актуальные вопросы физиологии спорта на кафедрах институтов физической культуры и в лабораториях различных научно-исследовательских институтов.

Проблемы физиологии спорта в настоящее время широко разрабатываются также во многих социалистических странах (Болгарии, Польше, Румынии, Чехословакии и др.) и в ряде других государств (Италии, США, ФРГ, Швеции и др.).

§ 3. Понятие о некоторых особенностях организма и регуляции его функций

Обмен веществ в организме. Характерной особенностью живого организма, всех его клеток, является обмен веществ. В организме непрерывно происходят процессы ассимиляции и диссимиляции. *Ассимиляция* заключается в усвоении поступающих в организм веществ и переработке их в химические соединения, свойственные различным клеткам данного организма. *Диссимиляция* представляет собой расщепление различных химических веществ с последующим выведением их из организма или же с использованием для образования новых химических соединений, необходимых для клеток и тканей.

Возбудимость и возбуждение. Клетки и ткани характеризуются возбудимостью и протеканием в них процесса возбуждения. *Возбудимостью* называется способность клеток и тканей переходить из состояния покоя в деятельное состояние, *возбуждением же* — деятельное состояние, проявляющееся в возникновении и проведении нервных импульсов, в сокращении мышц, в выделении железами секрета и т. п.

Состояние возбуждения возникает при действии на возбудимые ткани различного рода агентов внешней (свет, звук, запахи, электрический ток и т. д.) и внутренней (изменение химизма, давления и т. д.) среды.

В различных клетках и тканях признаки возбуждения имеют как общие, так и специфические особенности. В любых возбудимых образованиях возбуждение всегда сопровождается такими общими проявлениями, как повышение интенсивности обмена веществ, увеличение теплопродукции и изменение электрических потенциалов возбужденных частей клеток и тканей. Наряду с этим всегда имеют место и специфические признаки возбуждения: сокращение в мышцах, выделение различных веществ в железах (пищеварительных соков, пота, слезной жидкости, гормонов) и т. д.

Возбуждение в клетках организма возникает при действии различных физических или химических раздражителей. *Раздражителем* называется любой вид энергии, способный привести живые ткани в состояние возбуждения, *раздражением* — процесс воздействия раздражителя на живую ткань.

Раздражители могут быть общими и специальными. *Общие раздражители* способны вызывать процесс возбуждения в целом ряде возбудимых тканей: электрический ток, механическое воздействие (давление, тепло, некоторые химические вещества — кислоты, щелочи, соли). *Специальные, или адекватные, раздражители* вызывают возбуждение только в особых образованиях — рецепторах, приспособленных для восприятия данной энергии: свет — в рецепторах сетчатки глаза, звук — в рецепторах улитки и т. д.

Минимальная сила раздражения, способная вызвать процесс возбуждения, называется *порогом раздражения* (порогом возбудимости).

Важнейшим показателем возбуждения в клетках и тканях являются возникающие в них изменения электрических потенциалов (см. главу IX). Возбужденные участки, в отличие от невозбужденных, всегда характеризуются электроотрицательностью, т. е. снижением потенциала. Это снижение электрического потенциала позволяет судить о времени возникновения и длительности возбудительного процесса.

Регистрация электрических процессов в нервной, мышечной и других тканях показала, что возбуждение проявляется в виде чередующихся кратковременных циклов (волн), протекающих в нервах и скелетных мышцах обычно с частотой в несколько десятков раз в 1 сек. В сердечной мышце эта частота меньше: около одного раза в 1 сек. в покое и 2—5 раз при мышечной деятельности. В гладких мышцах частота циклов возбуждения еще меньше. Скорость возникновения и протекания процессов возбуждения характеризует так называемую *лабильность*, измеря-

емую максимальным количеством циклов возбуждения, которое может осуществляться в возбудимой ткани (мышце, нерве и т. д.) в 1 сек.

Наряду с процессами возбуждения, характеризующими деятельное состояние клеток и тканей организма, в них могут происходить процессы *торможения*. Торможение противоположно возбуждению, оно угнетает или полностью прекращает деятельное состояние.

Возбудимые ткани обладают особым свойством — проводимостью, т. е. способностью передавать возбуждение с одних участков на другие. Например, возбуждение, возникающее в нервной клетке, распространяется на ее отростки, и наоборот. Наличие специальных морфологических структур обеспечивает передачу возбуждения с одних клеток на другие. Так, в нервной системе возбуждение может распространяться с одних невронов на другие. Кроме того, оно может передаваться с аксонов (длинных отростков) нервных клеток через синапсы на мышечные, железистые и другие клетки. *Синапсами* называются морфологические структуры, в которых происходит передача возбуждения с окончаний нервных волокон на другие нервные, а также на мышечные или железистые клетки. Синапсы между нервными волокнами и нервными клетками называются *межнейральными*, между нервными волокнами и мышечными клетками — *нервно-мышечными* и между нервными волокнами и клетками желез — *нервно-секреторными*.

Характерная особенность передачи возбуждения в синапсах — участие специального химического посредника, называемого *медиатором*. В большинстве синапсов медиатором является *ацетилхолин*. В нервно-мышечных и нервно-секреторных синапсах симпатической нервной системы (за исключением синапсов симпатических нервов в потовых железах) медиатором служит *симпатин* — вещество, близкое по своей химической структуре к гормону адреналину.

Организм как целое. Различные клетки, ткани и органы в целом организме функционируют в теснейшем взаимодействии друг с другом. Вследствие этого изменение функций одних органов может влиять на состояние многих других. Например, снижение работоспособности сердца и возникающее при этом ухудшение кровоснабжения неблагоприятно сказываются на функции нервной системы, желез внутренней секреции и других органов. Вместе с тем изменения состояния нервной системы и функций желез внутренней секреции (надпочечников, щитовидной железы и др.) воздействуют на характер деятельности сердца, в частности влияя на ритм и силу его сокращений. Поэтому материалистическая физиология считает, что *организм всегда функционирует как единое целое*, в котором отдельные части находятся в непрерывном взаимодействии друг с другом.

Такое же непрерывное взаимодействие происходит между организмом и внешней средой. Организм человека наряду с общеприродной взаимодействует и с *социальной средой,* оказывающей на него огромное влияние. При взаимодействии с социальной средой важнейшая роль принадлежит *второй сигнальной системе*— основе речи и мышления человека.

Гуморальные и нервные механизмы взаимодействия организма с внутренней и внешней средой. Взаимодействие организма осуществляется гуморальным, т. е. через жидкости, и нервным путем. На действие внутренних и внешних раздражителей организм отвечает реакциями, проявляющимися в повышении или угнетении деятельности различных органов и тканей.

Взаимодействие гуморальным путем обусловливает в основном взаимосвязь во внутренней среде организма, т. е. между органами, тканями и клетками. Основной жидкостью, через которую осуществляются гуморальные влияния, является кровь. В нее поступают гормоны, образующиеся в железах внутренней секреции, и различные *продукты обмена веществ (метаболиты),* в том числе углекислота. Метаболиты и гормоны могут влиять на некоторые органы и ткани, возбуждая или угнетая их деятельность. Например, углекислота возбуждает дыхательный центр, гормон надпочечников адреналин усиливает работу сердца и угнетает сократительную деятельность мышц кишечника, мочевого пузыря и т. д. Гуморальные раздражители характеризуются одновременным действием на многие органы и ткани и медленностью распространения по организму (со скоростью крови).

В процессе эволюции животного мира наряду с гуморальной регуляцией функций возник более совершенный механизм регуляции функций— нервный. Он обеспечивает быструю сигнализацию об изменениях во внешней и внутренней среде и также быстро наступающие и вместе с тем специализированные ответные реакции. При этом нервные влияния могут оказываться на различные органы и ткани как непосредственным путем, так и через железы внутренней секреции путем регуляции количества вырабатываемых в них гормонов. Воздействие нервной системы на функции организма через железы внутренней секреции называется нервно-гуморальной регуляцией.

Нервная система регулирует функции организма рефлекторным путем. Осуществляемая при участии центральной нервной системы ответная реакция организма на раздражение называется *рефлексом.* Морфологический субстрат рефлекторных реакций — *рефлекторная дуга* представляет собой путь, по которому возбуждение в виде нервных импульсов распространяется от места раздражения до органа, выполняющего ответную реакцию. Рефлекторная дуга состоит из следующих основных элементов: 1) *рецепторов,* 2) *центростремительных (эфферентных, чувстви-*

тельных) невронов, проводящих возбуждение в центральную нервную систему, 3) *вставочных, или передаточных, невронов* в центральной нервной системе, 4) *центробежных, или эфферентных, невронов* (двигательных, секреторных, проводящих возбуждение к периферическим органам), 5) *исполнительных органов* — мышц, желез и т. д.

Рефлексы могут быть: 1) врожденными, или *безусловными*, и 2) приобретенными в течение жизни, или *условными*. Примером безусловных рефлексов могут служить отдергивание руки при уколе, разгибание в коленном суставе при ударе по сухожилию четырехглавой мышцы бедра (коленный рефлекс), выделение слюны при действии пищи на рецепторы слизистой оболочки ротовой полости и т. д.

При сочетании действия ранее индифферентного (безразличного) раздражителя с действием раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс, вырабатывается условный рефлекс. Этот рефлекс при неподкреплении его безусловным может угасать. Условные рефлексы являются важнейшим фактором приспособления организма человека к изменяющимся условиям жизни и лежат в основе двигательных навыков (трудовых, спортивных) и речи. Осуществление рефлекторных реакций регулируется нервными центрами, расположенными в различных отделах нервной системы. Спинной мозг может осуществлять только *простейшие виды рефлексов*, в частности сегментарные. Нервные центры, координирующие деятельность многих сегментов мозга, называются *надсегментарными.* Например, в продолговатом мозгу имеются такие надсегментарные центры, как дыхательный и сосудодвигательный, координирующие деятельность сегментарных нервных центров спинного мозга. Еще более выражены надсегментарные функции в высших нервных центрах, в особенности в коре больших полушарий головного мозга, регулирующей наиболее сложные формы приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям среды.

Гуморальные и нервные механизмы регуляции функций взаимно дополняют друг друга. Но ведущая роль при этом принадлежит нервной системе, регулирующей наиболее тонкие формы приспособления организма ко всем изменениям внутренней и внешней среды.

Часть I
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Глава I.
КРОВЬ

§ 1. Понятие о функциях и составе крови

Функции крови. Кровь, циркулирующая по кровеносным сосудам вместе с лимфой и межтканевой жидкостью, составляет внутреннюю среду организма человека и животных. Через кровь осуществляются следующие функции:

1) уравновешивание физико-химических процессов во внутренней среде организма, транспорт различных веществ, необходимых для роста и развития систем организма;

2) защитная функция, способствующая повышению сопротивляемости инфекциям и кровотечениям;

3) дыхательная функция — транспорт газов, кислорода и углекислого газа между альвеолами легких и тканями.

Под влиянием изменения условий внешней среды и в процессе деятельности организма возникают колебания физических и химических свойств во внутренней среде. Уравновешивание этих колебаний осуществляется путем регуляции осмотического давления крови, выравнивания кислотно-щелочной реакции крови и путем поддержания оптимального уровня водно-солевого и белкового ее состава.

Кровью транспортируются белки, участвующие в построении тканей, глюкоза, имеющая большое значение для энергетических процессов, и ряд других важнейших для жизни веществ, например гормоны, поступающие в кровь из желез внутренней секреции.

Повышение сопротивляемости инфекциям достигается благодаря уничтожению болезнетворных микроорганизмов клеточными элементами крови, образованию в организме особых веществ — *антител*, обладающих противобактерийными свойствами, и *антитоксинов*, которые противодействуют ядовитым веществам, выделяемым бактериями. В результате создается *невосприимчивость организма* к вредно действующим факторам среды (иммунитет).

Защита организма от кровотечений происходит вследствие образования сгустка: на месте ранения кровеносного сосуда

кровь из жидкого состояния превращается в желеобразный сгусток — тромб. Весьма важный в биологическом отношении процесс свертывания крови может ускоряться и под влиянием различных раздражителей внешней среды и при двигательной деятельности.

Дыхательная функция крови осуществляется путем связывания и переноса кислорода от легких к тканям и углекислого газа от тканей к легким. Этот процесс является важной составной частью функции дыхания и подробно рассматривается в главе III.

Изучать функцию крови можно лишь хорошо зная ее состав.

Состав крови. Кровь состоит из жидкой части — плазмы и форменных элементов: белых кровяных телец (лейкоцитов), кровяных пластинок (тромбоцитов) и красных кровяных телец (эритроцитов). Общее количество крови человека составляет примерно $^1/_{13}$ веса тела (у взрослых — 5—6 л), плазма крови составляет 55% этого количества, а форменные элементы — 45%. По кровеносным сосудам движется не вся кровь. Значительная часть, иногда до 50%, находится в резерве — *депо крови*: в селезенке, печени, подкожной клетчатке и других тканях. В них находится кровь с повышенным содержанием форменных элементов в единице объема. При необходимости, например при физической работе, кровь из депо поступает в общий круг кровообращения.

Уменьшение количества крови более чем на $^1/_3$, например при кровотечениях, опасно для жизни. Однако потеря крови в небольших количествах, в пределах 200—400 мл, для здоровых людей не представляет вреда. Это делает возможным взятие порций крови у людей для исследования, консервирования и широкого использования в лечебных целях. Исключительно важное значение для лечения многих заболеваний, а иногда и для спасения жизни человека имеет переливание крови. Лица, дающие свою кровь для лечебных целей, называются *донорами,* а пациенты, которым переливается кровь,— *реципиентами.* Взятием крови, ее консервированием и переливанием занимаются в клинических условиях и в специальных учреждениях (в системе так называемой службы переливания крови).

Для полноценного переливания крови необходим строгий учет совместимости крови доноров с кровью реципиентов. Кровь всех людей делят на 4 группы, каждая из которых характеризуется определенными свойствами совместимости с кровью других лиц. Совместимость крови при ее переливании зависит от содержания в ней специальных веществ — *агглютиногенов* в эритроцитах и *агглютининов* в плазме. Взаимодействие агглютиногенов с агглютининами при попадании эритроцитов переливаемой крови в плазму крови реципиента может привести к склеиванию эритроцитов в комочки — к *агглютинации крови,* которая представляет большую опасность для жизни, так как комочки эритроцитов

могут закупорить мелкие кровеносные сосуды и выключить кровоснабжение тех или иных органов тела. В связи с этим необходимо строжайшее соблюдение правил переливания различных групп крови. Кровь I (0) группы можно переливать в кровь любого человека. Поэтому лица, имеющие эту группу крови, называются *универсальными донорами.* Переливание же крови любой из групп в кровь I (0) группы недопустимо, так как вызывает склеивание эритроцитов крови донора. Кровь, при переливании которой в кровь этих групп, кроме собственной, происходит агглютинация, относится к IV (AB) группе. Переливание любой крови в кровь IV (AB) группы не вызывает агглютинации, поэтому людей с такой кровью называют *универсальными реципиентами.* Кровь II (A) группы можно переливать только в кровь одноименной и IV (AB) групп, а кровь III (B) группы — лишь в кровь этой же или IV (AB) групп. В настоящее время известны и многие другие факторы, влияющие на успешность переливания крови.

Плазма крови состоит из воды (90—92%), различных белков (около 4,5% альбуминов и до 3,5% глобулинов), глюкозы (85—110 мл%), аминокислот и минеральных веществ (около 0,9%). В состав минеральных веществ входят ионы Na; K; Ca; Mg; Cl; HPO_4; HCO_3.

Лейкоциты (белые кровяные тельца) представляют собою клетки крови, снабженные ядрами. В 1 мм³ содержится 6000—8000 лейкоцитов. Они образуются в костном мозгу, в селезенке и лимфатических узлах и не одинаковы по своему строению.

Лейкоциты состоят из клеток, протоплазма которых имеет зернистое строение,— гранулоцитов, и клеток, не имеющих зерен в протоплазме,— агранулоцитов.

Зернистые клетки, образующиеся в костном мозгу, составляют 70—75% всех лейкоцитов. Они делятся на группы по форме ядра и по способности окрашиваться различными красками: эозинофилы (1—4%; имеют круглые ядра и окрашиваются кислыми красками — эозином), базофилы (0,1%; имеют круглые ядра и окрашиваются основными красками), нейтрофилы (около 70%; имеют сегментированные ядра и окрашиваются нейтральными красками), палочкоядерные (3—5%) и юные (0—1%). Две последние группы клеток являются незрелыми нейтрофилами с характерными несегментированными ядрами, по форме напоминающими палочки (палочкоядерные) и бобы (юные); они окрашиваются нейтральными красками.

Незернистые лейкоциты состоят из моноцитов (4—8%) и лимфоцитов (21—35%). Эти клетки образуются в костном мозгу, в лимфатических узлах и в селезенке. Для примера приводится рисунок, на котором показаны лейкоциты, видимые под микроскопом (рис. 1).

Кровяные пластинки (тромбоциты), играющие важную роль в процессе свертывания крови, представляют собою плазматиче-

6796 137 0202



Рис. 1. Лейкоциты человека:
а — палочкоядерный нейтрофил; *б* — нейтрофил с сегментированным ядром; *в* — нейтрофил, захватывающий бактерии; *г* — изменение формы нейтрофила при движении; *д* — большой лимфоцит; *е* — малый лимфоцит

ское образование овальной или круглой формы. В крови человека и млекопитающих они не имеют ядра. Диаметр кровяной пластинки — 2—5 мк, количество их колеблется в пределах 200 000—400 000 в 1 мм³. Образуются кровяные пластинки в красном костном мозгу и в селезенке. Длительность их существования в крови равна всего 2—5 дням.

Эритроциты (красные кровяные тельца) — клетки крови у человека и млекопитающих, лишенные ядер. Диаметр каждого эритроцита равен 7,2—7,5 мк. У человека в связи с особой формой эритроцита (вдавлением посредине) поверхность его увеличивается. Всего эритроцитов в 1 мм³ крови у мужчин 5 млн., а у женщин около 4 млн. 500 тыс. Поверхность всех эритроцитов достигает приблизительно 3000 м², т. е. в 1500 раз больше поверхности тела, что важно для связывания кислорода кровью.

Гемоглобин — вещество, придающее эритроцитам красную окраску, — составляет 90% их сухого вещества и выполняет роль переносчика кислорода. Он способен связывать кислород и превращаться в *оксигемоглобин,* имеющий ярко-алый цвет, характерный для артериальной крови. Восстановленный *гемоглобин,* т. е. гемоглобин, отдавший кислород, характеризуется темно-вишневым цветом, присущим венозной крови.

Существенное значение для дыхания имеет мышечный гемоглобин — *миоглобин,* по составу близкий гемоглобину крови. Он служит резервом для потребления кислорода мышцами, особенно при затруднениях в снабжении кислородом через кровь.

Образование и распад гемоглобина в организме связаны с образованием эритроцитов в костном мозгу и с их распадом, главным образом в печени и селезенке.

§ 2. Уравновешивание физико-химических процессов во внутренней среде организма

Осмотическое давление крови. В плазме крови и внутри ее форменных элементов находятся в растворенном виде различные вещества. Их концентрация в растворах внутри клеток и в плазме различна, что обусловливает переход растворителя через полупроницаемые перепонки из менее концентрированных в более концентрированные растворы. Благодаря тому, что растворенные вещества задерживаются полупроницаемыми перепонками, достигается выравнивание концентрации растворов. Сила, которая приводит в движение растворитель, обеспечивая его проникновение через полупроницаемую перепонку, называется осмотическим давлением. У человека и млекопитающих осмотическое давление крови поддерживается на относительно постоянном уровне — в пределах 7,6—8,1 атмосфер. Около 60% этого давления зависит от концентрации NaCl. Если поместить эритроциты в раствор с осмотическим давлением, большим, чем давление в плазме крови, то вследствие перехода жидкости из эритроцитов в раствор произойдет сморщивание этих клеток. В растворе с пониженным давлением эритроциты набухают и разрушаются. В плазме крови и в ее форменных элементах поддерживается постоянное осмотическое давление.

Под влиянием различных условий жизни, потребления пищевых веществ, температурных воздействий и т. д. осмотическое давление колеблется. Оно регулируется путем изменения выделительных функций почек и потовых желез.

Осмотическое давление зависит не только от растворенных в плазме кристаллоидов, но и от содержания коллоидов в белках плазмы. Осмотическое давление, зависящее от содержания белков в плазме, называется онкотическим. Оно значительно (в 200 раз) ниже, чем осмотическое давление, связанное с растворенными солями, но имеет очень важное значение для удержания воды внутри кровеносного русла. Это объясняется тем, что из-за большой величины белковые молекулы, как правило, не проникают через стенку кровеносных капилляров и удерживают в них воду, чем поддерживается постоянство водного режима крови.

Поддержание постоянства реакции крови. Активная реакция крови зависит от концентрации водородных (H^1) и гидроксильных (OH) ионов. Кровь имеет слабощелочную реакцию. Показатель активной реакции (pH) в артериальной крови равен 7,4, в венозной — 7,35. Сдвиг в кислую сторону в венозной крови зависит от повышения содержания в ней углекислоты. Образование кислых продуктов в процессе жизнедеятельности тканей связано со значительным сдвигом в кислую сторону. В этом случае pH внутри тканевых клеток колеблется в пределах 7,0—7,2. Поддержание активной реакции крови на относительно постоянном уровне, что исключительно важно для жизнедеятельности организма, обусловливается так называемыми буферными свойствами крови и деятельностью органов выделения.

Буферные свойства крови заключаются в способности препятствовать сдвигу активной реакции крови. Эта способность обусловливается буферными системами — соотношением угольной кислоты и двууглекислого натрия (карбонатная буферная система), одноосновного и двуосновного фосфорнокислого натрия (фосфатная буферная система), белков плазмы (буферная система белков плазмы), гемоглобина и калийной соли гемоглобина (буферная система гемоглобина). Буферные свойства крови на 75% зависят от содержания гемоглобина и его солей в крови.

Буферные системы особенно препятствуют сдвигу реакции крови в кислую сторону. Это объясняется способностью сильных кислот (например, молочной кислоты), поступающих в кровь, вытеснять слабые кислоты из их соединения с основаниями. При этом образуются соли сильных кислот, что приводит к нейтрализации реакции крови. Щелочные соли слабых кислот образуют так называемый *щелочной резерв крови.* Он измеряется по количеству миллилитров углекислоты, которое могут связать 100 мл крови при давлении углекислоты в 40 мм рт. ст., приблизительно соответствующему составу альвеолярного воздуха. У человека щелочной резерв равен 50—70 мл CO_2. Поскольку в крови поддерживается постоянное отношение между кислотными и щелочными эквивалентами, возникает *кислотно-щелочное равновесие.*

Характеризующий это равновесие показатель активной реакции крови (pH) может колебаться в пределах 7,0—7,8. Большее смещение кислотно-щелочного равновесия представляет опасность для жизни. Важное значение для сохранения постоянства реакции крови имеет деятельность дыхательного аппарата (благодаря усиленной вентиляции легких удаляется избыточное количество углекислоты), а также почек и желудочно-кишечного тракта (через них выводится избыточное количество углекислоты и щелочей). Небольшое количество молочной кислоты выделяется также потовыми железами.

Поддержание необходимого уровня водно-солевого и белкового состава крови. В процессе

жизни организм постоянно теряет и получает воду и соли. При значительной потере воды появляется чувство жажды. Восполнение запаса воды в организме происходит через желудочно-кишечный тракт, а также путем окисления и мобилизации водных запасов подкожной клетчатки, печени и мышц. В связи с колебаниями содержания воды в крови постоянство водно-солевого состава может обеспечиваться путем выделения солей через почки и потовые железы.

Постоянство содержания белков в крови (примерно 200—300 г) играет важную роль в жизнедеятельности организма, поскольку белки имеют существенное значение в регуляции осмотического давления, в поддержании кислотно-щелочного равновесия, в свертывании крови, в формировании тканей организма.

§ 3. Защитные реакции крови

Повышение сопротивляемости инфекциям. В ответ на попадание в кровь болезнетворных микробов возрастает число лейкоцитов, что называют лейкоцитозом. Основная функция лейкоцитов состоит в уничтожении болезнетворных микробов. Нейтрофилы, которые составляют большинство лейкоцитов, обладая амебоидными движениями, способны передвигаться. Придя в соприкосновение с микробами, эти большие клетки захватывают их, засасывая внутрь протоплазмы, переваривают и уничтожают. И. И. Мечников, впервые открывший это явление, назвал его *фагоцитозом* (фаго — пожираю; фагоциты — пожирающие клетки). Нейтрофилы захватывают не только живые, но и погибшие бактерии, остатки разрушенных тканей и инородные тела. Лимфоциты, кроме того, участвуют в восстановительных процессах после воспаления тканей. Один лейкоцит может уничтожить более 15 бактерий и иногда погибает при этом.

Повышение сопротивляемости организма инфекциям достигается наряду с фагоцитозом и образованием в клетках веществ, обезвреживающих микробы и продукты их жизнедеятельности. При некоторых инфекционных болезнях в крови вырабатываются *антитоксины* — вещества, обезвреживающие яды бактерий (токсины).

При некоторых заболеваниях (например, корь, оспа и др.) в крови образуются препятствующие развитию болезнетворных микроорганизмов тела, которые называют антителами, или *иммунными* телами.

Защита организма от кровотечений. При нарушениях целостности стенок сосудов возникают сложные реакции, защищающие организм от кровопотерь. Свертывание крови происходит благодаря переходу растворимого в плазме белка — фибриногена в нерастворимый белок — фибрин, нити которого формируют сгусток крови — тромб. Этот переход осуществляется вследствие воздействия фермента тромбина на фибриноген.

Фермент тромбин образуется из белка протромбина под влиянием тромбопластина, появляющегося в крови при разрушении кровяных пластинок. Приведенное выше схематическое описание служит лишь общей характеристикой весьма сложного процесса образования тромба, который происходит с участием большого количества различных веществ. На скорость свертывания крови влияет много факторов, и прежде всего раздражение нервной системы, эмоциональное возбуждение и др.

§ 4. Изменения крови при двигательной деятельности

При мышечной работе колебания физико-химического состава крови значительно увеличиваются. Это вызывает мобилизацию физиологических механизмов, ведущих к уравновешиванию реакций во внутренней среде организма.

Работа мышц приводит к сдвигу крови в кислую сторону, и pH уменьшается. Так, например, после напряженного бега может быть сдвиг pH даже до 6,95. При менее интенсивных нагрузках колебания pH незначительны и величина его быстро выравнивается. Способность поддерживать реакцию крови в пределах нормальных колебаний зависит от величины щелочного резерва, которая у тренированных лиц на 10—15% больше, чем у нетренированных. При работе может значительно возрастать концентрация молочной кислоты в крови — до 75—186 мг% и более (в норме 10—20 мг%). Под влиянием длительной мышечной работы увеличивается вязкость крови на 10% и более. Изменение вязкости в связи с мышечной работой обусловлено изменением количества форменных элементов в циркулирующей крови (эритроцитов, лейкоцитов и кровяных пластинок), а также изменениями коллоидного состояния белков крови и сдвигом pH в кислую сторону, способствующими ионизации и гидратации белковых тел. Увеличение вязкости крови связано со значительным удалением воды из организма через потовые железы и почки. При этом вследствие увеличения сопротивления току крови затрудняется работа сердечно-сосудистой системы.

Во время мышечной работы возрастает количество лейкоцитов в крови, что называется *миогенным лейкоцитозом*. Большая или меньшая степень его выраженности зависит от величины физической нагрузки (А. Егоров). Различают 3 фазы миогенного лейкоцитоза. Первая фаза — лимфоцитарная — характеризуется увеличением количества лейкоцитов до 10 тыс. в 1 $мм^3$ крови и повышением содержания лимфоцитов до 40—50%. Возникновение этой фазы объясняется выходом более сгущенной крови из депо и вымыванием лимфоцитов из лимфатических желез усилившимся током лимфы. Вторая фаза — I нейтрофильная — сопровождается увеличением числа лейкоцитов до 12—18 тыс. в

1 мм³, повышением содержания нейтрофилов до 70—80%, появлением среди них юных (до 2%) и палочкоядерных (до 10—15%) нейтрофилов и уменьшением содержания лимфоцитов (до 15—20%) и эозинофилов (до 1—2%). При этой фазе стимулируется деятельность кроветворных органов в костном мозгу и усиливается выход из них лейкоцитов, в том числе и незрелых форм в виде палочкоядерных и юных нейтрофилов. Третья фаза — II нейтрофильная — характеризуется еще более значительным увеличением общего числа лейкоцитов — до 20—50 тыс. в 1 мм³, повышением содержания юных (до 3—4%) и палочкоядерных (до 20—30%) нейтрофилов, снижением содержания лимфоцитов (до 3—10%) и почти полным исчезновением в крови эозинофилов.

При физических упражнениях вначале возникает лимфоцитарная фаза миогенного лейкоцитоза, которая в последующем сменяется I нейтрофильной фазой. После длительной интенсивной работы иногда наблюдается (в особенности у малотренированных лиц) II нейтрофильная фаза.

Миогенный лейкоцитоз принадлежит к реакциям, имеющим продолжительный восстановительный период. Как показали специальные исследования (Н. И. Тавастшерна), после длительных и тяжелых нагрузок (например, марафонского бега) исходное число и состав лейкоцитов не восстанавливаются в течение 2—3 суток.

При мышечной работе возрастает также количество кровяных пластинок в крови, что называется *миогенным тромбоцитозом* (А. А. Маркосян). Увеличение в два и более раза числа тромбоцитов при тяжелых работах по сравнению с состоянием покоя может наблюдаться не только сразу по окончании работы, но и в течение нескольких часов после нее. С повышением числа тромбоцитов под влиянием физических нагрузок ускоряется свертывание крови, что давно было замечено после тяжелой работы у марафонцев, а в последнее время выявлено и после других спортивных нагрузок.

Миогенный лейкоцитоз и миогенный тромбоцитоз, так же как ускорение свертываемости крови, представляют собой защитные реакции. Подобные сдвиги биологически целесообразны, так как мышечная работа в какой-то мере может быть связана с опасностью кровотечений и инфицирования. Таким образом, мышечная работа стимулирует соответствующие защитные реакции организма.

Под влиянием мышечной деятельности увеличивается содержание в крови эритроцитов и гемоглобина (на 10—15%), что обусловлено значительным повышением требований к переносу газов кровью.

Процессы дыхательной функции крови при мышечной работе рассматриваются в главе III.

Глава II. КРОВООБРАЩЕНИЕ

Кровообращением называется непрерывное движение крови в организме, происходящее в результате деятельности сердца и сосудов.

Еще В. Гарвей (1628) доказал, что кровь в организме движется по замкнутым кругам — от сердца по артериям к тканям тела и оттуда через вены к сердцу. Существуют два круга кровообращения: большой и малый. Большой круг начинается от левого желудочка сердца, включает в себя аорту, артерии разного калибра, артериолы, капилляры, вены и заканчивается полыми венами, впадающими в правое предсердие (рис. 2). Через стенки капилляров осуществляется обмен веществ между кровью и тканями: артериальная кровь отдает кислород и, обогащаясь углекислотой, превращается в венозную. Малый круг кровообращения начинается от правого желудочка сердца, включает в себя легочные артерии, легочные артериолы, капилляры, вены и заканчивается легочными венами, впадающими в левое предсердие (см. рис. 2). В капиллярах легких венозная кровь, насыщаясь кислородом и освобождаясь от углекислоты, превращается в артериальную.

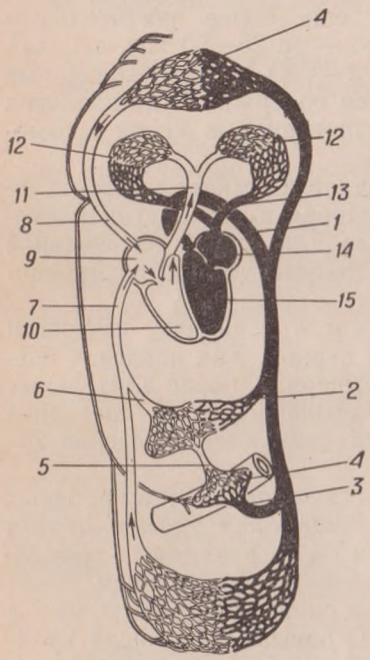


Рис. 2. Схема кровообращения человека:

1 — аорта; *2* — печеночная артерия; *3* — кишечная артерия; *4* — капиллярная сеть большого круга; *5* — воротная вена; *6* — печеночная вена; *7*—нижняя полая вена; *8*—верхняя полая вена; *9* — правое предсердие; *10* — правый желудочек; *11* — легочная артерия; *12* — капиллярная сеть легочного круга; *13* — легочная вена; *14* — левое предсердие; *15* — левый желудочек

Сокращениями желудочков сердца кровь изгоняется в аорту и легочную артерию. Течение крови в кровеносной системе обеспечивается разностью давления в разных сосудах. Разность давления возникает в результате деятельности сердца, работающего как насос.

СЕРДЦЕ

§ 1. Строение сердца и его физиологические свойства

Сердце представляет собой полый мышечный орган, разделенный продольной перегородкой на изолированные друг от друга правую и левую половины. Правая половина обслуживает

малый круг кровообращения, левая — большой. Каждая из них имеет предсердие и желудочек, разделенные фиброзными перегородками, в которых есть отверстия. Односторонний ток крови из предсердий в желудочки и оттуда в аорту и легочную артерию обеспечивается *клапанами,* находящимися у входного и выходного отверстий желудочков. Открытие и закрытие этих клапанов зависит от величины давления по обе их стороны.

Мышечные волокна сердца содержат *миофибриллы,* имеющие поперечную исчерченность. Диаметр мышечных волокон составляет 12—24 мк, длина может достигать 50 мк.

Толщина стенок разных отделов сердца неодинакова. Это обусловлено различиями в мощности производимой ими работы. Наибольшая работа выполняется мышцами левого желудочка, толщина стенки которого достигает 10—15 мм. Стенки правого желудочка несколько тоньше (5—8 мм), еще тоньше стенки предсердий (2—3 мм).

Размеры сердца зависят от объема его полостей и степени развития миокарда. Эти величины, в свою очередь, обусловлены ростом и весом тела, возрастом, полом и образом жизни. У человека размеры сердца определяют путем рентгенографии, объемы полостей — путем радиокардиографии (введение в кровь радиоактивных веществ и графическая регистрация при помощи счетчиков Гейгера — Мюллера объема циркуляции меченой крови через правую и левую половины сердца). У здоровых взрослых мужчин среднего роста и веса длинник сердца в среднем равен 14 см, поперечник — 12 см, объем полостей желудочков — 250—350 мл. У женщин эти величины несколько меньше. Тяжелый физический труд и занятия спортом способствуют развитию (гипертрофии) миокарда и ведут к увеличению объема полостей сердца.

Сердце снабжается кровью венечными артериями, начинающимися у места выхода аорты. Кровь в венечные артерии поступает во время расслабления сердца. При сокращении желудочков вход в венечные артерии прикрывается полулунными клапанами, а сами артерии сжимаются сократившейся мышцей сердца. Поэтому кровоснабжение сердца при систоле уменьшается.

В венечные артерии поступает около *200—250 мл крови в 1 мин.* При физической работе кровоснабжение сердца увеличивается. Объем притекающей крови зависит от мощности выполняемой работы. При работе предельной мощности кровоснабжение сердца может возрастать до 1000 мл (рис. 3).

Свойства сердечной мышцы. Сердечная мышца характеризуется возбудимостью, проводимостью, сократимостью и способностью к автоматии.

Возбудимость сердца проявляется в возникновении возбуждения при действии разных раздражителей. Сила воздействующего раздражителя при этом должна быть не менее пороговой. При

некоторых условиях пороговые раздражители могут вызывать сокращения максимальной силы. Эта особенность возникновения возбуждения в сердце получила название закона «все или ничего». Однако закон этот проявляется не всегда. Степень возбуждения сердечной мышцы зависит не только от силы раздражителя, но и от величины растяжения, степени утомления мышцы, от температуры и состава питающего ее раствора.

Возбудимость сердечной мышцы изменяется по ходу возбуждения. В начальном периоде возбуждения она невозбудима к

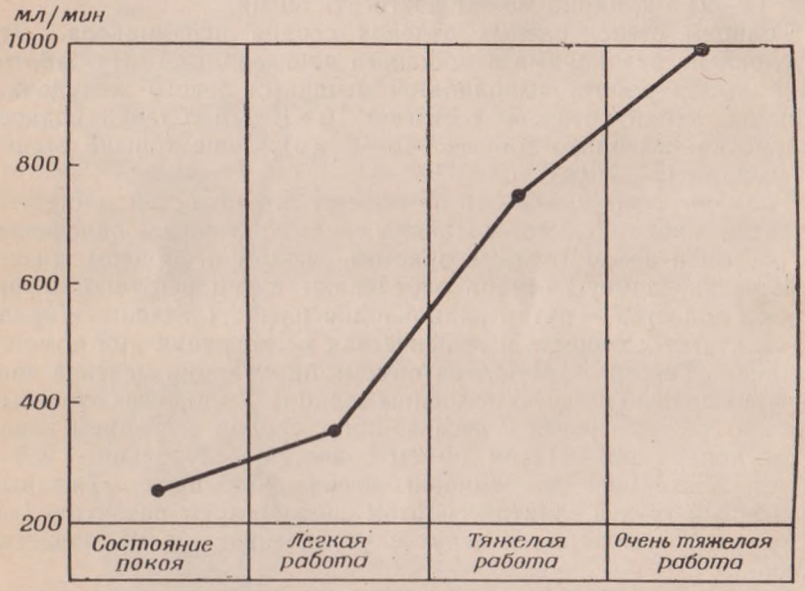


Рис. 3. Кровоснабжение сердечной мышцы в состоянии покоя и при физической работе разной мощности (по Вейду и Бишопу)

повторным раздражениям. Этот период называется фазой абсолютной рефрактерности (рис. 4), которая длится у человека в течение 0,2—0,3 сек., т. е. совпадает с временем сокращения сердца. По окончании этой фазы возбудимость сердечной мышцы постепенно восстанавливается и на очень короткое время становится выше исходной. Из-за длительности периода абсолютной рефрактерности сердечная мышца не способна сокращаться по типу тетануса, что характерно для скелетной мышцы (см. главу IX, § 16). При действии частых раздражителей сердечная мышца не отвечает на те из них, которые попадают в фазу абсолютной рефрактерности.

Проводимость сердечной мышцы обеспечивает распространение возбуждения с одних мышечных клеток на другие. В раз-

ных отделах сердца проводимость неодинакова. Наибольшей проводимостью обладают волокна Пуркине, проводящие возбуждение в желудочках.

Сократимость сердечной мышцы обусловливает увеличение напряжения или укорочение ее мышечных волокон при возбуждении. Сокращение сердечной мышцы, вызванное одним стимулом, длится дольше, чем одиночное сокращение скелетной мышцы. Это зависит от относительно меньшей лабильности сердечной мышцы. В физиологических условиях каждая волна возбужде-

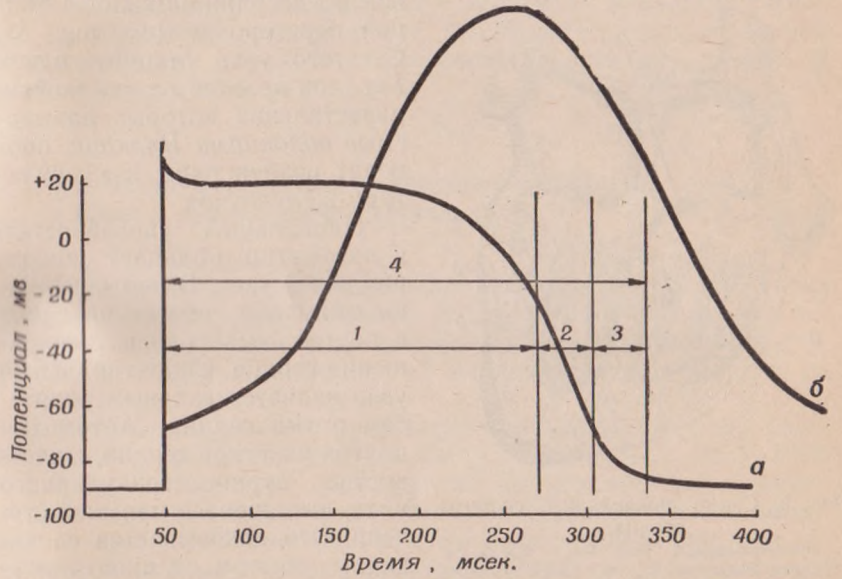


Рис. 4. Электрический потенциал (*а*), механическая реакция сердечной мышцы (*б*) и изменение ее возбудимости:

1 — период абсолютной рефрактерности; *2* — период относительной рефрактерности; *3* — период супернормальной возбудимости; *4* — период полного восстановления нормальной возбудимости

ния в сердце сопровождается его сокращением. В искусственных условиях эта закономерность может нарушаться. Например, при отсутствии кальция в растворе, питающем сердце, возбуждение не сопровождается его сокращением.

Поставщиком энергии для сокращения сердечной мышцы служат макроэргические фосфорсодержащие вещества. Восстановление их происходит за счет энергии, освобождающейся при расщеплении углеводов. В химизме сердечной мышцы аэробные процессы преобладают над анаэробными.

Автоматией сердца называется его способность ритмически сокращаться без внешних раздражений, под влиянием импульсов, возникающих в нем самом.

Возбуждение в сердце начинается в месте впадения полых вен в правое предсердие. Здесь находится скопление атипической мышечной ткани, называемое *синоатриальным узлом* или узлом Кис — Флека (рис. 5). Атипическая мышечная ткань по своему строению отличается от миокарда. Клетки этой ткани богаты протоплазмой, поперечная же исчерченность в них выражена менее четко.

Возникающее в синоатриальном узле возбуждение распространяется до атриовентрикулярного узла, расположенного в правом предсердии в межпредсердной перегородке (см. рис. 5). От этого узла отходит *пучок Гиса,* он делится на две ножки, разветвления которых, называемые *волокнами Пуркине,* проводят возбуждение к мускулатуре желудочков.

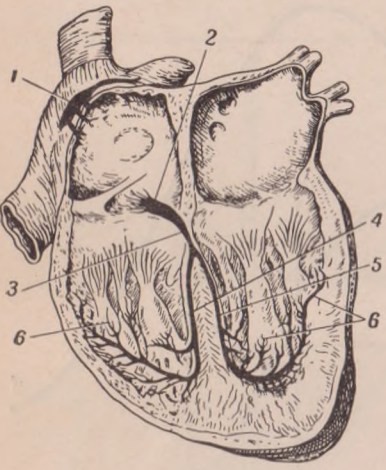


Рис. 5. Схема проводящей системы сердца:

1 — синоатриальный узел Кис — Флека; *2* — атриовентрикулярный узел Ашоф—Тавара; *3* — общая ножка пучка Гиса; *4* и *5* — правая и левая ножки пучка Гиса; *6* — конечные разветвления проводящей системы

Наибольшей способностью к автоматии обладает синоатриальный узел. В нем возникают импульсы, обеспечивающие в нормальных условиях сокращения сердца. Синоатриальный узел является главным водителем ритма сердца. Автоматия других участков сердца, в частности атриовентрикулярного узла, выражена в меньшей степени. Это доказывается следующим опытом. Синоатриальный узел изолируется путем перевязки сердца ниже места расположения этого узла. Сердце при этом перестает сокращаться. Через некоторое время сокращения возобновляются, но в менее частом ритме, чем это было до перевязки сердца. Возобновление сокращений происходит вследствие автоматии атриовентрикулярного узла, в нормальных условиях подчиненного главному водителю ритма. Относительно редкий ритм возбуждения атриовентрикулярного узла объясняется его менее выраженной автоматией.

Автоматия сердца обусловлена изменениями электрических потенциалов в клетках — водителях ритма.

Электрофизиологические исследования сердца с применением микроэлектродов показали, что в состоянии покоя внутренняя поверхность клеточной оболочки (мембраны) заряжена отрицательно, а наружная — положительно. В результате этого создается разность потенциалов, которая не является постоянной.

В клетках — водителях ритма периодически происходит снижение разности потенциалов (деполяризация). Когда это понижение достигает критического уровня, вновь возникает крутое нарастание разности потенциалов (реполяризация), что свидетельствует о начале возбуждения в клетках — водителях ритма. Отсюда волна возбуждения распространяется на другие клетки миокарда, и происходит сокращение сердца. Чем быстрее осуществляется изменение электрического потенциала в клетках — водителях ритма, тем чаще сокращается сердце. Причины изменений электрического потенциала в клетках — водителях ритма еще не выяснены. Предполагают, что процессы деполяризации и реполяризации обусловлены особыми свойствами клеточной мембраны водителей ритма.

§ 2. Частота сердечных сокращений у человека в покое и при мышечной деятельности

Ритм возбуждения в синоатриальном узле (синусный ритм) определяет частоту сердцебиений. В целостном организме на автоматию водителя ритма оказывают влияние импульсы, поступающие к сердцу из центральной нервной системы (см. гл. X, § 16), и гуморальные факторы.

Сердечные сокращения подсчитываются либо по числу толчков сердца в грудную стенку (в пятом межреберье слева), либо по пульсу. В последние годы широко применяется определение частоты сердцебиений путем регистрации электрических потенциалов сердца, возникающих при его возбуждении. Они или регистрируются при помощи проводной связи на электрокардиографе, или переводятся в радиосигналы. Последний способ называется *радиопульсометрией.* Радиотелеметрическая аппаратура помещается на поясе испытуемого. Она состоит из усилителя биопотенциалов, общий вес которых обычно не превышает 100—150 г. Прием сигналов производится при помощи радиоприемника. Запись их называется радиопульсограммой.

У большинства здоровых людей в состоянии полного мышечного покоя сердце сокращается 60—70 раз в 1 мин. Частота сердцебиений зависит от размеров тела, возраста, пола и образа жизни. У мелких животных она больше, чем у крупных. У детей больше, чем у взрослых.

У физически активных людей сердечный ритм, как правило, редкий. Это явление называется *брадикардией.* Частота сердцебиений при брадикардии может быть меньше 40 ударов в 1 мин. На частоту сердцебиений оказывают влияние психические факторы. При разных эмоциях (страх, гнев и др.) сердечный ритм учащается. Частота сердцебиений зависит от положения

тела: в положении стоя она больше, чем в положении сидя и лежа.

Мышечная деятельность вызывает учащение сердцебиений. При спортивных упражнениях сердечный ритм может достигать 150—200 и более ударов в 1 мин. (рис. 6). Однако очень резкое, превышающее 210—220 ударов в 1 мин., учащение сердцебиений не является эффективным. Период расслабления сердца при этом укорачивается, что затрудняет кровенаполнение его полостей и уменьшает кровоток в венечные сосуды.

При дозированной мышечной работе в лабораторных условиях степень учащения сердцебиений находится в тесной зависи-

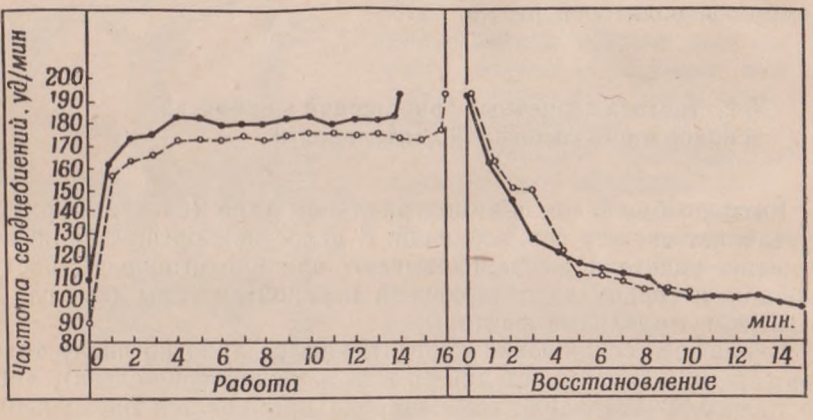


Рис. 6. Частота сердцебиений при беге на 5000 м.
Сплошная линия — тренированный бегун, пунктирная — малотренированный бегун

мости от мощности работы. При спортивной деятельности эта зависимость проявляется не столь резко, так как в этих условиях на сердечный ритм кроме мощности работы влияют метеорологические, психические и другие факторы. В большинстве случаев при частоте сердцебиений около 180 ударов в 1 мин. происходит максимально возможное для данного человека поглощение кислорода. Дальнейшее учащение сердечного ритма может вызвать снижение производительности сердца, а вместе с тем и понижение общей аэробной производительности организма человека.

§ 3. Электрические явления в сердце

Электрические явления в сердце возникают при его возбуждении. Они изучаются путем отведения электрических потенциалов либо от поверхности тела, либо от отдельных мышечных клеток сердца. В первом случае электроды помещаются на коже груди или конечностей. Для усиления потенциалов сердца и их

регистрации используется прибор — электрокардиограф. Запись потенциалов сердца — электрокардиограмма — дает сведения о движении волны возбуждения по миокарду. Форма электрокардиограммы и амплитуда ее зубцов зависят от морфологических и функциональных особенностей сердца, а также от расположения электродов на поверхности тела. Электрокардиограммы снимают в трех так называемых стандартных и грудных отведениях. При первом стандартном отведении потенциалы сердца отводят от правой и левой рук, при втором — от правой руки и левой ноги, при третьем — от левых руки и ноги. При грудных

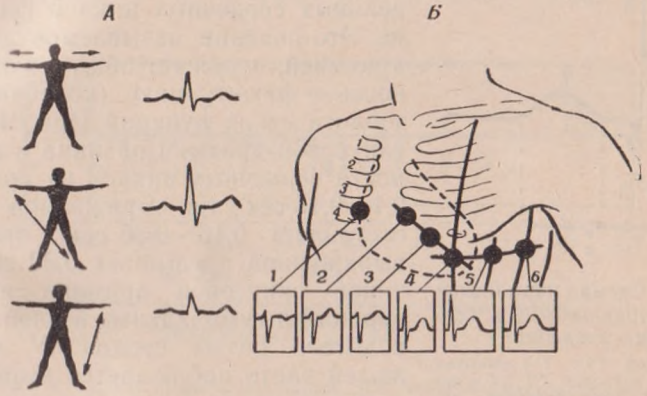


Рис. 7. Электрокардиограммы при записи в трех стандартных (*А*) и грудных (*Б*) отведениях:
1, 2, 3, 4, 5, 6 — места приложения грудных электродов

отведениях потенциалы сердца снимаются с поверхности грудной клетки (рис. 7).

Электрокардиограммы регистрируются в состоянии покоя и при мышечной деятельности. Для передачи потенциалов сердца на расстояние применяется радиоэлектрокардиография. Электрокардиограммы, записанные непосредственно при работе, могут быть резко искажены в связи с электрической активностью скелетных мышц. Поэтому рекомендуется устанавливать электроды таким образом, чтобы между ними было как можно меньше скелетных мышц.

При анализе электрокардиограмм определяют величину и направление зубцов и измеряют расстояние между ними. В каждом сердечном цикле различают зубцы *P*, *Q*, *R*, *S* и *T* (рис. 8). Зубец *P* отражает процессы возбуждения в предсердиях, комплекс зубцов *QRST* — возбуждение в желудочках. Интервал от начала зубца *P* до начала зубца *Q* характеризует время, необходимое для проведения возбуждения от предсердий к желудочкам. У здоровых людей интервал *P* — *Q* равен 0,12—0,20 сек.

Продолжительность комплекса зубцов *QRS* характеризует начальную часть возбуждения желудочков. Общая продолжительность этого комплекса в норме составляет 0,06—0,09 сек. Зубец *T* характеризует конец возбуждения в желудочках. Интервал *Q—T*, называемый электрической систолой сердца, начинается несколько раньше механической систолы, а по длительности почти совпадает с ней.

По расстоянию между одинаковыми зубцами двух смежных сердечных циклов определяется частота сердцебиений.

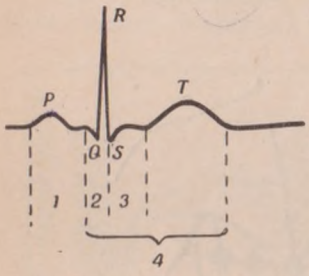


Рис. 8. Схема нормальной электрокардиограммы в первом отведении:

1 — интервал *PQ*; *2* — интервал *QRS*; *3* — интервал *ST*; *4* — интервал *QT* (электрическая систола сердца)

У здоровых лиц длительность отдельных сердечных циклов неодинакова. Это явление, называемое синусовой аритмией, отражает общую закономерность — флюктуацию (колебание) физиологических функций. При умеренной синусовой аритмии разница в длительности сердечных циклов не превышает 0,1—0,15 сек., при выраженной аритмии составляет 0,16—0,30 сек., при резко выраженной превышает 0,30 сек. Причиной синусовой аритмии являются нервные и гуморальные воздействия на водитель ритма сердца. У молодых людей часто наблюдается выраженная дыхательная аритмия. Сердечный ритм при этом урежается в конце выдоха и в начале следующего за ним вдоха.

В некоторых случаях в водителях ритма сердца могут возникать внеочередные процессы возбуждения. Они вызывают внеочередные сокращения сердца, называемые экстрасистолами. В зависимости от места возникновения внеочередного возбуждения экстрасистолы могут быть предсердными и желудочковыми.

При физической работе изменяются многие показатели электрокардиограммы. Уже в начале работы, наряду с укорочением сердечных циклов, происходит уравнивание их длительности. Исчезновение аритмии при работе объясняется снижением влияния блуждающего нерва на автоматию сердца. Величина зубцов *P* во время работы повышается, а зубцов *R* — понижается. В начале работы происходит уплощение зубца *T*, но потом он увеличивается. Уменьшение зубцов *R* и *T* обусловлено изменением положения сердца в грудной клетке в связи с опусканием диафрагмы при углубленном дыхании. Повышение зубца *T* при длительной и напряженной работе объясняется изменением химических процессов в миокарде и возникновением гипоксии.

После окончания работы все показатели электрокардиограммы постепенно восстанавливаются. Синусовая аритмия при этом нередко становится более выраженной, чем была до работы.

§ 4. Фазы сердечного цикла

Деятельность сердца характеризуется непрерывной сменой сокращений и расслаблений. Сокращение сердца называется *систолой*, расслабление — *диастолой*. Сердечный цикл состоит из трех фаз: 1— общая диастола сердца, при которой мускулатура предсердий и желудочков расслаблена; 2 — систола предсердий — в этой фазе желудочки остаются расслабленными и наполняются кровью; 3 — систола желудочков — кровь при этом

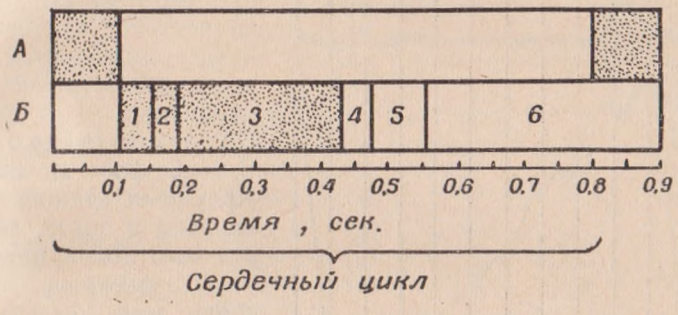


Рис. 9. Схема сердечного цикла при частоте сердцебиений, равной 75 ударам в 1 мин.

Систола (площадь с точками) и диастола (белая площадь) предсердий (*А*) и желудочков (*Б*). *1* — асинхронная фаза сокращения; *2* — изометрическое сокращение; *3* — фаза изгнания; *4* — протодиастолический период; *5* — изометрическое расслабление; *6* — фаза наполнения желудочков

под большим давлением выбрасывается правым желудочком в легочную артерию, левым — в аорту. Общая длительность сердечного цикла зависит от частоты сердцебиений. При сердечном ритме, равном 75 ударам в 1 мин., длительность сердечного цикла составляет 0,8 сек. Систола предсердий при этом равна 0,10 сек., систолы желудочков — 0,33 сек. Общая диастола сердца, продолжаясь 0,47 сек., занимает более $^1/_3$ сердечного цикла (рис. 9).

Современные методы исследования (поликардиография и др.) позволили подробно изучить фазовую структуру сердечного цикла. При поликардиографии одновременно регистрируются электрокардиограмма, кривая пульса сонной артерии (сфигмограмма) и фонограмма (рис. 10). Электрокардиограмма дает возможность судить о начале возбуждения желудочка. Сфигмограмма показывает время изгнания крови из желудочков и время его наполнения. Фонокардиограмма свидетельствует о звуковых явлениях, возникающих при деятельности сердца.

При систоле желудочка возбуждение возникает не сразу во всей его мускулатуре, а лишь в отдельных волокнах, другие волокна при этом растягиваются. Этот период называется фазой асинхронного сокращения. При частоте сердцебиений, равной 75 ударам в 1 мин., она длится около 0,05 сек. (см. рис. 9). Давление в желудочках при этом постепенно нарастает, что ведет к закрытию атриовентрикулярных клапанов. Следующая фаза сокращения желудочка, при которой его полость полностью отделена от предсердий и аорты, называется изометрическим сокращением (см. рис. 9). Она длится около 0,03 сек. В этой фазе давление в желудочке становится выше, чем в аорте, вследствие чего полулунные клапаны раскрываются и кровь выбрасывается из желудочка. Этот период сокращения называется фазой изгнания крови, она длится около 0,25 сек. Диастола желудочка начинается протодиастолическим периодом, при котором мускулатура желудочка расслабляется, но полулунные клапаны остаются еще открытыми. Дальнейшее расслабление мускулатуры желудочка и уменьшение в нем давления ведет к закрытию полулунных клапанов. Период расслабления желудочков при закрытых клапанах и изоляции его полости от предсердий и желудочков называется фазой изометрического расслабления. Она длится 0,08 сек. Затем атриовентрикулярные клапаны раскрываются и желудочек наполняется кровью из предсердий. Фаза наполнения желудочка длится 0,35 сек., в конце ее происходит сокращение предсердий, продолжающееся 0,1 сек. (см. рис. 9).



Рис. 10. Фазовая структура сердечного цикла по показателям поликардиограммы:
а — электрокардиограмма; *б* — сфигмограмма; *в* — фонокардиограмма; *г* — отметка времени 0,1 сек.

Длительность большинства фаз сердечного цикла зависит от сердечного ритма. Учащение сердцебиений при физической работе больше всего отражается на длительности диастолы

(табл. 1). Фаза изгнания крови из желудочка укорачивается в меньшей степени. Однако при напряженной работе и эта фаза может быть вдвое короче по сравнению с исходной величиной. Укорочение изометрической фазы свидетельствует об увеличении мощности сердечного сокращения. Оно становится при этом почти изотоническим (см. главу IX, § 14).

Таблица 1

Изменение длительности сердечного цикла и некоторых его фаз (сек.) при физической работе (по В. Л. Карпману)

Условия исследования / Показатели	До работы	При работе				
		1-я мин.	2-я мин.	3-я мин.	4-я мин.	5-я мин.
Сердечный цикл	0,906	0,428	0,411	0,394	0,386	0,380
Асинхронное сокращение	0,069	0,061	0,059	0,060	0,058	0,057
Изометрическое сокращение	0,053	0,010	0,005	0,005	0,004	0,003
Фаза изгнания крови	0,234	0,183	0,172	0,167	0,160	0,159
Диастола	0,550	0,174	0,175	0,162	0,164	0,161
Частота сердцебиений	66	140	145	152	155	157

§ 5. Деятельность сердца как нагнетательного насоса

На протяжении сердечного цикла в результате сокращений и расслаблений миокарда давление в полостях сердца периодически то нарастает, то понижается. Это давление может быть измерено у людей и животных путем катетеризации сердца. Катетер (тонкий эластичный полый зонд) вводят в вену и продвигают по ней в правое предсердие, правый желудочек и легочную артерию. В аорту и левый желудочек катетер вводят через плечевую артерию. Катетеры соединяются с электрическими манометрами, регистрирующими величины давления в полостях сердца.

Давление в предсердиях при систоле повышается до 5—8 мм рт. ст., при диастоле снижается до 0, т. е. становится равным атмосферному давлению. При сокращении предсердий кровь перемещается в расслабленные желудочки. При повышении давления в предсердиях кровь могла бы поступать обратно в вены. Однако этого не происходит, так как сокращающаяся мускулатура предсердий сжимает устья вен.

При систоле желудочков давление в них увеличивается: в правом желудочке — до 25—30 мм рт. ст., в левом — до 115—125 мм. Разница давлений в обоих желудочках обусловлена более мощ-

ным развитием миокарда левого желудочка, которому при изгнании крови в аорту приходится преодолевать значительное сопротивление. При увеличении давления в правом желудочке до 5—12 мм, а в левом до 65—75 мм полулунные клапаны раскрываются и кровь устремляется в легочную артерию и аорту. При систоле желудочков кровь не может возвращаться обратно в предсердия, так как атриовентрикулярные клапаны в этот момент закрыты. Давление в легочной артерии и аорте при сокращениях желудочков почти одинаково с давлением в их полостях.

С началом расслабления желудочков давление в их полостях начинает падать. Как только оно становится ниже давления в артериальных стволах, устремляющаяся назад кровь захлопывает полулунные клапаны. Когда давление в желудочках становится меньше, чем в предсердиях, раскрываются атриовентрикулярные клапаны, и начинается наполнение желудочков новой порцией крови. Таким образом, сердечный насос периодически нагнетает кровь в артериальные стволы, поддерживает в них высокое давление и тем самым обеспечивает течение крови.

Наполнению сердца кровью во время диастолы способствует присасывающее действие грудной клетки, которое усиливается в то время, когда давление в полых венах и предсердиях резко снижается.

§ 6. Механические и звуковые явления при сокращении сердца

Деятельность сердца сопровождается возникновением механических и звуковых явлений .

Сердечный толчок. В момент сокращения сердца в 5-м межреберье слева кнутри от срединно-ключичной линии прощупывается сердечный толчок. Он возникает в результате изменения формы сердца при сокращении, увеличения плотности его стенки и подъема верхушки кверху. Колебания грудной клетки, вызванные сердечным толчком, могут быть записаны на кардиографе.

Изгнание крови из желудочков и ее движение по крупным сосудам вследствие реактивной отдачи вызывают колебания всего тела. Регистрация этих колебаний при помощи специальной аппаратуры называется баллистокардиографией. Этот метод позволяет изучать силу, регулярность и скорость выбрасывания крови в большие артериальные стволы, а также особенности наполнения сердца во время диастолы.

Тоны сердца. При работе сердца возникают звуковые явления, называемые сердечными тонами. Чаще они изучаются путем аускультации (выслушивания). Более широкую информацию о сердечных тонах дает запись звуковых явлений — фонокардиография. Этот метод позволяет исследовать звуки сердца в ча-

стотных диапазонах, недоступных слуховому восприятию, и определять форму тона, его продолжительность и место в сердечном цикле.

При записи фонокардиограмм используется приемник звуков — микрофон, который преобразует звуковые колебания в электрические. Последние усиливаются электронным усилителем и регистрируются на фотопленке.

При выслушивании сердца определяются два тона: первый, или *систолический, тон* — низкий и протяжный и второй, или *диастолический,* — более высокий и отрывистый. Первый тон возникает в результате колебаний атриовентрикулярных клапанов и прикрепленных к ним сухожильных нитей. В происхождении первого тона имеют значение и звуковые явления, возникающие при сокращении волокон миокарда. Второй тон обусловлен захлопыванием полулунных клапанов.

Фонокардиографические исследования показали, что при деятельности сердца, кроме двух основных, возникают еще третий и четвертый тона. Третий тон обусловлен колебаниями стенки сердца в момент наполнения кровью желудочков. Четвертый тон предшествует первому. Он возникает в результате усиления колебаний стенки желудочков при систоле предсердий.

При неполноценности клапанов сердца и других нарушениях его деятельности нередко вместо тонов выслушиваются шумы. Особенности этих шумов и место их наилучшего выслушивания играют важную роль в диагностике заболеваний сердца.

§ 7. Систолический и минутный объемы крови

Систолическим объемом называется количество крови, выбрасываемое желудочком сердца при каждом его сокращении. Величина систолического выброса зависит от объема крови, притекающей к сердцу, и от силы сердечных сокращений. После окончания систолы желудочков в их полостях остается еще значительное количество крови, обозначаемое как остаточный объем (рис. 11).

Количество крови, выбрасываемое сердцем в течение 1 мин., называется *минутным объемом крови.* Эта величина служит показателем производительности сердца и интенсивности кровоснабжения организма. Вариация индивидуальных величин систолического и минутного объемов крови в покое очень велика. Систолический объем крови в среднем равен 60—80 мл, минутный— 5—6 л. Минутный объем крови зависит от величины поверхности тела. Поэтому для сравнительной оценки этой величины определяют так называемый *сердечный индекс.* Он вычисляется путем деления минутного объема крови на площадь поверхности тела и у взрослых людей равен в среднем 2,5—3 л/мин/м^2.

Определение систолического и минутного объемов крови у человека производят при помощи разных методов. Наиболее точным из них является прямой метод Фика, основанный на установлении количества потребляемого кислорода и артерио-венозной разности. Последняя определяется путем катетеризации правого предсердия и одной из крупных артерий. Этот метод широко применяется в клинике. В настоящее время он используется

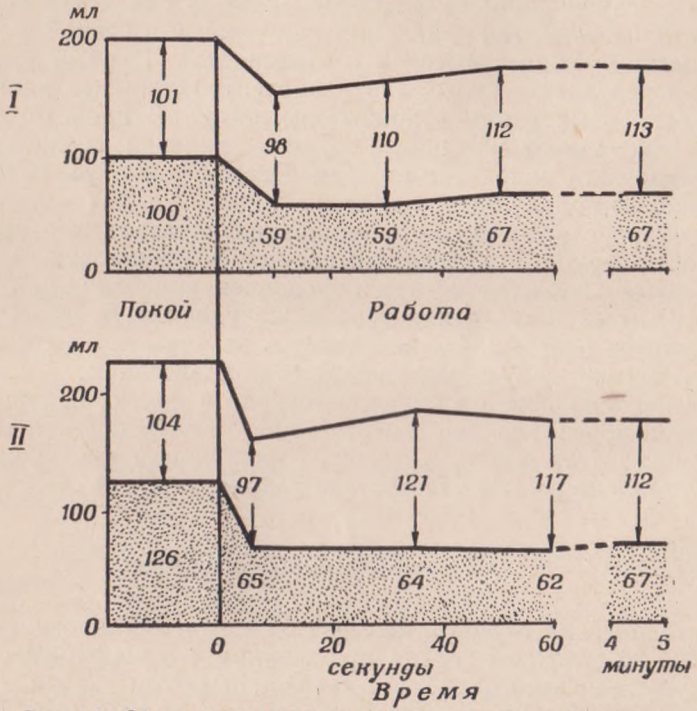


Рис. 11. Объемы желудочков сердца человека и систолический выброс крови в состоянии покоя и при физической работе (по Дюрану, Донато и др.):

I — правый, *II* — левый желудочек; белая часть рисунка — систолический объем крови (мл), точечная часть — остаточный объем крови (мл). Цифры внутри — объемы (мл)

иногда и для определения минутного объема крови у здоровых людей.

Наиболее близкие результаты к данным, получаемым прямым методом, дает определение минутного объема путем разведения краски или радиоактивных веществ в крови. Введенное в одну из периферических вен это вещество проходит через правую половину сердца, легкие, левую половину сердца и поступает в артерии большого круга, где и определяется его концентрация. На основании сведений о количестве введенного в вену вещества,

о концентрации его в артериальной крови и о времени, которое потребовалось на прохождение введенного вещества через всю систему кровообращения, вычисляют величину минутного объема крови.

Систолический и минутный объемы крови *при физической работе увеличиваются.* Систолический объем крови возрастает в этих условиях до 100—140 мл, лишь в отдельных случаях превышая эти величины (рис. 12). Увеличение систолического объема крови при работе сочетается с учащением сердцебиений. Это ве-

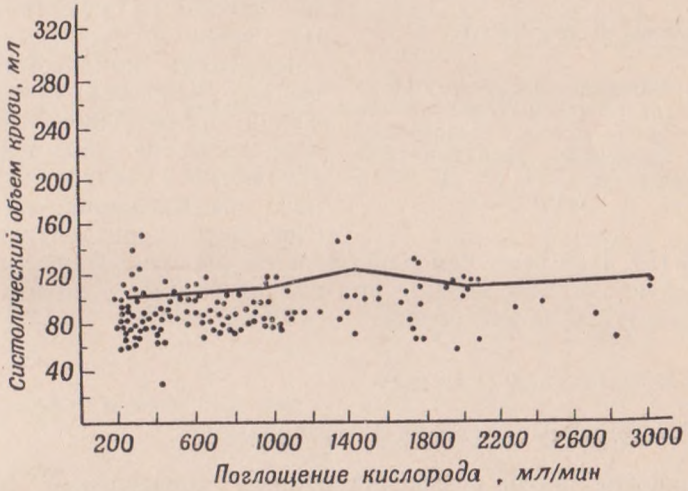


Рис. 12. Систолический объем крови при работе различной мощности, определяемый по потреблению кислорода (по Р. Рашмеру)

дет к значительному нарастанию минутного объема крови, что необходимо для усиления кровоснабжения активных тканей. Минутный объем крови возрастает при работе до 15—20 л, при очень напряженной работе — до 25—35 л. Учащение сердцебиений при мышечной деятельности играет относительно бóльшую роль для увеличения минутного объема крови, чем нарастание систолического объема. Последний увеличивается лишь при относительно легкой работе, при повышении же ее мощности стабилизируется, и дальнейшее нарастание минутного объема зависит от учащения сердцебиений (рис. 13).

Наличие корреляции между сердечным ритмом и минутным объемом крови, казалось бы, позволяет по частоте сердцебиений судить о производительности сердца. Однако такие заключения нередко ошибочны, так как адаптация сердца к физическим нагрузкам имеет индивидуальные особенности и у многих людей

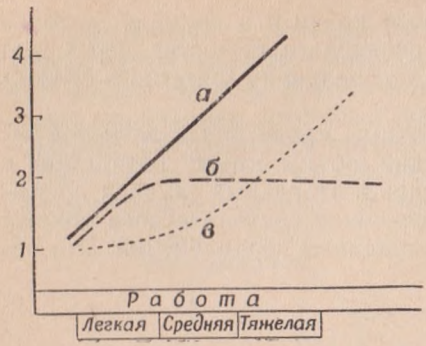


Рис. 13. Изменение минутного объема крови (*а*), систолического объема крови (*б*) и частоты сердцебиений (*в*) по сравнению с исходным уровнем, принятым за 1 (по Д. Джонсону)

при значительном учащении сердцебиений минутный объем крови перестает нарастать.

Величина минутного объема крови зависит от кислородной потребности, которая, в свою очередь, обусловлена мощностью выполняемой работы. Поэтому между изменением минутного объема и мощностью работы существует прямая зависимость. Однако эта зависимость наблюдается не всегда. Усиление кровоснабжения работающих органов происходит не только за счет абсолютного увеличения минутного объема крови, но и за счет его перераспределения (см. § 19). При этом чем рациональнее распределение циркулирующей крови, тем меньше при прочих равных условиях нарастает минутный объем крови.

КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

§ 8. Основные сведения о гемодинамике

Движение крови по разветвленным кровеносным сосудам подчинено *законам гидродинамики* *. Течение крови обусловлено разностью давления в артериальном и венозном концах сосудистой системы. Движение крови на всем своем пути испытывает сопротивление. Величина сопротивления зависит от вязкости крови, длины и диаметра сосудистой трубки.

Количество крови (Q), проходящее в единицу времени через кровеносную систему, тем больше, чем больше разность давления в ее артериальной ($P_а$) и венозной ($P_в$) концах и чем меньше сопротивление току крови (R):

$$Q = \frac{P_а - P_в}{R}.$$

Это отношение отражает основной гидродинамический закон и определяет как величину общего кровотока в организме, так и величину кровоснабжения отдельных органов. При установлении величины кровотока различают его *объемную* и *линейную ско-*

* Гидродинамика — учение о движении жидкости; гемодинамика — учение о движении крови в сосудистой системе.

рость. Объемной скоростью кровотока называют количество крови, протекающее через всю кровеносную систему в единицу времени. Эта величина аналогична минутному объему крови (см. § 7). Измеряется она в мл/мин или в мл/сек. Различают общую объемную скорость кровотока и местную, относящуюся к отдельному органу. Как общая, так и местная скорости кровотока непостоянны. При физической работе нарастают общая объемная скорость кровотока и местная в активных органах. В неработающих же органах объемная скорость кровотока при физической работе уменьшается (табл. 2).

Таблица 2

Общая и местная (в разных органах) объемная скорость кровотока у человека в покое и при физической работе (по Вейду и Бишопу)

Название органов	Объемная скорость кровотока (мл/мин)			
	покой	физическая работа		
		легкая	средняя	тяжелая
Общая объемная скорость кровотока	5800	9500	17500	25000
Скелетные мышцы	1200	4500	12500	22000
Мозг	750	750	750	750
Сердце	250	350	750	1000
Органы брюшной полости (без почек)	1400	1100	600	300
Почки	1100	900	600	250
Кожа	500	1500	1900	600
Другие органы	600	400	400	100

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что при физической работе наряду с повышением общей объемной скорости кровотока резко увеличивается кровоснабжение скелетных мышц и сердца. При этом кровоток в мозгу остается неизменным, кровоснабжение же внутренних органов уменьшается.

Линейной скоростью кровотока называют скорость движения частиц крови вдоль сосуда. Эта величина, измеряемая в см/сек, прямо пропорциональна объемной скорости кровотока и обратно пропорциональна площади сечения кровеносного русла. Линейная скорость неодинакова для всех частиц передвигающейся крови: она больше в центре сосуда и меньше около его стенок.

Линейная скорость кровотока в разных отделах сосудистой системы неодинакова (рис. 14). Высокая в аорте и артериях, она резко снижается в капиллярах, общая площадь сечения которых в 600—800 раз больше площади сечения аорты. В венах линейная скорость кровотока вновь увеличивается, что объясняется их меньшим общим просветом по сравнению с капиллярами.

О средней линейной скорости кровотока можно судить по *времени полного кругооборота крови.* В состоянии мышечного покоя полный кругооборот крови осуществляется в течение *21—23 сек.* При физической работе это время *укорачивается.* Ускорение кровотока зависит от мощности работы. При легкой работе полный кругооборот крови происходит в течение 15 сек., при тяжелой — 8—9 сек. Линейная скорость кровотока по артериям может увеличиваться при работе более чем в 5 раз.

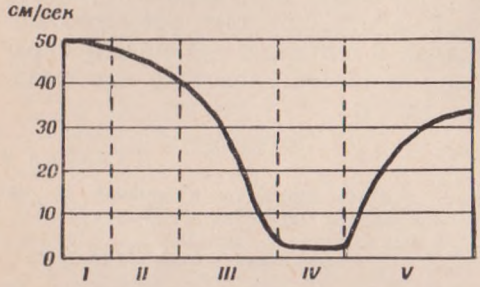


Рис. 14. Линейная скорость кровотока в разных отделах сосудистой системы:
I — аорта; *II* — артерии; *III* — артериолы; *IV*—капилляры; *V* — вены

Сопротивление кровотоку в разных отделах сосудистой системы неодинаково. Эта величина прежде всего зависит от диаметра сосуда. Известно, что при уменьшении диаметра сосуда в 2 раза сопротивление току крови возрастает в 16 раз. Наибольшее сопротивление кровотоку создается в артериолах и капиллярах, диаметр которых очень мал. Давление, создаваемое в результате сокращения сердца, постепенно понижается по ходу кровеносной системы. При этом в артериях оно снижается всего лишь на 10%, в артериолах же и капиллярах — на 85%. Таким образом, *основная часть энергии,* освобождаемой сердцем при сокращении, затрачивается на *продвижение крови по артериолам и капиллярам.*

§ 9. Общее периферическое сопротивление

Общее сопротивление сосудов кровотоку, называемое периферическим сопротивлением, прямо пропорционально разности давления в артериальном и венозном концах сосудистой системы и обратно пропорционально количеству циркулирующей крови. Общее периферическое сопротивление может быть вычислено по формуле:

$$R = \frac{P_а - P_в}{Q} \text{ (см. § 8).}$$

При этих расчетах о величине $P_а$—$P_в$ судят по среднему давлению, отражающему энергию движения крови (см. § 10), Q показывает количество крови, протекающее по сосудам в течение 1 сек. Величина общего периферического сопротивления выражается в дин·сек·см$^{-5}$. У взрослого человека в состоянии покоя в среднем она равна 1400—2500 дин·сек·см$^{-5}$. В сосудах

малого круга периферическое сопротивление меньше, чем в сосудах большого круга. При физической работе, в связи с расширением артериол и капилляров в активных мышцах, периферическое сопротивление *снижается*. При этом чем больше увеличивается минутный объем крови, тем резче снижается общее периферическое сопротивление. Его изменение зависит от мощности выполняемой работы. При легкой работе оно доходит в среднем до 1000 дин·сек·см$^{-5}$, при тяжелой—до 800 дин·сек·см$^{-5}$, при очень тяжелой — до 600—500 дин·сек·см$^{-5}$.

Общее периферическое сопротивление следует рассматривать как суммарную величину сопротивления всех артериол и капилляров тела. Оно не является показателем кровоснабжения отдельных органов. Однако направление его сдвигов (увеличение или уменьшение), отражая общий уровень кровоснабжения организма, указывает на соотношение сосудосуживающих и сосудорасширяющих реакций. Например, уменьшение периферического сопротивления при физической работе обусловлено расширением артериол и капилляров в скелетных мышцах.

§ 10. Кровяное давление

При каждом сокращении сердца в артерии под большим давлением выбрасывается некоторое количество крови. Ее свободному передвижению препятствует сопротивление периферических сосудов. В итоге в кровеносных сосудах создается давление, называемое *кровяным давлением*. Оно неодинаково в различных отделах кровеносной системы. Являясь наибольшим в крупных артериях, кровяное давление снижается в мелких артериях, артериолах, капиллярах, венах и становится ниже атмосферного в полых венах (рис. 15).

Величина артериального давления зависит от количества крови, поступающей в единицу времени из сердца в аорту, от интенсивности оттока крови из центральных сосудов на периферию, от емкости сосудистого русла, от упругого сопротивления артериальных стенок и от вязкости крови. Поступление крови в артерии, т. е. систолический объем крови, зависит от силы сокращения сердца. Отток крови из артерий обусловлен сопротивлением в периферических сосудах. Поэтому давление в артериях будет тем выше, чем сильнее сокращения сердца и чем больше периферическое сопротивление.

Давление в артериях неодинаково на протяжении сердечного цикла. Оно больше в момент систолы и меньше при диастоле. Наибольшее давление в артериях называется *систолическим*, или *максимальным*, наименьшее — *диастолическим*, или *минимальным*. Давление в артериях во время диастолы желудочков не падает до 0. Оно поддерживается благодаря упругости арте-

риальных стенок, растянутых во время систолы. При систоле желудочков артерии наполняются кровью. Кровь, не успевающая пройти в периферические сосуды, растягивает артериальные стенки. Во время диастолы кровь в артериях не испытывает давления со стороны сердца. В это время на нее оказывают давление лишь артериальные стенки, растянутые при систоле сердца и возвращающиеся, благодаря своей упругости, в исходное состояние. Под влиянием этого давления движение крови по артериям не прекращается и во время диастолы сердца.

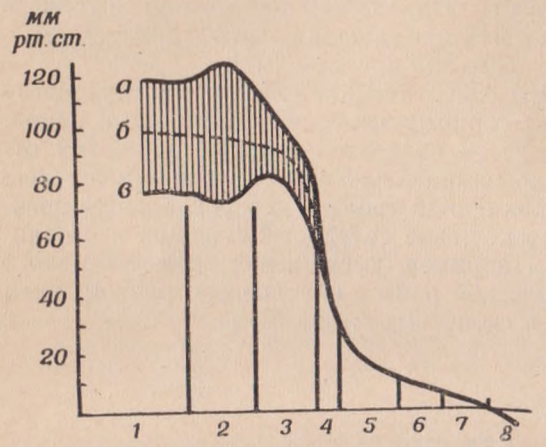


Рис. 15. Кровяное давление в разных отделах сосудистой системы:

а — систолическое давление; *б* — среднее давление; *в* — диастолическое давление; *1* — аорта; *2* — крупные артерии; *3* — мелкие артерии; *4* — артериолы; *5* — капилляры; *6* — венулы; *7* — вены; *8* — полые вены

Колебания кровяного давления при систоле и диастоле сердца происходят лишь в аорте и артериях. В артериолах же и венах давление крови постоянно на всем протяжении сердечного цикла (см. рис. 15). Давление в артериолах отражает уровень так называемого среднего давления в артериях. *Среднее артериальное* давление есть величина, результирующая все переменные значения давления на протяжении сердечного цикла. Оно представляет собою ту среднюю величину давления, при которой могло бы быть обеспечено течение крови в артериях без колебаний давления при систоле и диастоле. Это означает, что среднее давление выражает энергию непрерывного движения крови. Величина среднего давления ближе к диастолическому давлению. Это объясняется более продолжительным снижением давления при диастоле по сравнению с его повышением при систоле.

Способы определения артериального давления. Артериальное давление у человека может быть измерено либо прямым, либо косвенным методами. При *прямом методе* в артерию вводится полая игла, соединенная с манометром. Это наиболее точный метод. Однако он мало пригоден для массовых исследований.

Более распространенным является *косвенный* (манжеточный) способ определения величин кровяного давления, предложенный Рива-Роччи в 1896 г. Он основан на измерении той величины давления, которая необходима для полного сжатия артерии и пре-

кращения в ней тока крови. На конечность испытуемого накладывают манжету, соединенную с резиновой грушей (служащей для нагнетания воздуха) и ртутным или металлическим манометром. При нагнетании воздуха в манжету происходит сдавливание конечности и проходящей в ней артерии. В тот момент, когда давление в манжете становится выше систолического, пульсация на периферическом конце артерии прекращается. Появление первого пульсового толчка при уменьшении давления в манжете соответствует величине систолического давления в артерии. Этим способом можно определить лишь величину систолического давления.

Для определения систолического и диастолического давления применяется *звуковой,* или *аускультативный, способ,* предложенный Н. С. Коротковым. При этом способе используются те же манжета и манометр, что и при способе Рива-Роччи. Но об изменении тока крови в артерии судят не по пульсу, а по возникновению и исчезновению звуков, выслушиваемых на артерии ниже места наложения манжеты. Эти звуки возникают лишь тогда, когда кровь течет по сжатой артерии. При определении величин кровяного давления аускультативным способом воздух нагнетается в манжету до полного сжатия артерии и прекращения звуков. После этого давление в манжете снижается. Когда оно понизится настолько, что давление крови при систоле окажется выше, чем давление в манжете, на артерии начинают прослушиваться звуки, обусловленные током крови под манжетой при систоле и остановкой его при диастоле. Показание манометра, соответствующее появлению этих звуков, характеризует систолическое давление. При дальнейшем снижении давления в манжете звуки сначала усиливаются, а затем исчезают. Прекращение звуков говорит о том, что кровь уже способна и при диастоле проходить под манжетой, вследствие чего ее прерывистое течение превращается в непрерывное. Поэтому показание манометра, соответствующее исчезновению звуков на артерии, характеризует величину диастолического давления.

Аускультативный способ дает точные данные при измерении кровяного давления в состоянии покоя. Непосредственно при выполнении физической работы он почти не применим. После работы, в период восстановления, используя аускультативный способ, можно получить лишь ориентировочные результаты. Особенно часто в этих условиях возникают ошибки при определении диастолического давления. Способы Рива-Роччи и Короткова не дают возможности измерить среднее давление. Его величина определяется либо при помощи специального манометра И. М. Сеченова, либо путем планиметрии кривых артериального давления, зарегистрированных оптическим манометром. О величине среднего давления можно судить также по изменению колебаний артериальной стенки при сжатии ее манжетой. Этот спо-

соб определения артериального давления называется артериальной осциллографией или тахоосциллографией.

У взрослых здоровых людей в плечевой артерии *систолическое давление* равно в среднем *110—120 мм рт. ст., среднее — 80—85 мм рт. ст., диастолическое — 60—80 мм рт. ст.* Разница между систолическим и диастолическим давлением называется *пульсовой амплитудой.* Ее величина равна в среднем 40 мм рт. ст.

Систолическое давление в пределах 100—139 мм рт. ст. называется *нормотоническим,* ниже 100 мм—*гипотоническим,* выше

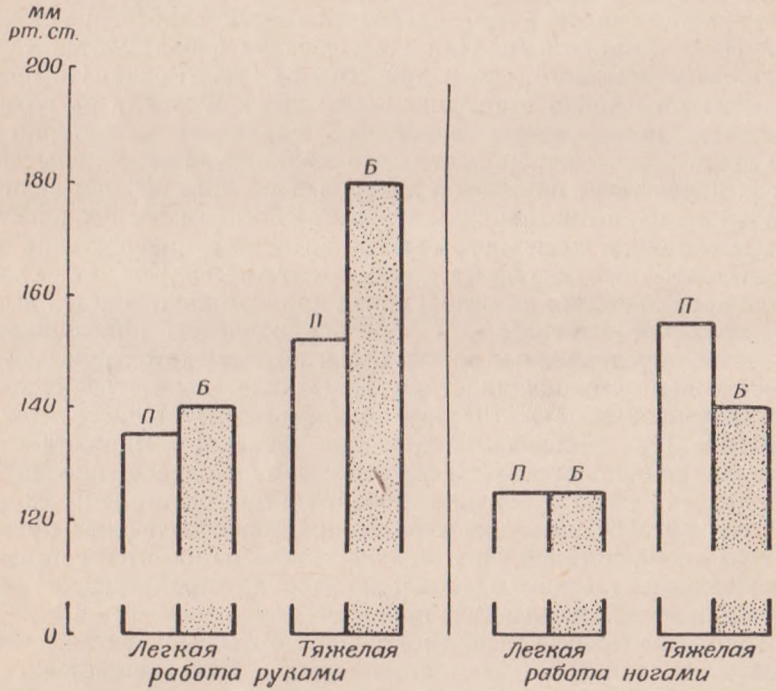


Рис. 16. Изменение систолического давления в плечевой (*П*) и бедренной (*Б*) артериях при работе руками и ногами (по Астранду и др.)

139 мм — *гипертоническим.* При повышении или понижении систолического давления соответственно изменяются и среднее, и диастолическое.

У людей пожилого возраста в связи с понижением эластичности артериальных стенок кровяное давление обычно выше, чем у лиц молодого возраста. У детей давление ниже, чем у взрослых.

Кровяное давление в разных артериях *неодинаково*. Оно может быть различным даже в артериях одного калибра. Например, нередко давление неодинаково в правой и левой плечевых артериях. Еще чаще разность давления отмечается в артериях верхних и нижних конечностей. Впервые этот факт был отмечен И. М. Сеченовым (1861). У большинства людей кровяное давление выше в артериях нижних конечностей. Различие в величинах давления в артериях одинакового калибра объясняется различием в функциональном состоянии их стенок (см. § 12).

Под воздействием разных факторов кровяное давление изменяется. Например, оно повышается при эмоциональном возбуждении (страхе, гневе и др.). Это происходит в результате усиления деятельности сердца и сужения сосудистого русла.

Физическая работа также ведет к увеличению кровяного давления. Систолическое давление при этом может возрастать до 170—200 мм рт. ст. Среднее давление и диастолическое изменяются меньше. Под влиянием длительной и тяжелой работы диастолическое давление может понижаться, что объясняется расширением сосудов в работающих скелетных мышцах.

Под влиянием работы кровяное давление в разных областях тела изменяется неодинаково. В артериях неработающих конечностей оно возрастает больше, чем в работающих (рис. 16). Более значительное увеличение давления в неработающей конечности объясняется суммированием центральной волны повышенного давления с волной, отраженной от периферии. Последняя возникает в результате сужения артериол в неработающих мышцах при работе других.

§ 11. Артериальный пульс

Артериальным пульсом называют ритмические колебания артериальной стенки, обусловленные повышением систолического давления в артерии. Пульсация артерий определяется путем легкого прижатия ее к подлежащей кости. По частоте пульса обычно выявляют ритм сердечных сокращений. Пульсовая волна возникает в аорте в момент изгнания крови из желудочков, когда давление в аорте повышается и стенка ее растягивается. Волна повышенного давления и вызванного этим колебания артериальной стенки распространяется с определенной скоростью от аорты до артериол.

Запись пульсовой кривой называется сфигмограммой. На сфигмограммах аорты и крупных артерий различают анакротический подъем, катакротический спуск пульсовой кривой и вторичный, или дикротический, подъем (рис. 17). Анакротический подъем обусловлен систолическим повышением давления и вызванным этим растяжением артериальной стенки. В конце систолы желудочка давление в нем начинает падать, в связи с чем наступает

катакротический спуск пульсовой кривой. В тот момент, когда желудочек начинает расслабляться, давление в нем уменьшается столь резко, что кровь, выброшенная в аорту, вновь устремляется назад, т. е. к желудочку. Но на своем пути она захлопывает полулунные клапаны, которые препятствуют ее обратному току в

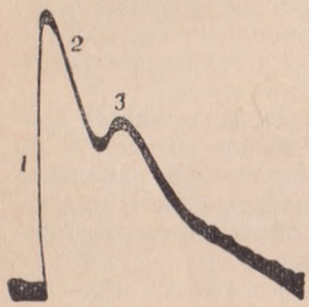


Рис. 17. Сфигмограмма лучевой артерии:
1 — анакротический подъем; *2* — катакротический спуск; *3* — дикротический подъем

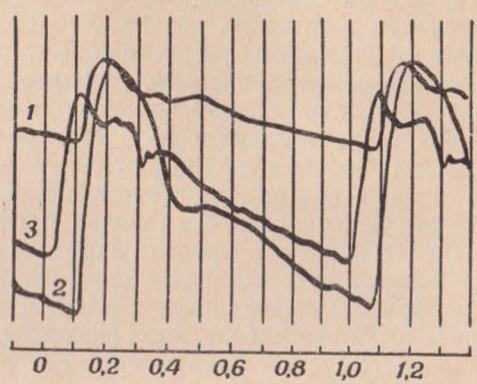


Рис. 18. Запаздывание пульсаций плечевой (*1*) и бедренной (*2*) артерий по отношению к пульсации сонной артерии (*3*).
Цифры внизу — отметка времени в сек.

желудочек. Кровь отражается от клапанов, что и создает вторичную волну повышения давления в артериях — дикротический подъем пульсовой кривой.

§ 12. Скорость распространения пульсовой волны

Упругость артериальных стенок зависит от эластичности их соединительно-тканной основы, степени напряжения гладких мышц, геометрических параметров сосуда, общей емкости сосудистой системы и величины кровяного давления. Чем больше упругость артериальных стенок, тем относительно меньше их растяжимость. Эти свойства артерий имеют большое значение для передвижения крови.

Об упругости артериальных стенок судят по *скорости распространения пульсовой волны*. Между этими величинами имеется прямая зависимость.

Скорость распространения пульсовой волны определяется по времени запаздывания пульсации на периферическом участке артерии по отношению к центральному. Для этого регистрируются сфигмограммы либо на двух разных артериях (рис. 18), либо на двух точках одной. Зная расстояние между этими точками и вре-

ми запаздывания пульсации, легко узнать скорость распространения пульсовой волны. Она меньше в артериях эластического типа и больше в артериях мышечного типа. У взрослых здоровых людей скорость распространения пульсовой волны по аорте равна в среднем 5—7 м/сек, по артериям руки — 6—8 м/сек, по артериям ноги — 8—10 м/сек. С возрастом скорость распространения пульсовой волны по артериям и особенно по аорте увеличивается.

Под влиянием физических нагрузок скорость распространения пульсовой волны по аорте и артериям неработающей конечности

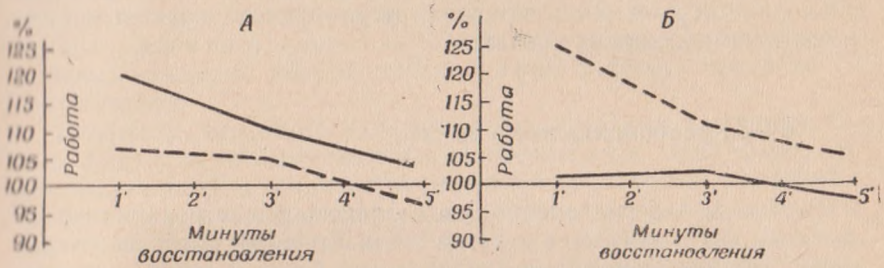


Рис. 19. Изменение скорости распространения пульсовой волны по артериям руки (пунктирные линии) и артериям ноги (сплошные линии) после плавания на 100 м при помощи рук (*А*) и при помощи ног (*Б*) (в процентах к исходному уровню)

возрастает. По артериям же работающей конечности повышение скорости пульсовой волны либо выражено в меньшей степени, либо даже происходит ее уменьшение (рис. 19). Меньшая упругость артериальных стенок способствует увеличению притока крови к органам, питаемым данной артерией.

§ 13. Кровообращение в артериолах и капиллярах

В капиллярах происходит обмен веществ между кровью и тканями. Общее количество капилляров очень велико. Поэтому кровяное русло в области капилляров в 600—800 раз превышает сечение аорты. Скорость кровотока в капиллярах небольшая — 0,3—0,5 мм/сек. Число капилляров в разных тканях неодинаково. Их больше в тех тканях, где обмен веществ интенсивнее. Например, на 1 мм² сердечной мышцы капилляров в 2 раза больше, чем на 1 мм² скелетной. Кровяное давление в разных капиллярах колеблется от 8 до 30 мм рт. ст. Неодинаково давление и в одном и том же капилляре. Оно несколько больше в его артериальном конце и меньше в венозном.

При покое органа в нем функционирует лишь небольшое число капилляров. Остальные находятся в спавшемся состоянии. При

работе органа капилляры раскрываются. Это ведет к усилению местного кровотока, или к рабочей гиперемии. Изменение числа действующих капилляров в работающем органе было обнаружено Крогом. Он подсчитал, что на 1 мм^2 скелетной мышцы в покое приходится 35—85 действующих капилляров, при работе же число их возрастает до 2500—3000. Соответственно увеличивается и общая поверхность капилляров: в покое она равна 3—8 см^2 на 1 см^3 мышечной ткани, при работе — 360—370 см^2. Объем крови по отношению к объему мышцы возрастает при этом с 0,02—0,6% до 5,5—15%. Раскрытие спавшихся, так называемых «резервных», капилляров обусловлено повышением давления в артериолах. Последние играют роль «кранов», регулирующих просвет капилляров и наполнение их кровью.

§ 14. Кровообращение в венах

Венозная система начинается от венозной части капилляров, переходящих в венулы, а затем в вены. Кровь из артерий обычно попадает в вены через капиллярную сеть. Однако между артериями и венами существует и более короткий путь — *артерио-венозные анастомозы,* которые играют роль шунтов, регулирующих капиллярное кровообращение. Например, в коже артерио-венозные анастомозы открываются при очень высокой или очень низкой температуре окружающей среды. В капилляры при этом поступает меньше крови, что предохраняет ее от излишнего перегревания или охлаждения.

Гемодинамика в венозной системе характеризуется некоторыми особенностями по сравнению с артериальной. Это обусловлено главным образом *большой емкостью венозной системы* и движением крови во многих венах *против действия силы тяжести.*

Емкость венозной системы почти в два раза превышает емкость артериальной, в связи с чем давление и скорость кровотока в венах меньше, чем в артериях.

В периферических венах кровяное давление в среднем равно 5—9 мм рт. ст. При горизонтальном положении тела оно одинаково в венах верхних и нижних конечностей. В крупных венах, находящихся около грудной полости, давление почти равно атмосферному. В венах, лежащих в грудной полости, оно несколько ниже атмосферного.

Большую роль в движении крови в венах играют венозные клапаны. Они обеспечивают течение крови по венам только по направлению к сердцу.

Освобождаемая при сокращении сердца энергия почти полностью затрачивается на продвижение крови по артериям, арте-

риолам и капиллярам. Поэтому движение крови по венам не может быть обеспечено лишь силой сокращения левого желудочка; для венозного кровотока большое значение имеет присасывающее действие грудной клетки.

Дыхательные движения вызывают изменение давления в крупных венах. В яремной вене, например, при вдохе оно становится ниже атмосферного, при выдохе возрастает до 2—5 мм рт. ст.

При мышечной деятельности давление в периферических венах увеличивается. Оно повышается уже при переходе из положения лежа в положение стоя и еще больше при работе. Имеется прямая зависимость между мощностью работы и степенью изменения венозного давления. Особенно резко увеличивается венозное давление под влиянием силовой работы, вызывающей натуживание.

Изменение венозного давления является одним из существенных факторов, обеспечивающих гемодинамику при мышечной деятельности. При сокращении мышц в изотонических условиях и особенно при изометрическом напряжении периферические вены сдавливаются, кровенаполнение их уменьшается. При динамической работе в момент расслабления мышц кровь устремляется из капилляров в вены, в момент же сокращения происходит опорожнение вен. Это явление, получившее название *«мышечного насоса»*, облегчает деятельность сердца при динамической работе.

Кроме «мышечного насоса» при физической работе действует еще так называемый *«дыхательный насос»*. Суть этого явления заключается в том, что при форсированном выдохе внутригрудное давление повышается и кровь скапливается в периферических участках центральных вен, при усиленном же вдохе в связи с понижением внутригрудного давления кровь устремляется к сердцу. Эффективность «дыхательного насоса» особенно велика при такой работе, как, например, бег. При гребле же и других видах мышечной деятельности, характеризующихся силовыми напряжениями и натуживанием, «дыхательный насос» имеет меньшее значение.

В венозных стенках находятся гладкие мышцы, напряжение которых создает противодействие гидростатическому давлению. Эти мышцы лучше развиты в венах, расположенных ниже сердца. Напряжение мышц венозных стенок поддерживает необходимое для тока крови внутрисосудистое давление. Однако тонус венозных мышц невелик, в связи с чем вены легко растягиваются и в них может скапливаться много крови. При физической работе тонус мышц венозных стенок повышается, что ведет к опорожнению вен и увеличению объема циркулирующей крови. В связи с этим *периферические вены* можно рассматривать как *депо крови*.

§ 15. Кровообращение в малом кругу

Особенности гемодинамики в легких зависят от морфологических и функциональных особенностей сосудов малого круга. Легочное русло, пропускающее за 1 мин. то же количество крови, что и большой круг, имеет меньшую протяженность. Крупные артерии легких более растяжимы, чем артерии большого круга. Поэтому легочные артерии могут вмещать относительно больше крови без существенных изменений давления. В легких хорошо развиты артерио-венозные анастомозы, укорачивающие путь крови и в случае необходимости направляющие ее в обход капилляров. Обширная капиллярная сеть легких не оказывает большого сопротивления кровотоку. Растяжимости легочных сосудов способствует малое противодавление окружающей ткани (оно ниже, чем в других органах). Все это создает условия для *малого сопротивления кровотоку в легких*. Поэтому правый желудочек выполняет относительно меньшую работу, чем левый.

Непосредственная связь стенок мелких сосудов с тканью легких ставит легочное кровообращение в зависимость от дыхательных движений. Однако наличие мышц в сосудистых стенках и их активные сокращения и расслабления уменьшают зависимость распределения крови в легких как от дыхательных движений, так и от объема притекающей и оттекающей крови.

Кровяное давление в сосудах легких отличается от давления в большом кругу. В легочной артерии человека *систолическое давление* составляет *20—30 мм рт. ст., среднее — около 14 мм, диастолическое — 8—9 мм*. Таким образом, давление в артериях легких во много раз ниже, чем в большом кругу. В легочных капиллярах и венах, наоборот, давление несколько выше. В венах оно равно в среднем 6—12 мм рт. ст.

Сосуды легких могут депонировать кровь, т. е. вмещать ее избыточный объем, не используемый самим органом. Накопление крови в депо не вызывает существенного подъема давления в его сосудах. Емкость легочных сосудов непостоянна. Они могут вмещать от 10 до 25% всего объема крови. При вдохе емкость легочных сосудов возрастает, при выдохе уменьшается. В положении лежа кровенаполнение легких больше, чем в положении сидя и стоя.

При физической работе приток крови к легким *увеличивается*. Давление же в легочных сосудах при этом изменяется мало. Оно остается постоянным даже при увеличении кровотока в 2—3 и более раз. Лишь в самом начале работы давление в легочной артерии может возрастать на 4—5 мм рт. ст., что обусловлено запаздыванием раскрытия резервных капилляров. При дальнейшей работе давление в сосудах легких, как правило, нормализуется. Некоторые исследователи наблюдали при физической рабо-

то даже понижение артериального давления в легких, что обусловлено значительным расширением сосудистого русла в связи с углублением дыхания.

РЕГУЛЯЦИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Общий круг кровообращения представляет собою системы параллельно включенных местных кругов. Благодаря этому все органы снабжаются кровью одновременно. Однако объем кровотока в разных областях тела неодинаков. Он больше в активных органах по сравнению с менее активными. В зависимости от состояния организма общий объем кровотока также постоянно изменяется. Между работой сердца, просветом и емкостью сосудистого русла и количеством циркулирующей крови существуют определенные соотношения. Они регулируются нервными и гуморальными механизмами.

§ 16. Регуляция деятельности сердца

Работа сердца усиливается при увеличении венозного притока. Мышца сердца при этом сильнее растягивается во время диастолы, что способствует более мощному ее сокращению. Это явление, впервые описанное Старлингом, называется *«законом сердца»*. Однако в настоящее время доказано, что эта закономерность проявляется лишь при определенных условиях, главную же роль в регуляции сердечной деятельности играют *нервная система* и некоторые *гуморальные факторы*.

Иннервация сердца. Сердце иннервируется ветвями *блуждающего* и *симпатического нервов*. Эти нервы не являются пусковыми, они лишь регулируют возбудимость и проводимость сердечной мышцы, силу и частоту сердцебиений.

Блуждающий нерв тормозит деятельность сердца. Этот факт был обнаружен в 1845 г. братьями Вебер. Позднее И. П. Павлов показал, что раздражение одних волокон блуждающего нерва вызывает урежение сердцебиений, раздражение других — их ослабление. Тормозящий эффект при раздражении блуждающего нерва проявляется также в понижении возбудимости и проводимости миокарда. При слабом раздражении блуждающего нерва ритм сердечных сокращений урежается, при более сильном происходит остановка сердца (рис. 20, *А*). При длительном раздражении блуждающего нерва прекратившиеся вначале сокращения сердца возобновляются, несмотря на продолжающееся раздражение. Это явление, называемое *«ускользанием»* сердца из-под влияния блуждающего нерва, имеет большое биологическое значение. При некоторых условиях могут возникать обстоятельства, ведущие к резкому возбуждению блуждающего нерва, что могло бы вызвать остановку сердца и гибель животного.

«Ускользание» сердца из-под влияния блуждающего нерва обеспечивает возможность продолжения жизни.

Симпатический нерв усиливает деятельность сердца. И. Ф. Цион (1867) обнаружил, что раздражение симпатического нерва ведет к учащению и усилению сердцебиений (рис. 20, *Б*). И. П. Павлов (1883) доказал, что отдельные волокна симпатического нерва, как и волокна блуждающего, по-разному влияют на работу сердца. Одни из них учащают ритм сердечных сокра-

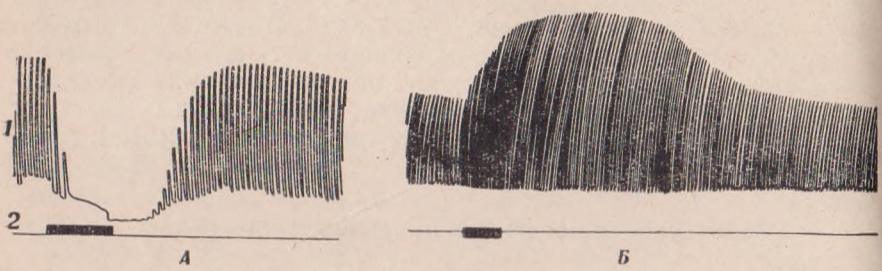


Рис. 20. Изменение деятельности сердца под влиянием раздражения блуждающего (*А*) и симпатического (*Б*) нервов:
1 — запись сокращений сердца; *2* — отметка раздражения нервов

щений, другие усиливают их. Раздражение симпатического нерва вызывает также увеличение возбудимости и проводимости миокарда.

Центры сердечных нервов. Центры блуждающего нерва расположены в продолговатом мозгу. Вторые нейроны блуждающего нерва находятся непосредственно около сердца. Отростки этих нейронов иннервируют синоатриальный узел, мышцы предсердий и атриовентрикулярный узел. Нейроны симпатического нерва расположены в верхних сегментах грудного отдела спинного мозга, отсюда возбуждение передается в шейные симпатические узлы и далее к сердцу. Импульсы с нервных окончаний на сердце передаются посредством медиаторов. Для блуждающего нерва медиатором служит ацетилхолин, для симпатического — норадреналин.

Центры блуждающего нерва всегда находятся в состоянии некоторого возбуждения (тонуса), степень которого изменяется под влиянием центростремительных импульсов от разных рецепторов тела. Кроме того, на состояние этих центров влияют и химические раздражители (адреналин, ионы кальция, углекислота и др.). При стойком повышении тонуса центров блуждающего нерва сердцебиения урежаются, возникает синусовая брадикардия. При перерезке блуждающего нерва сердечный ритм, наоборот, учащается.

Тонус центров симпатического нерва выражен слабее, чем блуждающего. Возбуждение в этих центрах усиливается при эмоциях и при мышечной деятельности, это ведет к учащению и усилению сердечных сокращений.

Нервы сердца обеспечивают приспособление его деятельности к разным условиям. При мышечном покое преобладает влияние блуждающего нерва, при работе бóльшее значение имеют импульсы, поступающие к сердцу по симпатическому нерву.

Раньше считали, что перерезка сердечных нервов у животных лишает их возможности выполнять интенсивную мышечную деятельность. В настоящее время установлено, что после перерезки нервов сердечный ритм при физических нагрузках нарастает медленнее, но работоспособность животных все же сохраняется (Дональд и др.).

Рефлекторная регуляция деятельности сердца. В этом сложном процессе принимают участие не только центры продолговатого и спинного мозга, но и гипоталамус, мозжечок и кора больших полушарий. Для рефлекторной регуляции деятельности сердца имеют значение многие рецепторы. Особенно большую роль играют *баро-* или *прессорецепторы,* расположенные в дуге аорты и в месте разветвления сонных артерий. Они возбуждаются при повышении давления в сосудах и при растяжении их стенок. Возникающий при этом поток афферентных импульсов усиливает возбуждение в центрах блуждающих нервов, что ведет к урежению и *ослаблению* сердечных сокращений. В месте впадения полых вен в правое предсердие также расположены рецепторы, возбуждающиеся при повышении давления в этой области. Импульсы от этих рецепторов тормозят центры блуждающего нерва, в результате чего деятельность сердца *усиливается* (рефлекс Бейнбриджа). Рефлекторные изменения деятельности сердца возникают также при раздражении рецепторов других областей сосудистого русла (легочные артерии, сосуды внутренних органов). Например, рефлекторная остановка сердца может быть вызвана ударом по передней стенке живота. Возникающее при этом раздражение рецепторов кишечника передается на блуждающий нерв, что и ведет к остановке сердца (рефлекс Гольца).

Большое значение в регуляции деятельности сердца имеют сигналы от *проприорецепторов двигательного аппарата.* При физической работе поток проприоцептивных импульсов усиливается, что тормозит центры блуждающего нерва и ведет к учащению сердцебиений.

Ритм сердечных сокращений может изменяться при раздражении температурных рецепторов. При повышении температуры тела, например при физической работе в условиях высокой температуры окружающей среды, сердцебиения учащаются более резко, чем при такой же работе в условиях нормальной темпера-

туры. При охлаждении тела, например при купании в прохладной воде, происходит урежение сердцебиений. При изменении температуры тела на 1°С частота сердечных сокращений изменяется в среднем на 10 ударов в 1 мин.

Работа сердца изменяется при болевых раздражениях и при различных эмоциях (гнев, страх и т. п.).

В регуляции деятельности сердца принимает участие *кора больших полушарий*. Это доказано путем выработки условных рефлексов, изменяющих деятельность сердца. Предстартовое учащение сердцебиений является одним из примеров кортикальной регуляции сердечного ритма.

Гуморальная регуляция деятельности сердца. На деятельность сердца влияют некоторые гормоны, ионы калия и кальция.

Гормон надпочечника — *адреналин* вызывает учащение и усиление сердечных сокращений. Его действие подобно действию симпатического нерва.

Гормон щитовидной железы — *тироксин* усиливает восприимчивость сердца к импульсам, поступающим по блуждающим и симпатическим нервам. При избытке тироксина в крови в состоянии покоя, когда преобладает влияние блуждающего нерва, деятельность сердца может быть резко приторможенной. Наоборот, при возбуждении симпатического нерва сокращения сердца чрезмерно учащаются.

Ионы калия урежают ритм и уменьшают силу сердечных сокращений, снижают возбудимость и проводимость сердечной мышцы. Промывание сердца концентрированным раствором калия ведет к его остановке в состоянии диастолы. Однако не только избыток, но и снижение концентрации калия в растворе, промывающем сердце, вызывает нарушение сердечной деятельности.

Ионы кальция учащают ритм и усиливают сердечные сокращения, повышают возбудимость и проводимость миокарда. При избытке кальция сердце останавливается в систоле. При недостатке кальция происходит ослабление сердечных сокращений.

§ 17. Регуляция функционального состояния сосудов

Нервы сосудов. Сосуды имеют *сосудосуживающие нервы — вазоконстрикторы*. Они относятся к симпатической нервной системе.

Сосудосуживающий (вазоконстрикторный) эффект впервые был обнаружен в 1842 г. А. П. Вальтером при раздражении седалищного нерва лягушки. Позднее Клод Бернар обнаружил, что если у кролика на шее перерезать с одной стороны симпатический нерв, то ухо на этой стороне, в связи с расширением сосудов, делается краснее и теплее другого. Это явление объясняется тем, что по симпатическому нерву к кровеносным сосудам все

время поступают нервные импульсы, которые поддерживают эти сосуды в состоянии некоторого сужения, или тонуса. Когда нервы перерезаны, то поток импульсов прекращается и сосуды расширяются. Правильность этого предположения доказывается тем, что раздражение периферического конца симпатического нерва вызывает сужение сосудов уха.

Сосудорасширяющие нервы (вазодилятаторы) обнаружены лишь в некоторых органах (язык, слюнные железы). Эти нервы являются парасимпатическими. В некоторых органах, например скелетных мышцах, веточки вазодилятаторов идут в составе симпатических нервов. Однако сосудорасширяющий эффект при их раздражении может быть получен лишь при особых условиях (например, при отравлении ядами, парализующими вазоконстрикторы).

Сосудодвигательные центры находятся в продолговатом мозгу (В. Ф. Овсянников). В этих центрах различают сосудосуживающие и сосудорасширяющие зоны. В регуляции состояния сосудов большее значение имеют *сосудосуживающие центры.* При повышении возбуждения в этих центрах сосуды суживаются, при снижении — расширяются. Если перерезать мозг на границе между продолговатым и спинным, то происходит расширение сосудов и уменьшение кровяного давления. В спинном мозгу имеются сосудодвигательные центры, но они подчинены центрам продолговатого. Кроме центров спинного и продолговатого мозга на тонус сосудов оказывают влияние промежуточный мозг и кора больших полушарий.

Возбуждение сосудосуживающего центра обусловлено *нервными* и *гуморальными воздействиями.* К нервным воздействиям относятся афферентные импульсы от различных рецепторов. Наибольшее значение при этом имеют импульсы от прессо- и хеморецепторов, расположенных в стенках кровеносных сосудов (сосудистые рефлексогенные зоны). Импульсы от рецепторов дуги аорты и места разветвления сонных артерий поступают к сосудодвигательному центру по афферентным нервам — депрессору и нерву каротидного синуса. Прессорецепторы раздражаются при повышении кровяного давления. Их возбуждение вызывает торможение сосудосуживающего центра и как следствие этого — расширение сосудов и понижение давления (депрессорный эффект). При низком давлении в аорте, наоборот, происходит возбуждение сосудосуживающего центра и сужение сосудов.

Прессорецепторы находятся не только в аорте и сонных артериях, но и в сосудах других областей тела (легких, кишечнике, селезенке и др.). Импульсы от этих рецепторов рефлекторно изменяют деятельность сердца и состояние сосудов разных органов. Сокращения сердца при этом то усиливаются, то ослабевают, сосуды то расширяются, то суживаются. Это обеспечивает

поддержание артериального давления на определенном, оптимальном для данных условий, уровне.

Хеморецепторы возбуждаются при изменении состава крови. Накопление в крови CO_2 и уменьшение содержания кислорода, раздражая хеморецепторы, увеличивают тонус сосудодвигательного центра и рефлекторно повышают артериальное давление. Таким образом, раздражение прессо- и хеморецепторов рефлексогенных зон вызывает разные реакции. При раздражении прессорецепторов происходит расширение сосудов, при раздражении хеморецепторов — сужение. Хеморецепторы других сосудистых областей чувствительны не только к изменению содержания в крови CO_2 и O_2, но и к изменению концентрации адреналина и некоторых других веществ. Эти изменения ведут к рефлекторному повышению кровяного давления.

Влияние коры больших полушарий на состояние сосудистых стенок установлено путем выработки сосудистых условных рефлексов. Если многократно сочетать действие какого-либо фактора (охлаждение или нагревание кожи) с индифферентным раздражением (звук, зажигание лампочки), то вырабатывается *условный сосудистый рефлекс*, т. е. индифферентный раздражитель начинает вызывать сужение или расширение сосудов. Увеличение артериального давления в предстартовом периоде также осуществляется условнорефлекторным путем.

Гуморальные влияния на сосуды. Некоторые химические вещества (гормоны, медиаторы), действуя непосредственно на стенки сосудов, могут вызывать их сужение и расширение. Например, сосудосуживающий эффект оказывают гормоны надпочечника — *норадреналин* и *адреналин* и гормон задней доли гипофиза — *вазопрессин*. Адреналин суживает артерии и артериолы брюшных внутренностей, кожи и скелетных мышц. Предполагают, что он не вызывает сужения только сосудов легких и сердца. Вазопрессин преимущественно суживает артериолы и капилляры.

Значительный сосудосуживающий эффект вызывает образующееся в почках вещество — *ренин*. Выделение его усиливается при недостаточном кровоснабжении почек. Ренин активирует находящееся в плазме белковое вещество гипертензиноген, вызывающее сужение кровеносных сосудов и увеличение кровяного давления.

К сосудорасширяющим веществам относятся *ацетилхолин, гистамин, аденозинотрифосфорная кислота, молочная и угольная кислоты* и др. Ацетилхолин образуется в окончаниях парасимпатических нервов. Он расширяет артериолы. Быстро разрушаясь в крови, он оказывает лишь местный эффект, т. е. расширяет сосуды, находящиеся вблизи от нервных окончаний. Гистамин образуется в стенках желудка и кишечника, в коже, в работающих скелетных мышцах. Он расширяет капилляры глав-

ным образом в органах брюшной полости. Введение 1—2 мг гистамина в вену кошки вызывает резкое расширение капиллярной сети, понижение кровяного давления и гибель животного.

§ 18. Рабочая гиперемия

Расширение сосудов в работающем органе и увеличение в нем кровотока называется *рабочей, или функциональной, гиперемией.* Это явление впервые было обнаружено Задлером (1875) и Гаскеллом (1877). Позднее оно было подробно изучено Крогом (1927). Считается, что расширение артериол и капилляров в работающем органе осуществляется местным, гуморальным путем. Как только активность клеток повышается, они начинают усиленно выделять вещества, расширяющие сосуды. Однако, несмотря на многочисленные исследования, до настоящего времени точно не установлено, какое вещество, образующееся в активных тканях, вызывает сосудорасширяющий эффект. Предполагали, что в этом процессе участвуют молочная кислота, гистамин, углекислота, аденозинотрифосфорная кислота, ионы калия и другие вещества. Но значение их для рабочей гиперемии не подтвердилось. Например, известно, что расширение сосудов в мышце начинается раньше, чем в ней увеличится концентрация молочной кислоты. Рабочая гиперемия может наступать и при введении некоторых веществ, блокирующих действие гистамина. Более постоянный сосудорасширяющий эффект возникает при действии калия.

В настоящее время предложена новая гипотеза о причинах расширения сосудов в работающих мышцах. Установлено, что тонус мышц сосудистых стенок *регулируется водителями ритма,* роль которых выполняют мышечные клетки сосудистой стенки, обладающие высокой автоматией. Импульсы от этих клеток поддерживают тонус гладких мышц артериальных стенок. При сокращении скелетной мышцы происходит деформация стенок артериол, что нарушает контакт между водителями ритма и гладкими мышцами сосудистой стенки. Тонус артериолы при этом уменьшается и происходит ее расширение. Таким образом, рабочая гиперемия в конечном счете обеспечивается нервным механизмом. Нервные импульсы к скелетной мышце поступают по ее двигательным нервам. Вызывая сокращение мышцы, они тем самым обеспечивают и усиление ее кровоснабжения (В. М. Хаютин).

Для увеличения кровотока в работающем органе недостаточно лишь расширения его сосудов. Необходимо еще и *повышение общего объема циркуляции, и перераспределение циркулирующей крови.* Последнее обеспечивается ограничением кровоснабжения не работающих в данный момент органов. Сужение сосудов в неработающих органах осуществляется рефлекторным путем: метаболиты, образующиеся в работающей мышце, раздражают

тканевые рецепторы. Импульсы от этих рецепторов вызывают возбуждение сосудодвигательного центра, вследствие чего возникает общий сосудосуживающий эффект. Казалось бы, при этом сужение сосудов должно быть наиболее значительным в работающем органе, рецепторы которого раздражаются метаболитами. В действительности же сосуды скелетных мышц во время работы не реагируют на сосудосуживающие импульсы и остаются расширенными.

Перераспределение крови при работе необходимо для обеспечения рабочей гиперемии. Если бы кровоснабжение всех органов было всегда одинаковым, то минутный объем крови даже при мышечном покое должен был быть равным не 5—6 л, а 25—30 л. При работе эта величина должна была бы быть еще больше. Однако в действительности этого не требуется, так как *ограничение кровотока в неработающих органах уменьшает необходимый общий объем циркуляции.* Из этого ясно, какое большое значение имеет перераспределение крови при работе в общей экономике сердечной деятельности.

Расширение сосудов в мышце происходит сразу же в начале работы. При этом даже небольшая начальная частота двигательных импульсов, поступающих к скелетной мышце, уже вызывает значительную гиперемию. При очень частом раздражении мышцы кровоток возрастает не при сокращении мышцы, а при последующем ее расслаблении.

§ 19. Кровообращение при физической работе

Энергия, необходимая для мышечной деятельности, в конечном итоге освобождается в результате окисления органических веществ. Поэтому потребность в кислороде при физической работе значительно возрастает. Поскольку кислород доставляется кровью, то кровоснабжение активных органов, в особенности скелетных мышц и сердца, должно быть при работе увеличенным. Усиление деятельности сердечно-сосудистой системы, обеспечивающее удовлетворение возросшего кислородного запроса, достигается посредством нервной и гуморальной регуляции.

Изменение кровоснабжения тканей начинается еще в предрабочем (предстартовом) периоде. Одно лишь представление о работе вызывает подготовительную перестройку деятельности сердца и функционального состояния сосудов. Эта перестройка обеспечивается импульсами из коры больших полушарий и гипоталамуса. Она осуществляется по механизму условных и безусловных рефлексов, возникающих в ответ на различные раздражители внешней и внутренней среды.

Возникающее при подготовке к работе возбуждение центров симпатической иннервации и увеличение секреции надпочечника ведут к усилению деятельности сердца, перераспределению крови

к повышению артериального давления. Все это уже до работы увеличивает кровоток к скелетным мышцам, сердцу и легким.

В начале работы в систему регуляции кровообращения включаются дополнительные рефлекторные, гуморальные и физические факторы. Кора больших полушарий, посылая эффекторные импульсы к двигательному аппарату, одновременно влияет на центры вегетативной нервной системы. При этом возникает дальнейшее повышение возбуждения в центрах симпатических нервов и угнетение парасимпатических. В работающих мышцах происходит расширение артериол, расслабление прекапиллярных сфинктеров, расширение и раскрытие не функционирующих в состоянии покоя капилляров, что обеспечивает увеличение местного кровотока. Расширение кровеносных сосудов в работающих мышцах сочетается с сужением сосудов брюшных органов и других неактивных при данной мышечной деятельности областей тела.

Изменения деятельности сердца и состояния сосудов при работе рефлекторно усиливаются импульсами от проприорецепторов двигательного аппарата и от хеморецепторов, сигнализирующих о повышении концентрации кислых продуктов в крови и других тканях.

Работа скелетных мышц, особенно динамическая, способствуя увеличению венозного возврата к сердцу, вызывает повышение силы сердечных сокращений. Однако наибольшее значение для увеличения мощности сокращения сердца имеют не механические условия его работы, а усиление воздействия симпатических нервов. В результате повышения сократимости сердечной мышцы при работе увеличивается систолический выброс крови. Это сочетается с учащением сердечных сокращений и ведет к значительному повышению производительности сердца. При напряженной мышечной деятельности систолический объем крови может возрастать до 120—140 мл, частота сердцебиений — до 200 и более ударов в 1 мин., минутный объем крови — до 25—30 л. Приток крови к скелетным мышцам увеличивается при этом до 22—25 л.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ МЕЖДУ КРОВЬЮ И ТКАНЯМИ ТЕЛА

§ 20. Тканевая жидкость и обмен веществ через капиллярную стенку

Посредником между кровью и клетками органов в большинстве случаев является соединительная ткань, которая заполняет пространство между кровеносными сосудами и клетками органа. Растворы газов, органических веществ и минеральных солей, покидающие кровяное русло в начальных участках капилляров, как и растворы веществ, образующихся в процессе тканевого метабо-

лизма, распространяются по поверхности соединительнотканных волокон (в силу закона капиллярности), а также связываются с коллоидами основного вещества соединительной ткани. Эти растворы, непрерывно поступающие в соединительную ткань и как бы пропитывающие ее, образуют так называемую *тканевую жидкость*. Через всю эту сложную систему и осуществляется диффузия веществ из крови в клетки тела и из клеток тела в кровь.

Вода, вышедшая из кровеносных капилляров, а также образовавшаяся в самих тканях, вместе с растворенными в ней веществами *возвращается обратно в кровь*. Этот возврат совершается двумя путями: одна часть воды всасывается обратно в *кровеносные капилляры,* другая в виде *лимфы* возвращается в кровеносное русло через разветвленную лимфатическую систему.

Капилляры представляют собой микроскопические трубочки, находящиеся между артериолами и венулами. Средний диаметр капилляра равен 5—10 мк, средняя длина — 0,3 мм. Стенка капилляра состоит всего лишь из одного слоя эндотелиальных клеток. Толщина этой стенки — около 1 мк. Общая поверхность капилляров очень велика. У человека она составляет более 6000 м². Эта поверхность постоянно омывается несколькими литрами крови, которая протекает в виде тонкого слоя, соответствующего диаметру капилляров. Ясно, насколько велик может быть обмен веществ через такую огромную поверхность. Величина капиллярного ложа не является постоянной: она может увеличиваться или уменьшаться путем изменения просвета и количества действующих капилляров.

Большой интерес представляет кровоснабжение нервных клеток головного мозга. Каждая крупная нервная клетка (например, пирамидные клетки коры, клетки сетевидного образования продолговатого мозга и др.) оплетена кровеносными капиллярами. Отдельные капилляры внедряются в протоплазму клетки или располагаются в канавках, находящихся на поверхности ее тела. Вдоль отростков нервных клеток также проходят несколько кровеносных капилляров. Более мелкие нервные клетки имеют меньшее кровоснабжение. Просвет мозговых капилляров изменяется в зависимости от деятельности нервных клеток: в более возбужденных участках мозга капилляры расширны, в менее возбужденных сужены.

Стенка кровеносных капилляров служит своеобразным *живым фильтром.* Вода и растворенные в ней кислород, углекислота и различные кристаллоиды — соли, глюкоза, аминокислоты, мочевина и другие вещества низкого молекулярного веса могут очень быстро проходить сквозь стенку капилляров. Коллоиды же, в том числе и белки плазмы, вследствие большого размера молекул в обычных условиях через капиллярную стенку *не проходят.* Проницаемость капиллярной стенки повышается при гипоксии и увеличении концентрации водородных ионов.

Движение веществ сквозь стенку капилляров представляет собою сложное сочетание процессов *диффузии, фильтрации* и *осмоса*. Те вещества, концентрация которых в крови выше, чем в клетках тела (кислород, глюкоза, аминокислоты и др.), проходят через капиллярную стенку в клетки; те же вещества, концентрация которых выше в клетках (молочная кислота, мочевина и др.), перемещаются отсюда в кровь.

Фильтрация воды и растворенных в ней веществ через сосудистую стенку обусловлена *гидростатическим давлением* крови в капиллярах. Чем выше это давление, тем интенсивнее фильтрация.

Процессы фильтрации сочетаются с процессами осмоса. Осмотическое давление зависит от разности концентраций веществ, не способных проходить через полупроницаемую перепонку (белки и др.). Поскольку концентрация белков в крови выше, чем в тканевой жидкости, *осмотическое давление* в крови также выше. Осмотическое давление белков и других коллоидов, называемое *онкотическим,* удерживает воду в крови. Таким образом, процессы осмоса противодействуют фильтрации. Чем больше концентрация белков в плазме и чем меньше их концентрация в тканевой жидкости, тем это противодействие сильнее.

Фильтрация жидкой части крови происходит главным образом в артериальном конце капилляра, где гидростатическое давление крови превышает онкотическое. В венозном же конце капилляра гидростатическое давление в результате резкого его падения (до 10 мм рт. ст.) становится ниже онкотического, вследствие чего происходит обратное проникновение тканевой жидкости в кровь.

Если онкотическое давление крови очень низкое, что наблюдается при длительном белковом голодании, то обратное проникновение тканевой жидкости в капилляры уменьшается и в тканях могут возникать отеки.

§ 21. Лимфа и ее течение

Тканевая жидкость, перемещаясь в лимфатические сосуды, превращается в лимфу. По своему химическому составу эта жидкость похожа на плазму крови, отличаясь от нее меньшим содержанием белков (4—5%). Поэтому удельный вес и вязкость лимфы меньше, чем эти же показатели плазмы.

В лимфе имеются форменные элементы. К числу их относятся лейкоциты, главным образом лимфоциты, которые образуются в лимфатических железах. Эритроциты в лимфе отсутствуют, поэтому лимфа в отличие от крови бесцветна.

В норме скорость образования лимфы и скорость ее оттока от тканей одинаковы.

Лимфатическая система начинается сетью анастомозирующих между собой капилляров, пронизывающих все ткани и органы. *Из лимфатических капилляров* лимфа поступает в лимфатические сосуды, которые впадают либо в *грудной проток,* либо в *правый шейный проток,* соединяющийся с подключичными венами. Таким образом, жидкость, вышедшая из крови в тканях, вновь возвращается в кровяное русло.

По ходу лимфатических сосудов находится большое количество лимфатических желез, которые являются местом образования лимфоцитов и играют важную роль в защите организма от болезнетворных микроорганизмов.

Перемещению лимфы способствуют ритмические сокращения стенок лимфатических сосудов. Наличие в них *клапанов* обеспечивает одностороннее течение лимфы.

В передвижении лимфы большую роль играет отрицательное давление в грудной полости, способствующее расширению грудного лимфатического протока и присасыванию туда лимфы из периферических лимфатических сосудов.

У человека за сутки в грудной проток поступает около 1200—1600 мл лимфы. В состоянии покоя из грудного протока в вену вливается около 1 мл лимфы в 1 мин.

Скорость течения лимфы значительно меньше скорости кровотока. В крупных лимфатических сосудах она равна 250—300 мм в 1 мин.

После приема пищи и во время физической работы лимфоток увеличивается. Сокращающиеся скелетные мышцы сдавливают проходящие в них лимфатические сосуды. Это способствует перемещению лимфы по направлению к венам. Массаж также ведет к усилению лимфообращения, что способствует активизации восстановительных процессов в послерабочем периоде.

Лимфатическая система снабжена веточками симпатических нервов, раздражение которых вызывает сокращение стенок крупных лимфатических сосудов.

Лимфоток может изменяться рефлекторно под влиянием болевых раздражений, а также при раздражении рецепторов каротидных синусов и других внутренних органов.

Глава III.
ДЫХАНИЕ

§ 1. Понятие о дыхании

Дыханием называется комплекс процессов, обеспечивающих потребление кислорода тканями организма и выделение углекислого газа. Дыхание является непременным условием жизнедеятельности человека, животных и растений, условием осуществления энергетических превращений.

Дыхание схематически делится на следующие взаимосвязанные части: 1) *внешнее дыхание, или вентиляцию легких (обмен газов между внешней средой и альвеолами легких);* 2) *обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью капилляров легких;* 3) *перенос кровью кислорода и углекислого газа;* 4) *обмен газов между кровью капилляров и тканями организма;* 5) *внутриклеточное, или тканевое, дыхание* *.

§ 2. Строение дыхательного аппарата

Дыхательный аппарат млекопитающих и человека состоит из легких, находящихся в грудной полости, воздухоносных дыхательных путей (полость носа, трахея и бронхи), соединяющих полость легких с атмосферным воздухом, и из грудной клетки и дыхательной мускулатуры.

Воздух, попадающий через нос и рот в трахею, переходит в правый и левый бронхи, которые древовидно разветвляются. Воздух по бронхам и по бронхиолам заполняет большое число легочных пузырьков — альвеол. Стенки альвеол состоят из эпителиальных клеток и опорной соединительной ткани. Альвеолы оплетены сетью кровеносных капилляров. Через стенки этих капилляров и стенки альвеол осуществляются обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью, протекающей через легкие. Обновление воздуха в альвеолах происходит благодаря движениям грудной клетки, производимым межреберными дыхательными мышцами, и изменениям положения купола диафрагмы (составляющего дно грудной полости) при сокращениях диафрагмальной мышцы. Легкие занимают почти все пространство грудной полости; между легкими, в средостении, расположено сердце с крупными кровеносными сосудами, проходят пищевод и грудной проток лимфатической системы.

Внутренняя поверхность грудной полости и поверхность легких покрыты серозной оболочкой — *плеврой.* Покрывающий легкое висцеральный листок плевры непосредственно переходит в париетальный листок, выстилающий стенку грудной полости. Между этими листками образовано герметически замкнутое щелевидное пространство — так называемая *плевральная полость,* заполненная небольшим количеством жидкости.

Таким образом, в грудной полости находятся легкие, сообщающиеся с атмосферным воздухом, и пространство, полностью отделенное от атмосферного воздуха (плевральные полости и средостение). Это имеет важное значение для механики вдоха и выдоха.

---

* Тканевое дыхание — химическое звено дыхательного процесса — рассматривается к курсе биохимии.

§ 3. Общая емкость легких и составляющие ее объемы (емкости)

Общая емкость легких характеризуется суммарной величиной воздуха, которую могут вместить легкие при максимальном вдохе. Она слагается из емкости, которая может быть освобождена от воздуха при максимальном выдохе после максимального вдоха,— *жизненной емкости легких* и остаточного объема, который после максимального выдоха еще остается в легких (рис. 21).

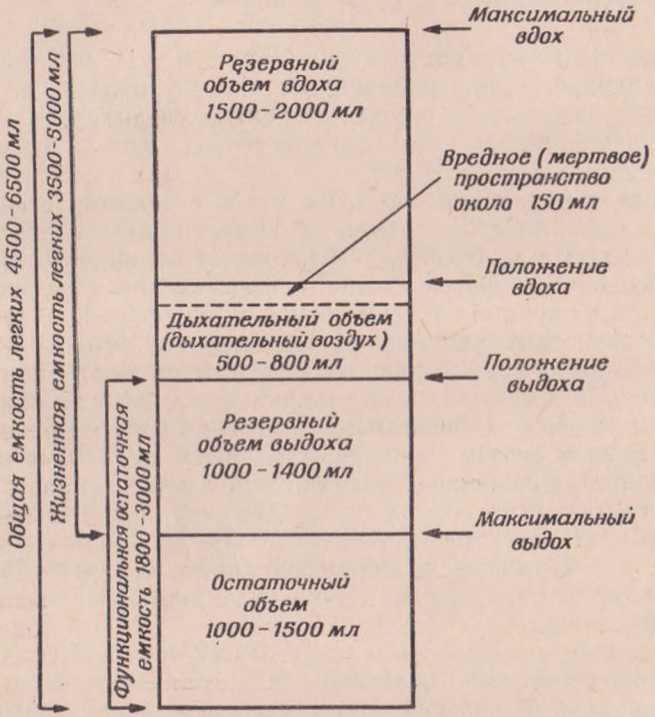


Рис. 21. Схема легочных объемов (емкостей)

Жизненная емкость легких включает дыхательный объем, резервный объем выдоха и резервный объем вдоха.

Дыхательный объем, равный примерно 500—700 мл воздуха, непосредственно используется при дыхании. Резервный объем выдоха, равный в среднем 1000—1400 мл, — это объем выдыхаемого воздуха при форсированном выдохе, произведенном после обычного выдоха. Резервный объем вдоха, равный обычно 1500—2000 мл, состоит из объема воздуха, который можно вдохнуть при форсированном вдохе после обычного вдоха.

В состав дыхательного объема входит так называемое *вредное (мертвое) пространство,* которое образуется воздухоносными путями, заполненными воздухом, не участвующим в газообмене. Однако название «вредное» является условным, поскольку заполняющий его воздух (150—160 мл) играет положительную роль в поддержании соответствующей влажности и температуры альвеолярного воздуха.

Резервный объем выдоха и остаточный объем образуют *функциональную остаточную емкость* легких (2000—2900 мл) (см. рис. 21). Она имеет большое значение для обмена газов между альвеолярным воздухом и кровью, так как вместе с основной частью дыхательного объема (не считая воздуха мертвого пространства) составляет объем воздуха, заполняющего альвеолы и в той или иной мере обновляемого в процессе дыхательных движений.

Определение величины общей емкости легких и составляющих ее объемов имеет существенное значение для характеристики площади дыхательной поверхности альвеол. Чем больше эта площадь, тем при прочих равных условиях легче может осуществляться обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью. Величина общей емкости легких человека колеблется в пределах 4500—6500 мл. Она зависит от ряда факторов, прежде всего от возраста, пола, роста и веса. Чаще всего прибегают к определению величины жизненной емкости легких. При этом индивидуальные данные, полученные путем измерения по спирометру (или спирографу), сравнивают с так называемыми должными величинами, т. е. со средними для людей определенного возраста, пола, роста и веса величинами *. Например, у спортсмена величина жизненной емкости легких равна 4500 мл, а должная величина жизненной емкости легких, найденная по таблицам, — 3950 мл, т. е. меньше на 550 мл по сравнению с реальной величиной (4500 мл). Принимая должную величину за 100%, находим, что она превышает реальную величину на 13,9%. Это увеличение находится в пределах обычного, поскольку отклонения от должных менее чем на ±20% нельзя считать существенным (Комро и др.).

Изменение жизненной емкости легких наблюдается в течение относительно коротких периодов времени (0,5—1,0 года) при развитии тренированности, но в небольших пределах — на 300—400 мл. С точки зрения оценки общего состояния организма человека такие сдвиги, отражающие увеличение дыхательной поверхности легких, следует считать положительными.

Дыхательная поверхность легких очень большая. Диаметр каждой альвеолы равен около 0,2 мм, а ее поверхность — около

* Величины должной жизненной емкости можно узнать по специальным таблицам (например, в книге А. И. Зятюшкова «Приведение легочных объемов газов к нормальным условиям и расчеты некоторых должных величин». Изд. «Медицина», Л., 1965, и др.) или по особой формуле.

0,125 мм². В легких взрослого человека имеется примерно 700 млн. альвеол. Следовательно, общая их поверхность равна примерно 90 м². По одну сторону этой поверхности находится альвеолярный воздух, постоянно обновляющийся в своем составе, по другую — непрерывно текущая по сосудам кровь. Через обширную поверхность альвеолярной мембраны и происходит диффузия газов — кислорода и углекислого газа. Во время физической работы, когда при глубоких вдохах альвеолы значительно растягиваются, размеры дыхательной поверхности увеличиваются. Чем больше общая поверхность альвеол, тем интенсивнее происходит диффузия газов.

§ 4. Вентиляция легких

Вентиляция легких осуществляется путем вдоха и выдоха, в результате чего состав воздуха альвеол постоянно обновляется. Число дыхательных циклов в покое обычно равно 12—16 в 1 мин. В покое оно может уменьшаться до 6 в 1 мин., а при мышечной работе увеличиваться до 60 и более.

При определении величины вентиляции легких учитывают число и глубину дыханий, произведение которых при расчете на 1 мин. составляет минутный объем дыхания.

Работа дыхательных мышц. Сменяющие друг друга дыхательные движения — вдохи и выдохи — обусловлены периодическими изменениями объема грудной полости. Эти изменения происходят в связи с работой основных дыхательных мышц — *межреберных и диафрагмы.*

В конце выдоха, перед новым вдохом, ребра оказываются опущенными, вместе с ними опущена и приближена к позвоночнику грудина (рис. 22). Купол диафрагмы из-за давления со стороны брюшных органов глубоко вдается в грудную полость. Вследствие этого объем грудной полости уменьшен. При вдохе он увеличивается благодаря сокращению дыхательных мышц. При сокращении наружных межреберных мышц происходит приподнимание ребер и увеличение грудной полости в передне-заднем и боковых направлениях. При сокращении мышечных волокон диафрагмы она уплощается, опускается, увеличивая размеры грудной полости в вертикальном направлении. При этом происходит некоторое сдавливание органов брюшной полости.

После прекращения возбуждения наружных межреберных и диафрагмальной мышц начинается выдох. Спокойный выдох совершается пассивно: грудная клетка опускается в силу своей тяжести. Ее возвращению в исходное положение содействует также эластичность реберных хрящей, деформированных во время вдоха. Отодвинутые сокращением диафрагмы органы брюшной полости снова вдавливают купол в грудную полость. Все это вместе

вание обусловливает уменьшение размеров грудной полости и спокойный выдох (см. рис. 22).

В случае необходимости, например при физической работе, объем вдоха и выдоха может значительно возрастать. Для осуществления форсированного дыхания вовлекается дополнительная группа мышц. Когда возникает потребность в особенно *сильном вдохе*, в частности при опоре на руки и при фиксированных лопатках, начинают работать мышцы плечевого пояса — большие грудные и передние зубчатые мышцы. При фиксированной голове грудиноключичнососковые мышцы способствуют осуществлению вдоха. Известную роль при этом могут играть мышцы, увеличивающие просвет дыхательных путей (сокращение мышц, приподнимающих крылья носа, расслабление гладких мышц бронхиол).

При *усиленном выдохе* главную роль играют внутренние межреберные мышцы и мышцы брюшного пресса. Благодаря работе внутренних межреберных мышц опускание ребер становится активным, что делает выдох более глубоким и быстрым. Этому же способствует сокращение мышц стенки живота. При сжатии мышцами брюшного пресса органов брюшной полости происходит более глубокое вдавливание диафрагмы в грудную полость (см. рис. 22).

Сохранение глубины дыхания при увеличении его частоты требует повышения скорости сокращения дыхательных мышц. Косвенную оценку скорости сокращения дыхательных мышц можно получить, определяя величину максимального расхода воздуха в

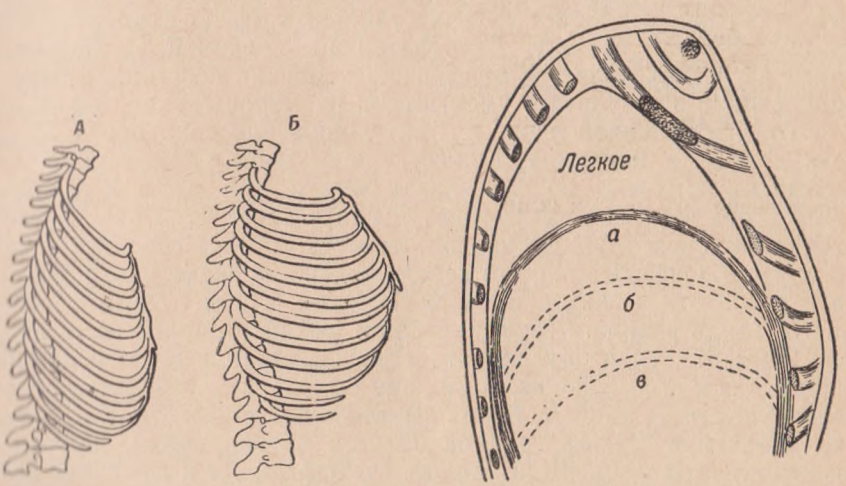


Рис. 22. Изменение положения грудной клетки при выдохе (*А*), вдохе (*Б*) и положения диафрагмы при выдохе (*а*), обычном вдохе (*б*) и глубоком вдохе (*в*)

1 сек., что производится на пневмотахометре. У здорового человека при предельно быстром вдохе и выдохе расход воздуха составляет в каждую из дыхательных фаз 4,0—4,5 л в 1 сек. Благодаря систематическому применению физических упражнений величина эта возрастает до 6,0—8,0 л.

Произвольное максимально форсированное дыхание характеризует предельные функциональные возможности дыхательной мускулатуры. *Максимальная вентиляция легких* регистрируется обычно в течение 15—30 сек. с пересчетом на 1 мин. В среднем у взрослых людей максимальная величина вентиляции легких равняется 70—100 л в 1 мин.

Причины перемещения воздуха в легкие и из легких при вдохе и выдохе. При вдохе размеры грудной полости увеличиваются. Легкие следуют за движением грудной полости, хотя и не сращены с ее стенкой. Это происходит потому, что щелевидное плевральное пространство, отделяющее стенку легкого от стенки грудной полости, не увеличивается, так как не имеет сообщения с воздухом. В результате с увеличением размеров грудной полости легкие расширяются, давление в них становится ниже атмосферного. Между полостью легких и наружным воздухом возникает разность давлений, которая и заставляет атмосферный воздух входить внутрь легких. Таким образом, причиной вхождения воздуха в легкие является понижение в них давления вследствие увеличения объема грудной полости.

Во время выдоха объем грудной полости уменьшается и воздух в легких сдавливается, чему способствует сокращение эластических волокон альвеол, растянутых во время вдоха. В силу того, что давление в полости легких становится выше атмосферного, воздух выходит наружу. Следовательно, причиной выхода воздуха из легких является повышение давления в легких, которое происходит в результате уменьшения размеров грудной полости.

То, что причиной вдоха служит понижение давления в полости легких, а причиной выдоха — повышение, подтверждается прямыми измерениями давления в легких при вдохе и выдохе. Для этого человеку предлагают дышать через короткую, достаточно широкую трубку, боковой отросток которой соединен с манометром. Оказывается, что действительно во время вдоха давление в полости легких ниже атмосферного, а при выдохе — выше него. Такая разность (при спокойном дыхании равная всего около 2 мм рт. ст.) и обусловливает засасывание воздуха в легкие при вдохе и его удаление из них при выдохе. Эта разность давлений существует лишь во время дыхательных движений. Как только изменение объема грудной полости прекращается, давление внутри легких становится равным атмосферному и вдыхание или выдыхание воздуха прекращается.

Если сузить просвет дыхательной трубки и тем самым затруднить движение воздуха, то изменение внутрилегочного давления

при вдохе и выдохе может стать более значительным. При полном замыкании дыхательного отверстия во время максимального выдыхательного усилия (при натуживании) давление внутри легких может превысить атмосферное на 100 и более мм рт. ст., а во время максимального вдыхательного — упасть на 70 мм ниже атмосферного. Очевидно, что в этих условиях показания манометра характеризуют максимальную силу экспираторных (выдыхательных) и инспираторных (вдыхательных) мышц.

Эластическая тяга легких. Во время роста ребенка размер грудной полости увеличивается быстрее размера легких. Поскольку легкие всегда сообщаются с атмосферным воздухом, а в плевральную полость воздух проникнуть не может, то они растягиваются атмосферным давлением и прижимаются к внутренней поверхности грудной полости настолько, что париетальный и висцеральный листки плевры все время находятся в соприкосновении. В результате развивается постоянно действующая обратная тяга эластических волокон легких.

Тяга эластических волокон, т. е. стремление легких уменьшить свой объем, может быть продемонстрирована следующим опытом. Если в грудной стенке животного сделать отверстие, чтобы наружный воздух мог войти в плевральную полость, то легкое под влиянием эластической тяги немедленно спадется, принимая свой «естественный» размер. Во время этого состояния, получившего название пневмоторакса («воздух в груди»), вентиляция спавшегося легкого прекращается. При инспираторном движении воздух будет проникать в грудную полость через сделанное отверстие (если оно достаточно велико), а при экспираторном — выходить из него. Величина эластической тяги легких не остается постоянной. Во время вдоха, когда происходит дополнительное их растяжение, напряжение эластических элементов легкого возрастает. Во время выдоха ткань легкого несколько сокращается и эластическое напряжение в ней уменьшается.

Отрицательное внутригрудное давление. Постоянно действующая эластическая тяга легких обусловливает столь же постоянно существующее отрицательное внутригрудное давление, т. е. давление во внелегочном пространстве всегда ниже атмосферного. После обычного выдоха оно ниже атмосферного на 7 мм рт. ст. Это значит, что его абсолютная величина равна 760—7=753 мм рт. ст. При вдохе внутригрудное давление становится вследствие растяжения легкого и увеличения обратной тяги эластических волокон еще меньше. В конце обычного вдоха оно равно минус 9 мм, т. е. 751 мм рт. ст., а в конце форсированного вдоха может достигать минус 15—18 мм.

Внутригрудное давление может стать и положительным, т. е. выше атмосферного, например при сильном выдыхательном движении (натуживании) с закрытой голосовой щелью. Натуживание происходит и при открытой голосовой щели, если выдох про-

изводится при закрытом рте и зажатии носа. Натуживание характеризует не эластическую тягу легких, а силу сокращения экспираторных мышц.

Влияние отрицательного внутригрудного давления на кровообращение. Отрицательное давление, образующееся во внелегочном пространстве, имеет большое значение для течения крови и лимфы, обусловливая так называемое присасывающее действие грудной полости. Благодаря тому, что часть венозного русла, прилежащая к сердцу, находится под давлением ниже атмосферного, а часть, лежащая вне грудной полости,— выше атмосферного, создается разность давлений, способствующая возврату венозной крови к сердцу.

Во время сильного выдыхательного напряжения при закрытой голосовой щели или при закрытых ротовом и носовом отверстиях (натуживание) происходит застой венозной крови на периферии, что выражается в резком покраснении, с синеватым оттенком, кожи и набухании периферических вен.

§ 5. Обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью капилляров легких

Переход кислорода из воздуха альвеол в кровь легочных капилляров и углекислого газа из крови в альвеолярный воздух совершается путем диффузии газов через легочную мембрану. Эта диффузия обусловлена разностью между парциальным давлением газов в крови и в альвеолярном воздухе.

Как известно, парциальным давлением газа называется та часть общего давления, которая приходится на его долю в смеси газов. Общее атмосферное давление на уровне моря равно примерно 760 мм рт. ст. В окружающем воздухе содержится кислород, углекислый газ и азот. Частичное, или парциальное, давление обозначается знаком р, который ставится перед химическим символом газа — pO_2 (парциальное давление кислорода), pCO_2 (парциальное давление углекислого газа), pN_2 (парциальное давление азота).

Приведем расчет pO_2, pCO_2 и pN_2, находящихся в атмосферном воздухе при 760 мм рт. ст. В 100 мл воздуха содержится 20,96 мл O_2, 0,02 мл CO_2 и 79,02 мл N_2. Следовательно:

$$\frac{pO_2}{760} = \frac{20,96}{100}, \text{ откуда } pO_2 = 159 \text{ мм рт. ст.}$$

$$\frac{pCO_2}{760} = \frac{0,02}{100}, \text{ откуда } pCO_2 = 0,2 \text{ мм рт. ст.}$$

$$\frac{pN_2}{760} = \frac{79,02}{100}, \text{откуда } pN_2 = 600,8 \text{ мм рт. ст.}$$

Сопоставление состава газов атмосферного, альвеолярного и выдыхаемого воздуха приводится в табл. 3.

Парциальное давление газов в альвеолярном воздухе при общем давлении 760 мм рт. ст. приводится в табл. 4.

Таблица 3

Состав вдыхаемого, альвеолярного и выдыхаемого воздуха при спокойном дыхании (%)

Воздух	Кислород	Углекислота	Азот
Вдыхаемый	20,96	0,02	79,02
Альвеолярный	13,70	5,60	80,70
Выдыхаемый	16,40	4,10	79,50

Таблица 4

Парциальное давление газов (мм рт. ст.) в альвеолярном воздухе

Газы	При 760 мм рт. ст.
Кислород	102
Углекислота	40
Азот	571
Водяные пары	47

Состав альвеолярного воздуха благодаря периодическим вдохам и выдохам поддерживается относительно постоянным.

Как видно из табл. 3, альвеолярный воздух отличается от обычного выдыхаемого меньшим содержанием кислорода и большим — углекислоты. Это объясняется тем, что при обычном выдохе к альвеолярному воздуху добавляется воздух, вытесняемый из «мертвого пространства». Это чистый атмосферный воздух, заполнивший дыхательные пути при предыдущем вдохе и не участвовавший в процессе дыхания. Лишь в конце глубокого выдоха выдыхаемый воздух представляет собой чистый альвеолярный воздух.

Обмен газов через альвеолярную стенку. Между парциальными давлениями кислорода и углекислоты, содержащихся в альвеолярном воздухе и венозной крови, существует разность: если в альвеолярном воздухе pO_2

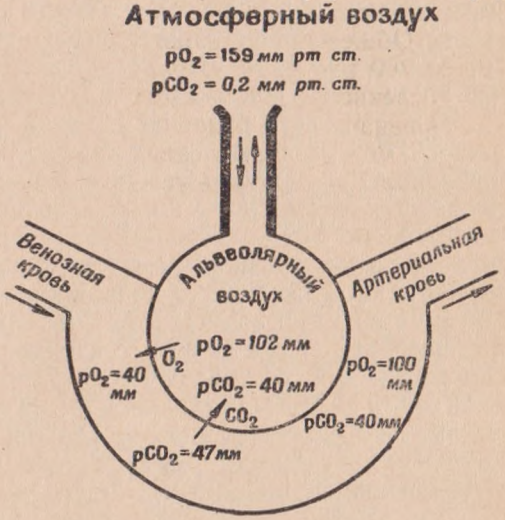


Рис. 23. Обмен газов через стенку альвеолы

равно 102 мм рт. ст., то в крови, омывающей альвеолы,— только 40 мм; pCO_2 в альвеолах — 40 мм рт. ст., в крови — 47 мм. Большее pO_2 в воздухе альвеол, чем в крови, служит *причиной перехода кислорода из полости легких в кровь*; большее pCO_2 в крови, чем в альвеолярном воздухе,— *причиной выхода CO_2 из крови в легкие.*

На рис. 23 дана схема условий, которые существуют по обе стороны дыхательной поверхности в легком человека при покое. Как видно из этого рисунка, благодаря тому, что парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе на 62 мм рт. ст. выше, чем в венозной крови, кислород переходит в кровь. В оттекающей артериальной крови pO_2 поднимается до 100 мм рт. ст. Вследствие того, что парциальное давление углекислого газа в альвеолярном воздухе на 7 мм рт. ст. ниже, чем в венозной крови, углекислый газ переходит в альвеолярный воздух. Из-за большой диффузионной способности углекислого газа в живых тканях при сравнительно небольшой разности давлений кровь, протекающая через капилляры альвеол, успевает отдать весь избыток углекислого газа, вследствие этого в оттекающей крови pCO_2 становится равным pCO_2 в альвеолярном воздухе.

§ 6. Перенос кровью кислорода и углекислого газа

Основная функция крови — доставка к тканям тела нужного им количества кислорода. Зная процессы связывания и отдачи кислорода кровью, можно определить, какое количество кислорода может быть доставлено тканям в единицу времени. Содержание газов в крови принято выражать в виде объемных процентов. *Объемным процентом кислорода* (об% O_2) называется количество миллилитров кислорода, содержащегося в 100 мл крови.

Важно уяснить различие понятий % HbO_2 и об% O_2. Показатель % HbO_2 говорит лишь о степени насыщенности гемоглобина кислорода при данном pO_2 и не содержит сведений об абсолютном количестве кислорода в крови. Следовательно, при одном и том же проценте HbO_2 абсолютное содержание кислорода может быть различным в зависимости от концентрации гемоглобина. По величине об% O_2 судят о количестве кислорода, находящегося в 100 мл крови при данном pO_2. Она зависит не только от степени насыщенности гемоглобина кислородом, но и от концентрации гемоглобина. С ее увеличением будет возрастать об% O_2 даже если pO_2 и % HbO_2 оставались бы на одном и том же уровне. При неизменной концентрации гемоглобина между % HbO_2 и об% O_2 наблюдается прямая пропорциональная зависимость. Так, с уменьшением парциального давления кислорода об% O_2 снижается во столько же раз, во сколько уменьшается % HbO_2. Как было сказано выше, при максимальном насыщении крови кисло-

родом, когда % HbO_2 = 100, каждые 100 мл крови здорового человека содержат около 20 мл кислорода, т. е. об% O_2 = 20.

Диффундирующий в кровь кислород переносится в основном эритроцитами, поскольку из 19 об% O_2 артериальной крови только 0,3 об% растворены в плазме, основная же часть кислорода связывается с гемоглобином в эритроцитах.

Большая часть углекислого газа венозной крови находится в виде солей угольной кислоты в плазме и в эритроцитах и лишь небольшая часть растворена (из 55—58 об% CO_2 — около 2—5 об%) в плазме и находится (около 4—5 об%) в соединении с гемоглобином.

Перенос кислорода. Химическим переносчиком кислорода служит красный пигмент крови — гемоглобин (Hb). Он обладает способностью вступать с кислородом в непрочное, легко распадающееся соединение — оксигемоглобин (HbO_2):

$$Hb + O_2 \rightleftarrows HbO_2.$$

Молекулярный вес гемоглобина у человека равен 68 000. *Молекула Hb состоит* из белка — глобина (96%) и присоединенных к нему четырех простетических групп (4%). Каждая простетическая группа, получившая наименование гем, содержит атом закисного железа. К этому атому присоединяется молекулярный кислород. Таким образом, каждая молекула гемоглобина может присоединить 4 молекулы кислорода.

В крови человека *содержание гемоглобина* составляет около 15%. От концентрации гемоглобина зависит кислородная емкость крови, т. е. количество кислорода, которое поглощается 100 мл крови, когда весь ее гемоглобин превращается в оксигемоглобин (например, при насыщении крови чистым кислородом). Каждый грамм гемоглобина может связать 1,36 мл кислорода. Если в каждых 100 мл крови находится 15 г гемоглобина, то кислородная емкость крови будет равна $1{,}36 \times 15 = 20{,}4$ мл O_2.

Влияние pO_2 на связывание и отдачу кислорода гемоглобином. Направление обратимой химической реакции $Hb + O_2 \rightleftarrows HbO_2$ определяется и парциальным давлением кислорода.

В том случае, когда pO_2 велико, реакция протекает слева направо, происходит связывание кислорода гемоглобином. Напротив, когда pO_2 невелико, реакция идет справа налево, он отщепляется от гемоглобина. Как показывает количественное изучение этой зависимости, она играет важную роль в транспорте кислорода из легких в ткани тела.

Соотношение между pO_2 и процентом HbO_2 может быть определено следующим образом. Несколько порций крови приводят в соприкосновение с газовыми смесями, в которых pO_2 различно (например, 0, 20, 30, 40, 60 и 100 мм рт. ст.). Когда устанавливается равновесие, выясняют, какая часть гемоглобина в том или

другом случае перешла в форму оксигемоглобина и какая осталась восстановленной (табл. 5).

Таблица 5

Зависимость связывания кислорода гемоглобином от парциального давления этого газа

Парциальное давление кислорода (мм рт. ст.)	Содержание %		Парциальное давление кислорода (мм рт. ст.)	Содержание %	
	оксигемоглобина	восстановленного гемоглобина		оксигемоглобина	восстановленного гемоглобина
0	0	100	40	66	34
20	20	80	60	87	13
30	41	59	100	96	4

По мере увеличения pO_2 процент оксигемоглобина в крови, или процент насыщения гемоглобина кислородом, возрастает. Однако в соотношениях pO_2 и процента HbO_2 нет прямо пропорциональной зависимости: в зоне малых величин pO_2 процент HbO_2 повышается значительно быстрее, чем в зоне больших величин pO_2.

Это важное обстоятельство отчетливо видно при графическом изображении зависимости между pO_2 и процентом HbO_2. На

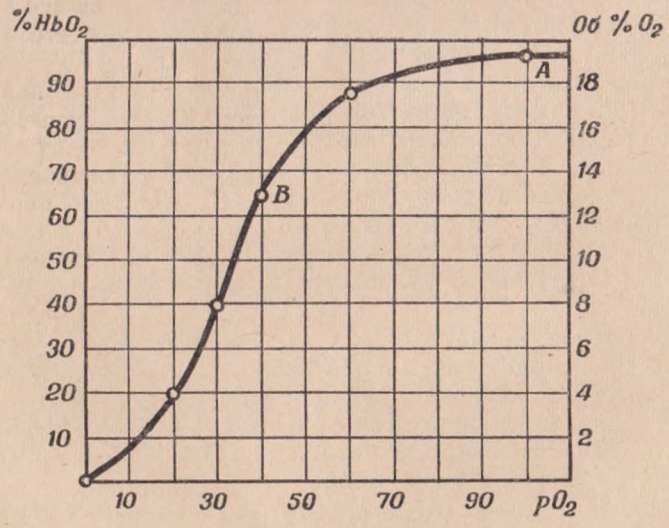


Рис. 24. Кривая диссоциации оксигемоглобина в крови человека в покое:

A — точка, выражающая отношение между pO_2 и % HbO_2 в артериальной крови; *B* — точка, выражающая соотношение между pO_2 и % HbO_2 в венозной крови

рис. 24 данные табл. 5 нанесены на систему координат, где по оси абсцисс отложены величины pO_2, а по оси ординат — соответствующие им величины процента HbO_2. При соединении нанесенных точек между собой получается кривая, показывающая характер зависимости процента HbO_2 от pO_2. Эта кривая, называемая *кривой диссоциации оксигемоглобина,* круто поднимается в районе малых парциальных давлений кислорода и очень постепенно подходит к максимуму в районе больших парциальных давлений. Превращение всех молекул Hb в форму HbO_2, т. е. полное насыщение гемоглобина кислородом, происходит при 150 мм рт. ст.

Кривая диссоциации оксигемоглобина наглядно показывает условия, определяющие перенос кислорода кровью. В венозной крови, притекающей к легким, pO_2 равно 40 мм. По мере того как эта кровь, проходя через капилляры легкого, обогащается кислородом, pO_2 в ней возрастает до 100 мм. При этом почти все молекулы гемоглобина (96%) переходят в окисленную форму: гемоглобин крови, протекающей через легкие, насыщается кислородом, связывая большое его количество. Почти горизонтальное направление кривой диссоциации в этом диапазоне pO_2 означает, что изменения содержания кислорода, которые обычно могут происходить в атмосфере или в альвеолярном воздухе, не сопровождаются сколько-нибудь заметным изменением насыщения гемоглобина кислородом. Даже если человек поднимается на высоту около 4000 м, где напряжение альвеолярного кислорода падает со 102 мм на уровне моря до 60 мм, его кровь все же еще оказывается насыщенной кислородом на 85%, т. е. всего на 11% ниже.

Иные соотношения имеют место в крови, протекающей через ткани тела. По мере продвижения ее через кровеносные капилляры pO_2 в ней быстро падает, так как кислород уходит в ткани; в венозной крови, оттекающей от тканей, pO_2 оказывается равным 40 мм рт. ст. Как видно из кривой диссоциации, при таком pO_2 только 66% молекул гемоглобина могут существовать в форме HbO_2. Следовательно, 30% молекул оксигемоглобина, имеющихся в артериальной крови (96—66), проходя через капилляры тканей, расщепляются на восстановленный гемоглобин и кислород, который и переходит в клетки тела. Таким образом, оксигемоглобин крови, протекающей через ткани, расщепляется, отдавая связанный им кислород. Поскольку в этом диапазоне pO_2 кривая диссоциации круто спускается вниз, это означает, что уже небольшое уменьшение содержания кислорода в тканях (например, при физической работе) будет сопровождаться значительным снижением процента HbO_2, т. е. увеличением перехода кислорода в ткани.

Влияние температуры и pH на способность гемоглобина связывать кислород. Способность ге-

моглобина связывать и отдавать кислород зависит также от температуры и pH крови. При повышении температуры эта способность связывать кислород уменьшается. Повышение температуры даже при неизменном pO_2 вызывает отщепление кислорода от гемоглобина. Температурный фактор имеет большое значение для снабжения тканей кислородом, особенно при усиленной деятельности органов. В них температура всегда несколько выше, чем в легких, сообщающихся с внешней средой. Это способствует большей диссоциации HbO_2 в капиллярах тканей, т. е. большей отдаче

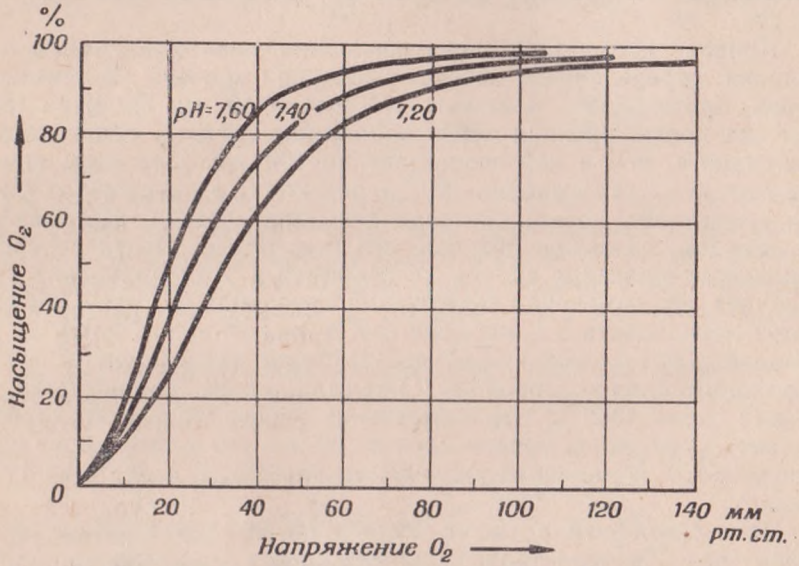


Рис. 25. Изменение кривой диссоциации оксигемоглобина в зависимости от pH крови

кислорода клеткам тела. Местное повышение температуры, происходящее в работающих органах, является одним из условий, обеспечивающих повышенное снабжение их кислородом.

Способность гемоглобина связывать кислород также уменьшается при увеличении концентрации водородных ионов (рис. 25). Чем она больше, тем меньше кислорода может удерживаться гемоглобином. Поскольку в капиллярах тканей в кровь постоянно поступают кислые продукты обмена веществ, прежде всего углекислота (при интенсивной физической работе — и молочная кислота), а в легких происходит удаление CO_2, то физиологическая роль этой зависимости очень велика. Увеличение кислотности в капиллярах тканей способствует отдаче кислорода кровью для нужд окисления, а уменьшение кислотности в капиллярах легких — связыванию кислорода кровью.

В условиях покоя % HbO_2 обычно незначительно колеблется — средний уровень равен около 94—97%. Затруднения дыхания (например, произвольная его задержка) или изменения циркуляции крови в малом круге кровообращения (например, открытие артериовенозных анастомозов в малом круге) могут вызвать значительное (до 60—80% и больше) и быстрое понижение процента насыщения гемоглобина кислородом. Такое изменение называется артериальной гипоксемией. Она может быть зарегистрирована не только при исследовании порций крови, но и бескровным путем на специальных приборах — оксигемометрах.

Перенос углекислого газа. Напряжение CO_2 в тканях значительно больше, чем в крови тканевых капилляров. Поэтому углекислый газ диффундирует из тканей в кровь, где его содержание равно 55—58 об%.

Основной формой, которую принимает и в виде которой переносится CO_2, являются бикарбонаты — натриевые и калиевые соли угольной кислоты. Их принято обозначать как $BHCO_3$. В этом превращении углекислоты в бикарбонаты важнейшую роль играют белки крови, в первую очередь — гемоглобин. Он является амфотерным соединением, так как обладает группами COOH и H_2. При pH крови, равном 7,34, гемоглобин реагирует по преимуществу как многоосновная слабая кислота HHb — отщепляет H-ионы, образует солеобразные соединения с основаниями, например в виде KHb, и может вновь отщеплять основания при воздействии более сильных кислот, например угольной кислоты.

Связывание углекислоты в виде бикарбонатов происходит следующим образом. Сначала CO_2 соединяется с водой, образуя угольную кислоту: $CO_2+H_2O \rightleftarrows H_2CO_3$. Эта реакция катализируется особым ферментом крови — угольной ангидразой, или карбангидразой. Образующаяся угольная кислота реагирует с солями гемоглобина и белков плазмы, отбирая от них основания (B) и превращаясь в бикарбонат: $H_2CO_3+BP_r \rightleftarrows BHCO_3+HP_3$.

Путем нейтрализации H_2CO_3 белками крови связывается до 90% всей образующейся углекислоты. Остальные 10% переносятся в виде системы $CO_2—H_2CO_3$.

Процесс связывания H_2CO_3 белками одновременно является важной буферной реакцией, предохраняющей кровь от покисления, которое могло бы произойти при поступлении в нее CO_2 или органических кислот.

Зависимость связывания и отдачи углекислоты от pCO_2. Направление сопряженных обратимых реакций зависит от парциального давления углекислоты в крови. В капиллярах тканей, куда диффундирует образующаяся в процессе обмена веществ углекислота, pCO_2 относительно велико — в условиях покоя достигает 47 мм рт. ст. Поэтому реакции идут по преимуществу слева направо, CO_2 связывается кровью, пре-

вращаясь в $BHCO_3$. При этом каждые 100 мл венозной крови содержат около 57 мл CO_2.

Иное происходит в капиллярах легких, где углекислота уходит из крови в альвеолярный воздух. Здесь CO_2 крови понижается и реакции начинают идти в обратном направлении. В результате некоторая часть $BHCO_3$ распадается с образованием CO_2. Как показывают измерения, pCO_2 в артериальной крови, оттекающей от легких, снижается до 40 мм, а об% CO_2—до 52. Следовательно, каждые 100 мл венозной крови, содержащие 57 мл CO_2, проходя через легкие, отдают в них 5 мл (57—52=5). Таким образом, коэффициент очищения крови от CO_2 равен около 0,1 (5 : 57). При физической работе он возрастает. Кровь, оттекающая от легких, содержит все еще большое количество CO_2—52 об%. Углекислота при этом находится главным образом в виде системы $H_2CO_3 : BHCO_3$. Эта система имеет важное значение для буферных свойств крови.

§ 7. Обмен газов между кровью капилляров и тканями

Переход кислорода из крови в ткани организма и углекислого газа из тканей в кровь обусловлен *диффузией* этих газов через стенку капилляров, происходящей вследствие разности парциальных давлений. В артериальной крови, притекающей к капиллярам, pO_2 равно 100 мм рт. ст. В клетках тканей оно значительно меньше. В скелетных мышцах во время физической работы, сопровождающейся усилением окислительных процессов, pO_2 может уменьшаться до нуля. Благодаря разности парциальных давлений O_2 в крови и клетках тела кислород, растворенный в плазме крови, диффундирует в тканевую жидкость и далее в клетки тела. Поэтому pO_2 в крови начинает падать. Соответственно его уменьшению происходит отщепление кислорода от гемоглобина. Отщепившиеся молекулы кислорода переходят из эритроцитов в плазму крови и затем — в ткани. В связи с этим парциальное давление кислорода в крови падает все больше и больше, снижаясь за время протекания крови через капилляры до 40 мм рт. ст. и более.

Обмену газов через стенку кровеносных капилляров способствует также фильтрация жидкой части крови под влиянием кровяного давления. Вместе с фильтрующейся жидкостью из капилляров уходит и растворенный в ней кислород.

Кровь капилляров большого круга кровообращения отдает тканям не весь кислород. Если в артериях имеется 19 об% O_2, то в оттекающей от тканей венозной крови примерно 11 об% O_2. Следовательно, отдаваемый тканям кислород равен 8 об%.

Разность между об% O_2 в притекающей к тканям артериальной крови и оттекающей от них венозной называется *артерио-ве-*

нозной разностью. Эта величина служит важной характеристикой дыхательной функции крови — она говорит о том, какое количество кислорода доставляется тканям каждыми 100 мл крови. Для того чтобы выяснить, какая часть приносимого кровью кислорода переходит в ткани, вычисляют *коэффициент утилизации кислорода.* Его определяют путем деления величины артерио-венозной разности (по кислороду) на содержание кислорода в артериальной крови и умножения на 100. Если в покое коэффициент утилизации обычно равен 30—40%, то при тяжелой работе, когда в оттекающей от мышц венозной крови содержание O_2 уменьшается до 8—10 об% и больше, утилизация кислорода участвующими в работе тканями может возрасти до 50—60% и более.

§ 8. Регуляция дыхания

Общие сведения. Интенсивность окислительных процессов в организме не является постоянной: во время покоя она относительно невелика, во время умственной и физической работы значительно возрастает. Повышенная потребность в кислороде удовлетворяется соответствующим усилением деятельности дыхательной и сердечно-сосудистой систем.

Изменение дыхания в соответствии с потребностями организма достигается посредством сложной системы нервно-гуморальных воздействий на дыхательный центр. Вентиляция легких может увеличиваться или уменьшаться в зависимости от: а) химического состава крови, протекающей через дыхательный центр (т. е. гуморальным путем); б) афферентных сигналов, приходящих к дыхательному центру из различных рецепторов, т. е. в порядке безусловного рефлекса и в) импульсов, поступающих к дыхательному центру из коры больших полушарий, т. е. по механизму условного рефлекса. В естественных условиях гуморальные (через кровь) и нервные механизмы регуляции действуют в единстве друг с другом.

Дыхательный центр. Регуляция дыхания осуществляется дыхательным центром. Он представляет собою совокупность нервных клеток в продолговатом мозгу, от которых направляются импульсы к спинальным центрам, непосредственно иннервирующим дыхательные мышцы. На деятельность дыхательного центра оказывают влияния высшие отделы центральной нервной системы, особенно кора больших полушарий. Благодаря этому осуществляется сложная произвольная регуляция дыхания, например, при разговоре, пении, выполнении физических упражнений и т. д.

В 1912 г. Легаллуа показал, что если сделать укол в определенное место продолговатого мозга, то дыхание полностью пре-

кращается. Это явление было затем исследовано Флюрансом и Н. А Мислявским. Область продолговатого мозга, которая необходима для периодической смены вдоха и выдоха, получила название дыхательного центра. У млекопитающих и человека область, принимающая непосредственное участие в иннервации дыхательных движений, располагается в дне IV желудочка в сетевидном образовании продолговатого мозга.

Дыхательный центр — парное образование, каждая из половин которого иннервирует дыхательные мышцы той же половины тела. По Н. А. Мислявскому, он делится на *центр вдоха (инспираторный центр)* и *центр выдоха (экспираторный центр)*. Современные электрофизиологические исследования с применением микроэлектродной техники подтвердили наличие различных нейронов, раздражение которых вызывает либо вдох, либо выдох. В настоящее время выяснено более сложное строение дыхательного центра. Оказалось, что в варолиевом мосту находятся пневмотаксический и апнейстический центры, контролирующие нижележащие центры вдоха и выдоха и участвующие в организации нормального чередования дыхательных движений.

В дыхательном центре периодически возникают залпы нервных импульсов, которые через мотоневроны спинного мозга вызывают дыхательные движения. Дыхательную ритмику можно наблюдать даже на мозге, вынутом из организма животного. Этот факт явился одним из краеугольных камней учения об автоматической деятельности дыхательного центра. Автоматизмом дыхательного центра называют его способность периодически возбуждаться под влиянием раздражителей, имеющихся или возникающих в нем самом. В условиях целостного организма животного и человека постоянно действующим раздражителем дыхательного центра является углекислота, находящаяся в крови, омывающей продолговатый мозг. Подобно сердцу, дыхательный центр реагирует на постоянно действующее раздражение периодически возникающими вспышками возбуждения. Однако если в сердце эта периодика обусловлена длительной рефрактерной фазой, то в естественных условиях работы дыхательного центра она осуществляется рефлекторно. Афферентные сигналы, поступающие при каждом вдохе в дыхательный центр от интерорецепторов легких и проприорецепторов дыхательных мышц, периодически затормаживают деятельность дыхательного центра, трансформируя его реакцию на непрерывно действующий химический раздражитель в виде ритмически возникающих вспышек возбуждения.

Иннервация дыхательных мышц. Проводящие пути, несущие импульсы от дыхательного центра, спускаются в спинной мозг и заканчиваются около мотоневронов диафрагмальных и межреберных нервов. Импульсы, посылаемые к дыхательным центрам, возбуждают эти невроны, последние же, в

свою очередь, посылают импульсы к дыхательным мышцам. Таким образом, соответственно периодическому возбуждению дыхательного центра происходят периодические сокращения дыхательных мышц. Они возникают под влиянием эфферентных импульсов, посылаемых к ним нервными центрами.

Дыхательная мускулатура иннервируется спинальными нервами. Парный диафрагмальный нерв, иннервирующий диафрагму, выходит из шейной части спинного мозга, а межреберные нервы, снабжающие межреберные мышцы, начинаются в грудной части спинного мозга.

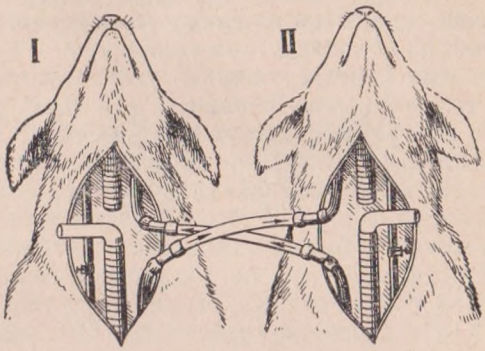


Рис. 26. Опыт с перекрестным кровообращением

Двигательные нейроны спинного мозга, иннервирующие дыхательные мышцы, не могут самостоятельно обеспечить работу дыхательного аппарата, они всецело подчинены дыхательному центру головного мозга. В самом деле, если перерезать спинной мозг в середине грудной его части, то дыхательные движения грудной клетки ниже участка перерезки прекращаются. Если разрез сделан несколько выше — между грудной и шейной частями спинного мозга, то остается лишь диафрагмальное дыхание, межреберная же мускулатура полностью теряет способность к сокращению. После отделения спинного мозга от продолговатого парализуются и движения диафрагмы. При перерезке, произведенной между продолговатым и средним мозгом, дыхательные движения не прекращаются. В связи с этим очевидно, что место возникновения импульсов, периодически возбуждающих дыхательную мускулатуру, находится в продолговатом мозгу, где расположены клетки дыхательного центра.

Значение сдвигов газового состава крови для регуляции дыхания. Важную роль в регуляции дыхания играет *изменение содержания углекислоты и кислорода в крови,* протекающей через дыхательный центр. Значение гуморального фактора в работе дыхательного центра наглядно можно увидеть, проведя опыт с перекрестным кровообращением. В этом опыте одни сонные артерии собак (*I* и *II*) перевязывают, а другие при помощи резиновых трубок соединяют крест-накрест друг с другом (рис. 26). В результате голова собаки *I* снабжается кровью, притекающей от собаки *II*, а голова собаки *II* снабжается кровью

собаки *I*. Если зажать трахею собаки *I*, то в крови, протекающей через сосуды ее тела, постепенно будет уменьшаться количество кислорода и увеличиваться количество углекислоты. Однако прекращение доступа кислорода в легкие собаки *I* не сопровождается усилением ее дыхательных движений, напротив, они вскоре ослабляются, зато у собаки *II* начинается очень сильная одышка.

Поскольку нервная связь между обеими собаками отсутствует, совершенно ясно, что раздражающее действие недостатка кислорода и избытка углекислоты передается от тела собаки *I* к голове собаки *II* посредством тока крови, т. е. гуморальным путем. Кровь собаки *I*, перегруженная углекислотой и бедная кислородом, поступая в голову собаки *II*, вызывает возбуждение ее дыхательного центра. Вследствие этого у собаки *II* и возникает одышка, т. е. усиление вентиляции легких. Вместе с тем гипервентиляция приводит к уменьшению (ниже нормы) содержания углекислого газа в крови собаки *II*. Эта обедненная углекислотой кровь поступает в голову собаки *I* и вызывает ослабление работы ее дыхательного центра, несмотря на то, что все ткани этой собаки, за исключением тканей головы, страдают от тяжелой гиперкапнии (избытка CO_2) и гипоксии (недостаток O_2), обусловленных прекращением доступа воздуха в ее легкие.

Дыхательный центр наземных позвоночных животных и человека особенно чувствителен к изменению в крови содержания углекислоты и относительно мало чувствителен к изменению содержания кислорода. Уже небольшое повышение об% CO_2 в крови, происходящее при усилении обмена веществ или при увеличении содержания углекислоты во вдыхаемом воздухе, значительно активизирует деятельность дыхательного центра и автоматически увеличивает вентиляцию легких.

Подобно углекислоте действует на дыхательный центр молочная кислота и вообще любой сдвиг реакции крови в кислую сторону. Измерения показывают, что при уменьшении pH крови на 0,02 вентиляция легких возрастает на 10 л в 1 мин.

Углекислота воздействует на дыхательный центр не только непосредственно, но и рефлекторно. С изменением напряжения CO_2 в крови, питающей в эксперименте изолированный у животного каротидный синус, изменяется активность дыхательных движений. При повышении уровня CO_2 в крови (гиперкапнии), даже небольшом, увеличивается глубина дыхания. На ритмику дыхания оказывает существенное рефлекторное влияние и понижение насыщения крови кислородом (гипоксемия). Небольшое снижение уровня O_2 в крови, омывающей изолированный каротидный синус, вызывает учащение дыхательных движений.

Чувствительность хеморецепторов каротидного синуса к избытку углекислоты и недостатку кислорода значительно выше, чем чувствительность нервных клеток дыхательного центра.

Вследствие этого основным путем регуляции дыхания является воздействие углекислоты и кислорода на хеморецепторы сосудов.

Значение раздражения механорецепторов для регуляции дыхания. Описание рефлекторных изменений дыхательных движений в связи с механическим воздействием на ткань легкого было сделано Герингом — Брейером еще в 1868 г. Эти данные легли в основу представлений о рефлекторной саморегуляции дыхания.

В этом процессе периодической смены вдохов и выдохов, обусловленной сигналами, посылаемыми в дыхательный центр, ос-

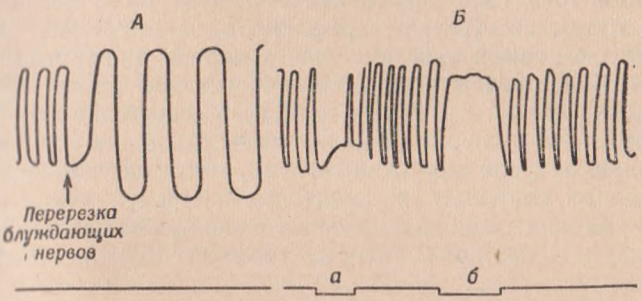


Рис. 27. Изменение дыхательных движений:
А — после перерезки блуждающего нерва на шее; *Б* — при раздражении центрального конца блуждающего нерва (*а* — раздражение в фазе выдоха; *б* — раздражение в фазе вдоха)

новную роль играет блуждающий нерв, в стволе которого проходят афферентные волокна от интерорецепторов, находящихся в стенке легких.

Значение блуждающего нерва для организации дыхательного цикла было выявлено в следующем эксперименте. При перерезке этого нерва в области шеи тотчас же происходило необратимое изменение характера дыхательных движений. Дыхание становилось более редким и глубоким (рис. 27). Факты, полученные при перерезке блуждающего нерва и при раздражении центрального его конца, свидетельствуют о том, что по блуждающему нерву действительно проводятся импульсы, оказывающие влияние на деятельность дыхательного центра.

Этот эксперимент был дополнен впоследствии прямой регистрацией потенциалов действия в периферическом конце перерезанного блуждающего нерва во время нормального дыхания. Оказалось, что как при вдохе, так и при выдохе интерорецепторы легких посылают в центральную нервную систему «залпы» нервных импульсов. Во время обычного спокойного дыхания этот залп афферентных импульсов оказывается в фазе выдоха более слабым, чем в фазе вдоха, а иногда и совсем отсутствует. Точное соотношение афферентных импульсов с протеканием дыхательных дви-

жений было изучено при регистрации потенциалов действия в одиночном волокне блуждающего нерва, которое отпрепаровывалось в области шеи. Оказалось, что рецепторы легкого приходят в возбуждение вскоре после начала вдоха. Частота импульсов, вначале небольшая, возрастает до максимума на высоте вдоха, затем во время начинающегося выдоха импульсы вновь урежаются и вскоре исчезают совсем. Очевидно, достигшие определенной частоты афферентные импульсы и обусловливают торможение происходящего дыхательного движения.

Рефлекторная регуляция дыхательного цикла осуществляется не только посредством афферентных импульсов от легочной стенки, но и путем дыхательных рефлексов, возникающих при раздражении окончаний чувствительных нервов диафрагмы, межреберных и брюшных мышц, а также суставов ребер. Регуляция работы дыхательного центра с помощью дыхательных рефлексов межреберного и диафрагмального происхождения хорошо изучена в последние годы как на животных, так и на человеке. Оказалось, что при сокращении дыхательной мускулатуры по афферентным волокнам диафрагмальных и межреберных нервов начинают поступать сигналы, которые тормозят вдох и стимулируют выдох.

Рефлекс с рецепторов скелетных мышц. Афферентные импульсы, посылаемые работающими мышцами, увеличивают активность дыхательного центра, что приводит к усилению вентиляции легких. Этот важный рефлекс, имеющий большое значение для удовлетворения потребностей в кислороде во время физической работы, был выявлен Асмуссеном, Христенсеном и Нильсеном в следующем опыте. У подопытного, совершающего «езду» на велоэргометре, определяли величину легочной вентиляции и количество поглощаемого в 1 мин. кислорода. При продолжающейся работе той же интенсивности быстро выключали кровоснабжение ног, нагнетая воздух в пневматические бинты, наложенные вокруг бедер в верхней их части. Основные потребители кислорода — мышцы работающих ног — оказывались выключенными из круга кровообращения (работа в них продолжалась без доставки кислорода кровью), поэтому поглощение кислорода через легкие снижалось на 20—50%. Однако вентиляция легких оставалась на прежнем высоком уровне. Поскольку углекислота, образующаяся в мышцах ног, уже не попадала в общий круг кровообращения и не могла стимулировать деятельность дыхательного центра, а содержание кислорода в циркулирующей крови даже повышалось, то было очевидно, что высокая вентиляция поддерживалась теперь уже не за счет гуморальных химических факторов. После выключения кровотока сигналы мышц о потребности в кислороде могли быть переданы в центральную нервную систему только через нервные пути, деятельность которых (судя по тому, что мышцы работали по-прежнему) не подавлялась на-

ложением бинтов. Сигналы, посылаемые рецепторами работающих мышц, очевидно, и поддерживали активность дыхательного центра и вентиляцию легких на высоком уровне. Следует вспомнить, что афферентные импульсы от скелетных мышц играют большую роль и в стимуляции работы сердца.

Роль коры больших полушарий в регуляции дыхания. В условиях жизни человека и животных постоянно происходят условнорефлекторные приспособительные (к меняющимся условиям деятельности организма и среды) изменения дыхания. Условным сигналом для увеличения легочной вентиляции может стать любой агент внешнего или внутреннего мира, совпавший во времени с началом работы. Так, один лишь звук метронома или слова «приготовиться к работе», несколько раз совпавшие с началом физического упражнения, будут вызывать повышение вентиляции легких.

Исследования, проведенные К. М. Быковым, А. Н. Крестовниковым и их сотрудниками, показали, что эта весьма целесообразная подготовка вегетативных функций организма к совершению физической работы представляет собой условный рефлекс на обстановку, в которой обычно производится работа, на время, в которое она обычно начинается, на вид других людей, производящих эту работу.

Как уже указывалось, при выполнении физических упражнений совершается сложная перестройка дыхательных движений. Во время обучения, при формировании динамических двигательных стереотипов, происходит выработка условнорефлекторных навыков управления дыхательным аппаратом, органически включающихся в двигательный стереотип. К числу этих навыков относятся умение правильно распределять дыхательные движения во времени, чтобы они могли одновременно обслуживать и двигательную функцию и обмен веществ в организме, умение регулировать темп, длительность и силу дыхательных движений в соответствии с характером рабочих движений и т. п. Например, каждый подъем рук вверх при вольных гимнастических упражнениях сопровождается глубоким вдохом, каждое опускание их — сильным и резким выдохом. Весьма четко перестраиваются дыхательные движения при плавании различными способами. Если при брассе каждый гребок руками сопровождается вдохом, а вытягивание рук вперед — выдохом, то при кроле эти соотношения сложнее. Здесь гребок правой и левой руками производится попеременно, причем поворот головы и приподнимание лица из воды для вдоха приходятся лишь на вынос одной какой-либо руки. Вдох при этом оказывается кратковременным и сильным, выдох же — длительным и постепенным. При гребле и некоторых других физических упражнениях темп дыхания также согласован с темпом движений тела. Синхронизация и координация дыхательных движений с движениями тела обеспечивают наибольшую производитель-

ность двигательного аппарата и автоматическое усиление вентиляции легких при повышении темпа работы.

Возможность сознательного изменения дыхательных движений позволяет в известных пределах изменять частоту и глубину дыханий. Если минутный объем дыхания обеспечивает поддержание обычного уровня газового состава альвеолярного воздуха, то можно добиться и изменения стереотипа дыхательных движений. Если же произвольное изменение дыхания, например его задержка, вызывает значительный сдвиг газового состава альвеолярного воздуха (понижение парциального давления O_2 и повышение парциального давления CO_2), то произвольное изменение дыхательных движений будет затруднено. Например, произвольная задержка дыхания на вдохе у не адаптированного к недостатку кислорода человека прекращается уже к концу 2-й мин., поскольку при этом в альвеолярном воздухе значительно снижается парциальное давление O_2 (до 50—60 мм рт. ст.) и возрастает парциальное давление CO_2 (до 50 мм рт. ст.). Уровень насыщения гемоглобина кислородом при этом понижается до 80—88%. При таком сдвиге дальнейшая задержка дыхания обычно прерывается. Усиление дыхательных движений может достигаться путем учащения и углубления дыхания, что приводит к усилению вентиляции легких *(гипервентиляции)*. В этом случае альвеолярный воздух обогащается кислородом и происходит вымывание CO_2 из крови. В результате понижения напряжения CO_2 в крови (гипокапнии) уже через 30—40 сек. после начала гипервентиляции может ухудшиться общее состояние и возникнуть головокружение. Эти изменения обусловлены уменьшением воздействия напряжения CO_2 в крови на уровень возбудимости дыхательных и сосудодвигательных центров.

Произвольная регуляция дыхания всегда ограничена: происходит в пределах индивидуальных возможностей организма.

§ 9. Дыхание при физической работе

Энергия, необходимая для работы мышц, черпается в процессе окисления органических веществ. Мышечная деятельность всегда сопровождается увеличением потребления кислорода. Даже при легкой работе оно возрастает в 2—3 раза по сравнению с уровнем покоя, при тяжелой же работе может превышать этот уровень в 20—30 раз. Во время мышечной работы изменяется удельный вес потребления кислорода разными органами тела, что отражает их различную активность в двигательных актах.

Исключительно большой удельный вес потребления кислорода мышцами при работе зависит не только от потребления его мышцами, непосредственно участвующими в выполнении движений, но и от потребления мышцами, обеспечивающими высокую легочную вентиляцию, и мышцей сердца.

Потребление кислорода при совершенство-

вании координации движений. При стабильных условиях работы в лаборатории, выполняемой одним и тем же человеком, повышение мощности работы до известной степени связано с увеличением потребления кислорода (рис. 28). Однако в естественных условиях часто не наблюдается строгой пропорциональности между мощностью работы и величиной потребления кислорода. В ряде случаев оказывается, что все больший прирост потребления кислорода может происходить без повышения мощности работы или даже при ее снижении. Это зависит от вовлечения в двигательную деятельность не имеющих непосредственного отношения к данной работе мышц, а также от усиления деятельности дыхательных мышц и мышцы сердца, что приводит к повышению потребления кислорода и к понижению коэффициента полезного действия при выполнении работы.

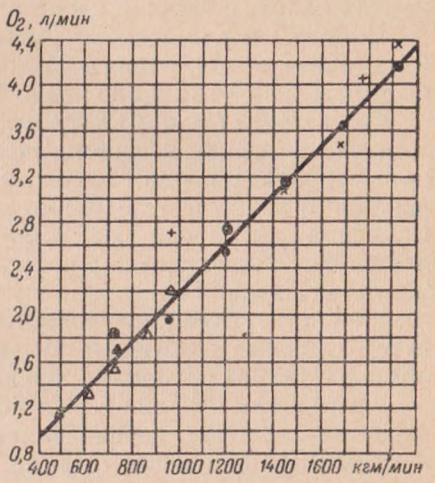


Рис. 28. Увеличение потребления кислорода при повышении интенсивности выполняемой работы.
Значки на рисунке обозначают данные отдельных опытов

Возможны соотношения и обратного порядка, продолжающееся увеличение мощности работы за счет более экономной координации движений и благодаря экономной работе дыхательных и сердечной мышц; при этом потребление кислорода не только не возрастает, но может снижаться.

Работа дыхательных мышц. Участие дыхательных мышц в общей структуре движений возрастает по мере увеличения легочной вентиляции. При этом кислородная «стоимость» работы дыхательной мускулатуры может стать весьма значительной. При небольшом увеличении легочной вентиляции на работу дыхательных мышц расходуется от 10 мл O_2 и более на каждый литр дополнительной вентиляции. По мере увеличения по сравнению с покоем вентиляции легких в 10—20 и более раз при тяжелой мышечной работе кислородная «стоимость» дыхательных движений с каждым дополнительным литром вентиляции возрастает. При увеличении минутного объема дыхания до 150 л требуется дополнительно 1 л кислорода (Курнан).

Таким образом, умеренное повышение легочной вентиляции во время работы, наблюдаемое у тренированных людей, содействует значительной экономизации двигательной деятельности и повышению коэффициента полезного действия при работе.

§ 10. Кислородный запрос и его удовлетворение

Кислородный запрос. Количество кислорода, необходимое для окислительных процессов, обеспечивающих ту или иную работу, называется *кислородным запросом*. Различают суммарный, или общий, кислородный запрос, т. е. количество кислорода, необходимое для выполнения всей работы, и минутный кислородный запрос, т. е. количество кислорода, потребляемое при данной работе в течение 1 мин.

Потребление кислорода у взрослого человека, находящегося в состоянии покоя, равно 0,25—0,3 л в 1 мин. При легкоатлетическом беге на 5—10 км оно равно 4—5 л в 1 мин.

Суммарный (общий) кислородный запрос удовлетворяется доставкой кислорода во время работы и во время восстановительного периода. Отсюда следует, что для определения общего кислородного запроса необходимо измерять не только величину поглощения кислорода во время работы, но и величину его избыточного поглощения в восстановительном периоде (т. е. с вычетом поглощения кислорода в состоянии покоя).

Удовлетворение кислородного запроса при работе происходит путем сложных изменений функций дыхания, кровообращения и обмена в тканях организма, прежде всего в работающих мышцах.

Увеличение вентиляции легких. Повышенный спрос на кислород, возникающий при физической работе в скелетных мышцах, мышце сердца, дыхательной мускулатуре и во внутренних органах, удовлетворяется посредством усиления дыхания и кровообращения. С повышением окислительных процессов pO_2 в тканях падает, что обусловливает переход большого количества кислорода из крови в ткани. Усиленная утилизация кислорода и уменьшение в связи с этим pO_2 венозной крови обусловливают переход большего количества кислорода из альвеолярного воздуха в кровь. Уменьшение O_2 в альвеолярном воздухе предотвращается увеличением вентиляции легких. С повышением мощности работы возрастает и легочная вентиляция. Это показано в табл. 6, в которой представлены основные показатели дыхательной функции в покое и при работе различной мощности.

При ходьбе и беге легочная вентиляция значительно увеличивается по сравнению с покоем. Однако увеличение легочной вентиляции — не единственный способ удовлетворения кислородного запроса. Как видно из табл. 6, потребление кислорода увеличивается при быстром беге более чем в 7,5 раза, а легочная вентиляция — меньше чем в 6 раз. Это происходит в связи с увеличением поглощения O_2 из вдыхаемого воздуха (с 3,15 до 4,18%). Повышение % поглощения кислорода из вентилируемого объема воздуха — более экономный путь удовлетворения кислородного запроса. Так, при переходе к быстрому бегу эффективность использования O_2 из объема вентилируемого воздуха снижается по

Таблица 6

Изменение различных показателей дыханий при работе

Состояние человека	Объем вентиляции в 1 мин. (л)	Потребление O_2 в 1 мин. (мл)	Образование CO_2 в 1 мин. (мл)	Поглощение кислорода (%)	Выделение углекислого газа (%)	Число дыханий в 1 мин.	Объем одного дыхания (мл)	Колич. O_2 (мл), доставляемого в 1 мин. к легким с вдыхаемым воздухом
Покой	10,4	328	264	3,15	2,54	17,1	612	2184
Ходьба	16,3	668	561	4,10	3,44	12,7	1296	3423
Быстрая ходьба	29,0	1182	1057	4,08	3,64	14,4	2010	6090
Бег	37,3	1595	1389	4,28	3,75	18,5	2084	7833
Быстрый бег	60,9	2543	2386	4,18	3,92	19,5	3145	12789

сравнению с менее быстрым бегом (см. табл. 6). Процент выделения CO_2 обычно возрастает в соответствии с увеличением легочной вентиляции, учащением дыхания и увеличением объема каждого дыхательного цикла.

Увеличение доставки кислорода кровью. При физической работе благодаря усилению вентиляции легких абсолютное содержание и парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе поддерживаются на уровне, достаточном для полного насыщения крови кислородом. Этому способствуют увеличение дыхательной поверхности в связи с большим растяжением легких при вдохе и усиление кровотока через легкие. При работе малой интенсивности и кратковременной работе в связи с увеличением вентиляции и дыхательной поверхности кровь, оттекающая от легких, может быть более насыщенной кислородом, чем при покое,— % HbO_2 в артериальной крови может возрастать до 97—98. Однако при тяжелой и длительной работе % HbO_3 в артериальной крови уменьшается — обычно до 94—92, а иногда и до 80. Это связано с уменьшением содержания кислорода в венозной крови и повышением скорости протекания крови через расширенные капилляры легких. При тяжелой работе увеличение объемного кровотока через сосуды легких происходит также вследствие дополнительного открытия артерио-венозных анастомозов, по которым часть крови перебрасывается через легкие, минуя стенки альвеол, и в состоянии недонасыщения кислородом смешивается с кровью большого круга кровообращения. Открытие артерио-венозных анастомозов уменьшает сопротивление в легочных сосудах при систоле правого желудочка сердца. Динамика недонасыщения крови кислородом при тяжелой и длительной работе характеризуется волнообразным течением и сочетается со значительным увеличением потребления кислорода.

Даже при некотором уменьшении % HbO_2 в артериальной крови доставка кислорода к тканям во время физической работы, как правило, значительно возрастает. Это достигается благодаря увеличению: 1) кислородной емкости крови, 2) объемной скорости кровотока и 3) коэффициента использования кислорода.

Кислородная емкость крови человека, находящегося в условиях покоя, равна около 20 об%. Во время физической работы в общий круг кровообращения выходит депонированная кровь, очень богатая эритроцитами, а следовательно, и гемоглобином. Поэтому содержание гемоглобина в циркулирующей крови возрастает, и кислородная емкость крови увеличивается (иногда до 25 об%). Благодаря увеличению концентрации гемоглобина каждые 100 мл крови могут содержать большее количество кислорода, чем в условиях покоя. Выход крови из кровяных депо происходит рефлекторно.

Увеличение количества крови, проходящей в единицу времени через сосуды мышц, сердца и других органов, также обеспечивает доставку большего количества кислорода. Например, если через сосуды органа за 1 мин. проходит 1 л крови, принося к нему 200 мл кислорода, то при удвоении кровотока, при той же степени насыщения крови кислородом, к органу будет доставляться 400 мл кислорода в 1 мин. Приспособление кровоснабжения к меняющимся потребностям органов тела достигается посредством системы нервно-гуморальных механизмов, действующих одновременно и согласованно с теми, которые регулируют вентиляцию легких. Благодаря этому пропорционально повышению интенсивности работы увеличивается минутный объем крови, что и обеспечивает возрастание потребления кислорода.

Во время физической работы происходит более полное использование кислорода артериальной крови: коэффициент утилизации кислорода может возрасти с 30% в покое до 70% во время работы. Это происходит вследствие: а) уменьшения pO_2 в работающих тканях, б) увеличения отщепления кислорода от оксигемоглобина из-за повышения концентрации Н-ионов и температуры крови и в) перераспределения крови, связанного с увеличением притока ее к работающим органам. Даже при тяжелой физической работе, когда процент HbO_2 в артериальной крови уменьшается до 80, а pO_2 — до 50 мм рт. ст. (см. рис. 24), значительное падение pO_2 в тканях, уменьшение pH и повышение температуры могут способствовать в этих условиях повышению отдачи кислорода тканям.

Предельная величина доставки кислорода тканям. Оценивая роль дыхания и кровообращения в удовлетворении потребностей тканей при физической работе, необходимо иметь в виду два обстоятельства. Во-первых, усиление дыхания и кровообращения происходит не сразу, а постепенно. Полная мобилизация средств доставки атмосферного кислорода к мышцам

происходит обычно лишь через несколько минут после начала работы. По этой причине в первые минуты работы мышцы могут испытывать недостаток в кислороде. Во-вторых, производительность дыхательной и сердечно-сосудистой систем не является беспредельной. При самой энергичной деятельности легких и сердца к мышцам может быть доставлено не больше определенного количества кислорода в 1 мин. Этот *«кислородный потолок»* (т. е. максимальное количество кислорода, которое может быть доставлено в ткани за 1 мин.) у нетренированного человека равен около 2—3 л, у хорошо тренированного — 4—5 л и редко свыше 5 л.

Исследования показывают, что при самой тяжелой работе увеличение вентиляции легких бывает настолько эффективным, что с избытком компенсируется усилившийся переход кислорода из альвеолярного воздуха в кровь. Количество кислорода, поступающего в легкие за 1 мин., всегда во много раз превышает потребление кислорода тканями (см. табл. 6).

Следовательно, при высоком и устойчивом насыщении крови кислородом переход новых порций кислорода в кровь лимитируется не недостаточностью легочной вентиляции, а относительно меньшей возможностью объемной циркуляции крови и прежде всего производительностью работы сердца. Этим ограничивается максимальная величина доставки кислорода к тканям.

Недостаточная эффективность доставки кислорода может зависеть и от неравномерности вентиляции легких, когда в силу биомеханических особенностей движений значительная поверхность альвеол выключается из дыхательного акта (например, подвергаясь сжиманию). В этих условиях заполненные избыточным воздухом части легких полностью насыщают кровь кислородом, а весьма значительный избыток его удаляется с воздухом. Сжатые же участки легких пропускают через артерио-венозные анастомозы большое количество неартериальной крови. Таким образом, при двигательной деятельности возникает относительное уменьшение вентиляции, могущее затруднить доставку кислорода тканям.

Потребление кислорода при мышечной работе. При работе такой интенсивности, когда минутный кислородный запрос не превышает кислородный потолок, вскоре устанавливается равновесие между потребностью в кислороде и его доставкой тканям. Внешне это состояние равновесия, или *истинное устойчивое состояние,* выражается в том, что поглощение кислорода через легкие устанавливается на некотором постоянном уровне, высота которого прямо пропорциональна интенсивности работы и величине кислородного запроса. Например, у бегуна-марафонца через 3—4 мин. после старта дыхание и кровообращение стабилизируются на новом, более высоком уровне, обеспечивая ежеминутную доставку к тканям 2—3 л кислорода, полностью покрывающую потребность организма в кислороде.

Постоянство устойчивого состояния относительно. Оно может характеризоваться более высоким или низким уровнем в соответствии с изменением интенсивности работы. Работа на уровне истинного устойчивого состояния может продолжаться длительно.

Нужно иметь в виду, что постоянство поглощения кислорода на протяжении работы далеко не всегда свидетельствует о полном удовлетворении кислородного запроса тканей. При работе постоянной интенсивности, но такой, когда кислородный запрос выше кислородного потолка, также может устанавливаться постоянство поглощения кислорода через легкие. Однако это устойчивое состояние не является истинным, так как количество поглощаемого кислорода не соответствует потребностям организма. Устойчивый уровень поглощения кислорода обусловлен в этих случаях невозможностью его повышения, т. е. достижением кислородного потолка. Уровень, на котором устанавливается это кажущееся устойчивое состояние, зависит не от интенсивности выполняемой работы, а от максимальной производительности дыхательной и кровеносной систем того или иного человека. Так, если кислородный потолок спортсмена равен 3 л, то при кислородном запросе в 4 или 5 л в 1 мин. устойчивый уровень поглощения не превысит 3 л кислорода в 1 мин. Кажущееся устойчивое состояние наблюдается при некоторых видах работы большой интенсивности, например при беге на 10 000 м. Кажущееся устойчивое состояние не может поддерживаться длительно. Существенную роль в ограничении работы такой высокой интенсивности играет все более возрастающее кислородное голодание тканей, в особенности нервных клеток.

Кислородный долг. В том случае, когда дыхательная и сердечно-сосудистая системы не удовлетворяют потребности тканей в кислороде, т. е. когда кислородный запрос выше кислородного потолка, мышцы производят свою работу в условиях недостатка кислорода.

В организме человека имеются некоторые запасы кислорода в крови и в мышцах в виде оксигемоглобина и оксимиоглобина. Эти запасы в условиях покоя составляют примерно 2 л и не могут быть использованы полностью. Поэтому они играют подсобную роль, облегчая работу мышц в моменты недостаточности кровообращения и дыхания.

Таким образом, физическая работа высокой интенсивности сопровождается постепенно нарастающим кислородным долгом, или образованием кислородной задолженности. Так, за 5 мин. работы при кислородном запросе, равном 7 л в 1 мин., требуется 35 л кислорода. Если кислородный потолок будет 5 л в 1 мин., то за это время при кислородном запросе в 35 л тканям может быть доставлено только 25 л кислорода, вследствие чего образуется кислородный долг, равный 10 л.

Величина кислородного долга зависит от интенсивности работы и от ее длительности.

Кислородный долг имеет место и при работе, характеризующейся истинным устойчивым состоянием. Здесь он возникает в первые минуты работы из-за временной недостаточности доставки кислорода к мышцам, вследствие неполного развертывания функций органов кровообращения и дыхания.

Ликвидация кислородного долга. Способность мышц работать «в долг» при некотором недостатке кислорода объясняется тем, что и в анаэробных условиях в мышце происходит расщепление аденозинтрифосфорной кислоты и углеводов. Однако анаэробные ресурсы мышцы весьма невелики. Для того чтобы работа могла выполняться с высокой интенсивностью и

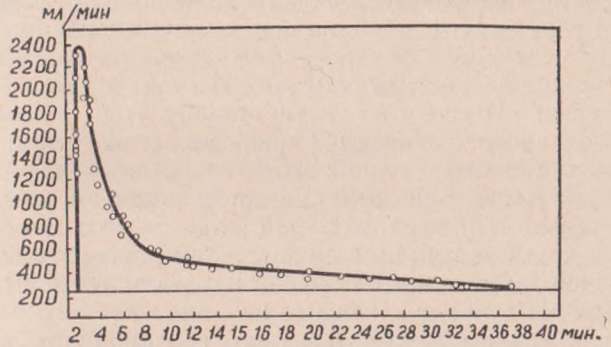


Рис. 29. Поглощение кислорода после окончания бега на 100 м.

По оси абсцисс отложено время после окончания бега, по оси ординат — количество поглощаемого кислорода в 1 мин.

длительно, необходим ресинтез АТФ и углеводов. Энергия, нужная для ресинтеза этих веществ, может быть получена лишь в процессе окисления органических соединений. Поэтому период работы с образованием кислородного долга всегда завершается восстановительным периодом, или периодом ликвидации кислородного долга.

Как правило, ликвидация кислородного долга происходит по окончании работы. Благодаря тому, что дыхание и кровообращение по прекращении работы некоторое время остаются повышенными, в ткани продолжает поступать большое количество кислорода, превышающее потребность организма в покое (рис. 29). За счет этого кислорода и осуществляется окисление органических соединений, в том числе молочной кислоты, образовавшейся в период работы. Освобождающаяся потенциальная энергия используется для процессов ресинтеза. После небольшой физичес-

кой работы кислородный долг ликвидируется за несколько минут, после тяжелой работы для этого требуется 1—1,5 часа.

Указанное выше обстоятельство дает возможность количественно определять кислородный долг. *Величина кислородного долга* равна разности между поглощением O_2 в восстановительный период и тем количеством O_2, которое было бы потреблено за это же время при покое. Кислородный долг, возникший во время работы, при снижении ее интенсивности в значительной мере может ликвидироваться во время самой работы.

Максимально возможная величина кислородного долга. Когда кислородный долг достигает максимальной для того или иного организма величины, дальнейшее выполнение работы становится невозможным. Существенную роль при этом играет уменьшение содержания в мышце АТФ и углеводов и накопление молочной кислоты. За 30 сек. бега с максимальной скоростью в мышцах спортсмена образуется до 50 г молочной кислоты. Она быстро диффундирует в кровь, где ее количество может возрастать с 10 до 300 мг%. Молочная кислота вызывает сдвиг pH крови в кислую сторону. При тяжелой работе у нетренированного человека pH крови может значительно уменьшиться — в отдельных случаях отмечалось снижение pH с 7,36 до 6,95. Такое изменение реакции крови приводит к нарушению нормальной работы не только мышц, но и нервных центров, сердца, почек и других органов. У тренированных спортсменов благодаря большей забуференности крови работа той же интенсивности влияет на pH крови значительно меньше.

Величина максимально возможного кислородного долга у нетренированных людей равна около 10 л. Если кислородный долг начинает превышать эту величину, работа становится невозможной. У хорошо тренированных спортсменов кислородный долг может достигать 15 и даже 20 л.

Повышение способности к производительной работе при большом кислородном долге обеспечивается многими приспособительными реакциями организма. Существенную роль в таком приспособлении играет тканевая адаптация к гипоксии и повышение способности клеток тела к интенсивной работе при недостатке кислорода (З. И. Барбашова, П. А. Верболович и др.).

Глава IV.
ПИЩЕВАРЕНИЕ

§ 1. Общие сведения о пищеварении

Пищеварение является начальным этапом обмена веществ в организме. В процессе пищеварения происходит *механическая* и *физико-химическая* обработка пищи, в результате чего сложные питательные вещества расщепляются и в виде более простых

соединений всасываются в кровь и усваиваются организмом. Пищевые массы подвергаются воздействию *пищеварительных соков*, выделяемых различными железами пищеварительного тракта (слюнные железы, железы желудка и кишечника, поджелудочная железа, печень). Пищеварительные соки содержат *гидролитические ферменты*, расщепляющие белки до низкомолекулярных полипептидов и аминокислот, жиры — до глицерина и солей жирных кислот, углеводы — до моносахаридов. Лишь вода, минеральные соли и небольшое количество органических соединений всасываются в кровь без предварительной обработки. К пищеварительным процессам относятся двигательные (жевание, глотание, передвижение пищевых масс), секреторные (выделение пищеварительных соков) и всасывательные (переход питательных веществ, воды и солей из кишечника в кровь и лимфу).

Процессы переваривания пищи в отдельных участках пищеварительного тракта и деятельность различных пищеварительных желез тесно связаны между собой. Например, поступление пищи в рот рефлекторно вызывает сокоотделение в желудке и поджелудочной железе.

В изучении разных вопросов физиологии пищеварения важнейшая роль принадлежит И. П. Павлову и его ученикам. Они разработали методы исследования пищеварительных желез у животных, которые позволили дать детальную характеристику работы пищеварительных органов и раскрыть физиологические механизмы их деятельности. Эти методы, однако, не могли быть широко использованы при исследованиях пищеварительных функций у человека. В настоящее время с этой целью применяются радиотелеметрические методы. Сущность их заключается в проглатывании маленького радиопередатчика (радиопилюля), который обеспечивает информацию о кислотности содержимого желудка и кишечника, о давлении и температуре в этих областях тела.

§ 2. Пищеварение в полости рта

Пища задерживается в ротовой полости не более 15—18 сек. Несмотря на это, здесь уже начинается ее механическая (смачивание слюной и измельчение путем жевания) и химическая (воздействие ферментов слюны на сложные углеводы) обработка. Кроме того, во рту происходит апробация пищи, т. е. определяются ее вкусовые качества и степень пригодности для организма.

Слюна вырабатывается слюнными железами и является первым пищеварительным соком, воздействующим на пищу после поступления ее в организм. У человека имеется три пары крупных слюнных желез — околоушные, подъязычные и подчелюстные и много мелких, рассеянных в слизистой оболочке рта. Околоушные железы выделяют жидкую (серозную) слюну. В слюне подъ-

язычных и подчелюстных желез содержится много слизи. В слюне есть ферменты — *птиалин и мальтаза*, расщепляющие полисахариды до моносахаридов. В желудке ферменты слюны теряют активность. Лишь внутри пищевого комка (где сохраняется щелочная реакция) продолжается их воздействие на углеводы.

В состав слюны кроме ферментов входят и другие органические и неорганические вещества. К органическим относится, например, белковое соединение — *муцин*, который делает скользким пищевой комок и тем самым облегчает его проглатывание.

Механизм выделения слюны. И. П. Павлов разработал операцию, которая позволила изучить деятельность слюнных желез. При этой операции у собаки в полости рта отпрепаровывается кусочек слизистой оболочки в том месте, где открывается проток слюнной железы. Вырезанный кусок слизистой оболочки вместе с отверстием протока выводится наружу и вживляется в кожу щеки. В результате слюна, выделяемая железой, поступает не в ротовую полость, а в пробирку, прикрепляемую на коже (рис. 30). У человека деятельность слюнных желез изучается при помощи маленьких резиновых капсул, присасываемых к слизистой оболочке ротовой полости в том месте, где находится отверстие протока слюнной железы. Слюна попадает из железы в капсулу и по резиновой трубке, прикрепленной к ней, стекает в пробирку.

Деятельность слюнных желез зависит от характера веществ, поступающих в ротовую полость. При введении в рот отвергаемых организмом веществ (камни, песок) выделяется много жидкой так называемой *отмывной слюны*. При поступлении же в рот пищи вырабатывается более густая слюна, богатая ферментами и муцином (табл. 7).

Таблица 7

Выделение слюны при введении в ротовую полость различных веществ (по И. П. Павлову)

Наименование веществ, поступающих в ротовую полость	Выделение слюны (мл)	
	подчелюстной и подъязычной железами	околоушной железой
Мясо	0,4	0,1
Мясной порошок	2,0	1,8
Хлеб	0,9	0,9
Сухари	1,2	2,1
Камни	0,1	0,1
Речной песок	1,7	2,3
Кислота	2,3	2,2

Выделение слюны происходит рефлекторно. При поступлении в рот пищевых или отвергаемых веществ оно осуществляется по механизму безусловных рефлексов. При виде и запахе пищи, а также при действии индифферентных раздражителей (зрительных, слуховых, обонятельных и др.), ранее совпадавших с приемом пищи, происходит условнорефлекторное выделение слюны. *Центры слюноотделительных безусловных рефлексов,* так же как и всех остальных, обусловливающих пищеварительную дея-



Рис. 30. Методы изучения пищеварительных желез:

I — собака с фистулой околоушной слюнной железы, *II* — мнимое кормление собаки, *III* — изолированный желудочек: *а* — изолированная часть желудка, *б* — оставшаяся часть большого желудка; *1* и *2* — фистульная трубка

тельность, находятся в продолговатом мозгу. Центростремительными нервами, вызывающими возбуждение в центрах, являются *веточки тройничного и языкоглоточного нервов,* центробежными — *симпатические и парасимпатические волокна.* При раздражении парасимпатических веточек усиленно выделяется жидкая слюна, при раздражении симпатических — густая слюна, богатая муцином.

У человека секреция слюны происходит непрерывно. Она усиливается при поступлении в рот пищи или действии других раздражителей. Непрерывное выделение слюны имеет значение для речевой функции, которая затрудняется при высыхании слизистой оболочки рта.

Глотание осуществляется рефлекторно. Пережеванная и смоченная слюной пища перемещается на корень языка и далее его движениями кзади и кверху проталкивается в глотку.

Сокращениями мышц глотки пищевой комок перемещается в пищевод. Дальнейшее передвижение пищи по пищеводу обеспечивается перистальтической волной сокращения мышц, заложенных в его стенке. Путь от ротовой полости до желудка твердая пища проходит за *8—9 сек.*, жидкая — за *1—2 сек.*

§ 3. Пищеварение в желудке

В желудке пища переваривается длительное время (до 4—10 час.). Она подвергается здесь дальнейшей механической и химической обработке.

Механическая обработка (перемешивание, перетирание, разминание) обеспечивается двигательной деятельностью желудка, которая происходит благодаря сокращению гладких мышц, заложенных в его стенке.

Химическая обработка пищи осуществляется *желудочным соком*, который выделяют железы стенки желудка. За сутки в желудке человека выделяется 1,5—2,5 л сока. Желудочный сок содержит *ферменты, соляную кислоту и слизь.*

Ферменты желудочного сока — протеазы и липаза. К протеазам относятся пепсины, которые выделяются клетками желез желудка в виде неактивных пепсиногенов. Пепсиногены активируются *соляной кислотой* и расщепляют пищевые белки до *полипептидов*. Окончательное их расщепление до аминокислот происходит в кишечнике. *Липаза* желудочного сока выделяется в небольшом количестве. Этот фермент мало активен и катализирует расщепление только эмульгированных жиров, например жира молока. Другие жиры в желудке не перевариваются.

Значение соляной кислоты желудочного сока. Желудочный сок имеет кислую реакцию, его pH колеблется от 1,5 до 2,5. Кислая реакция желудочного сока обусловлена наличием в нем соляной кислоты, концентрация которой достигает 0,4—0,5%. Для нейтрализации 100 мл желудочного сока здорового человека требуется 40—60 мл децинормального раствора щелочи. Этот показатель называется *кислотностью желудочного сока.*

Соляная кислота имеет большое значение для пищеварения: 1) активирует пепсиногены; 2) вызывает денатурацию и набухание белков, что облегчает их ферментативное расщепление; 3) способствует створаживанию молока, что необходимо для его переваривания; 4) активирует гормон гастрин, образующийся в слизистой оболочке привратника и усиливающий сокоотделение в желудке; 5) поступая в двенадцатиперстную кишку, участвует в образовании многих гормонов, регулирующих деятельность желудка, поджелудочной железы и печени; 6) задерживает развитие гнилостных процессов в желудке; 7) усиливает двигательную дея-

тельность желудка; 8) участвует в сложном механизме перемещения пищевых масс из желудка в кишечник.

Слизь желудочного сока предохраняет стенки желудка от вредного воздействия механических и химических раздражителей. Кроме того, она содержит вещества, усиливающие секрецию желудочных желез, и, адсорбируя витамины, предохраняет их от разрушающего действия желудочного сока.

Механизм выделения желудочного сока. И. П. Павлов разработал методы, которые позволили детально изучить деятельность желудочных желез. *Первый метод* заключается в том, что в желудке собаки делают отверстие, в которое вставляют трубку (наложение фистулы). Затем у животного перерезают шейную часть пищевода и концы его вживляют в кожную рану. У оперированной таким образом собаки пища при кормлении выпадает из искусственного отверстия пищевода. Происходит так называемое *мнимое кормление* (рис. 30), сопровождающееся выделением слюны и желудочного сока. После окончания опыта пережеванная собакой пища вкладывается через фистулу в ее желудок, благодаря чему питание животного не нарушается. Опыты с мнимым кормлением показали, что сокоотделение в желудке может начинаться еще задолго до поступления в него пищи.

Второй метод исследования деятельности желудка заключается в том, что из желудка собаки выкраивается лоскут, из которого создается маленький изолированный желудочек (см. рис. 30). Полость последнего, как это видно на рис. 30, полностью отделена от полости большого желудка. На изолированный желудочек накладывается постоянная фистула, что позволяет собирать выделяющийся там желудочный сок. При этой операции нервы изолированного желудочка полностью сохраняются, поэтому его деятельность является как бы «зеркалом» работы большого желудка. На животном с изолированным маленьким желудочком можно изучать работу желез во все периоды пищеварения.

Секреторная деятельность желудка осуществляется в *две фазы*. Первая фаза называется *сложнорефлекторной*, вторая *нервно-гуморальной*.

В *первой фазе* желудочный сок выделяется при действии условных раздражителей (вид, запах пищи, индифферентные раздражители, совпадавшие ранее с приемом пищи) и безусловных (механическое раздражение слизистой оболочки рта и глотки пищей). Возбуждение, возникающее в рецепторах, передается в пищевые центры, оттуда импульсы по центробежным волокнам блуждающего нерва поступают к железам желудка. При перерезке этих нервов рефлекторное выделение желудочного сока прекращается.

Условнорефлекторное выделение желудочного сока может начинаться при виде, запахе и действии пищи. Этот сок называ-

ется аппетитным, его выделение обеспечивает готовность желудка к приему пищи.

Аппетит, т. е. ощущение потребности введения пищи в организм, способствует возбуждению желез желудка. Возникновение аппетита связано с действием условных и безусловных раздражителей. Поэтому обстановка, в которой происходит прием пищи, и ее вкусовые качества имеют значение для процессов пищеварения. Однако, несмотря на большую роль условнорефлекторных раздражителей в возникновении аппетита, главным возбудителем пищевого центра является *изменение состава крови,* которая в перерывах между приемами пищи, по выражению И. П. Павлова, постепенно становится «голодной».

Вторая фаза выделения желудочного сока (нервно-гуморальная) начинается через 30 мин. после приема пищи. В этой фазе желудочная секреция стимулируется многими факторами. Механическое раздражение стенки желудка пищевыми массами вызывает выделение сока рефлекторным путем и химическим. В слизистой оболочке привратника под влиянием механического раздражения вырабатывается гормон *гастрин,* который, всасываясь в кровь, усиливает деятельность желудочных желез. Химическое раздражение двенадцатиперстной кишки также ведет к образованию в ее стенке гормона, вызывающего сокоотделение в желудке. Кроме того, в химической стимуляции деятельности желудочных желез участвуют гистамин (образующийся в тканях организма и находящийся в пище), продукты переваривания белка и экстрактивные вещества, содержащиеся в мясе и овощах.

Значение химических раздражителей, появляющихся в крови в связи с всасыванием гормонов и продуктов переваривания пищи, доказано опытами, при которых в желудок собаки (незаметно для нее) через фистулу вкладывается мясо или другая пища, содержащая экстрактивные вещества. Сокоотделение в этих условиях начинается через 30—40 мин. после вкладывания пищи в желудок. Гуморальный механизм выделения желудочного сока подтверждается также опытами с введением крови только что накормленного животного — голодному. У последнего при этом начинает выделяться желудочный сок, что объясняется наличием в крови накормленного животного химических веществ, стимулирующих деятельность желудочных желез.

Нервно-гуморальная фаза сокоотделения продолжается в *течение 8 и более часов.* В этой фазе деятельность желудочных желез осуществляется и после перерезки секреторных нервов.

Желудочный сок, образующийся под влиянием химических раздражителей, имеет меньшую кислотность и меньшую переваривающую силу, чем сок, выделяемый рефлекторно, но выделение его продолжается в течение более длительного времени. Поэтому для пищеварения важное значение имеют обе фазы желудочной секреции.

У собаки с перерезанным пищеводом, фистулой желудка и изолированным желудочком можно последовательно наблюдать рефлекторное и химическое отделение желудочного сока (рис. 31). При виде пищи и ощущении ее запаха происходит условнорефлекторное сокоотделение. При мнимом кормлении выделение желудочного сока осуществляется по механизму условных и безусловных рефлексов. Вкладывание пищи в желудок через фистулу вызывает сокоотделение в результате механического раздражения слизистой оболочки желудка и действия хими-

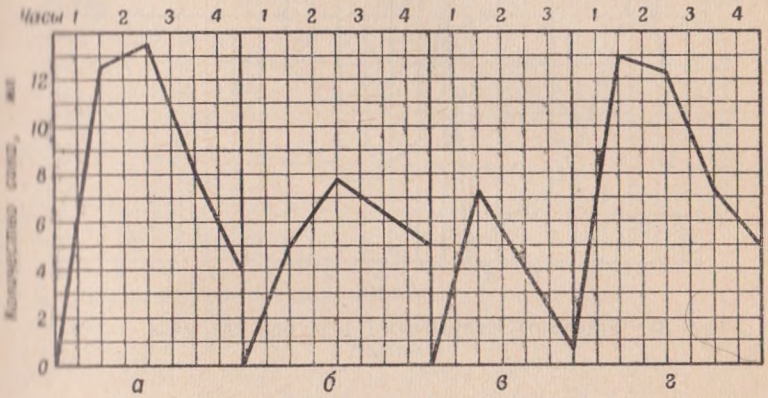


Рис. 31. Секреция желудочного сока у собаки при еде мяса (*а*), при вкладывании мяса в желудок (*б*), при мнимом кормлении (*в*), при сочетании мнимого кормления с вкладыванием мяса в желудок (*г*)

ческих веществ, всасывающихся в кровь. Сочетание мнимого кормления с вкладыванием пищи в желудок вызывает рефлекторное и химическое выделение желудочного сока, т. е. имитирует нормальную деятельность желудка.

Влияние состава пищи на секрецию желудочных желез. Деятельность желудка зависит от состава и количества поступающей в организм пищи. Мясо является сильнейшим раздражителем желудочных желез. Поэтому при еде мяса сокоотделение возрастает до максимума уже в первые часы пищеварения (рис. 32). Продукты переваривания мяса, всасываясь в кровь, стимулируют деятельность желудка в течение многих часов. При углеводной пище максимальное отделение желудочного сока большой переваривающей силы происходит в рефлекторной фазе. Затем секреция уменьшается, продолжаясь на сниженном уровне в течение 8—9 час.

Наряду с пищевыми веществами, стимулирующими деятельность желудочных желез, есть и такие, которые оказывают на них *тормозящее воздействие* (жир, концентрированные растворы NaCl и др.). Действие жира на железы желудка протекает в две

фазы: сначала при поступлении в двенадцатиперстную кишку жир рефлекторно тормозит сокоотделение желудка, затем продукты переваривания жира, поступающие в желудок, действуют на слизистую оболочку привратника и вызывают выделение желудочного сока. Этим объясняется более позднее начало секреции желудочного сока при питье молока по сравнению с секрецией на мясо и хлеб (см. рис. 32). Для лучшего переваривания пищи жир

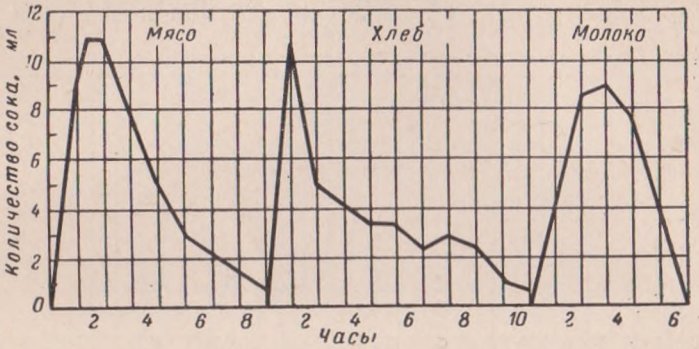


Рис. 32. Отделение желудочного сока при еде мяса, хлеба и молока

следует принимать с веществами, вызывающими обильное сокоотделение (овощи, овощные отвары и т. п.).

Движения желудка. В стенке желудка имеются гладкие мышечные волокна, обеспечивающие его двигательную деятельность. Последняя способствует перемешиванию пищевых масс и продвижению их из желудка в кишечник. Движения желудка стимулируются нервными импульсами, поступающими по *блуждающим нервам.* Симпатические нервы, наоборот, тормозят движения желудка. Перерезка блуждающих нервов ведет к прекращению движений желудка. Однако через несколько часов они восстанавливаются. Это объясняется *автоматией гладких мышц* желудочной стенки. Кроме того, большое значение для движений желудка имеют механические и химические раздражения его слизистой оболочки. Регуляция движений желудка может происходить и гуморальным путем, т. е. через кровь. Они усиливаются под влиянием *гастрина, гистамина ионов калия* и тормозятся катехоламинами и ионами кальция.

Перемещение пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку. Пищеварение в желудке в нормальных условиях продолжается в течение *6—10 час.* Длительность пребывания в нем пищевых масс зависит от их состава, консистенции и количества. Пищевые массы перемещаются из желудка в двенадцатиперстную кишку благодаря сокращениям всей мус-

кулатуры желудка, регулируемым нервным и гуморальным путем. Эвакуация пищевых масс из желудка происходит периодически, отдельными порциями. Это способствует ее лучшему перевариванию в кишечнике, ферментативная активность соков которого снижается в присутствии соляной кислоты. Периодическое перемещение пищевых масс из желудка в двенадцатиперстную кишку обеспечивается периодическими сокращениями и расслаблениями мышечного жома (сфинктера) привратника. Мышцы сфинктера рефлекторно сокращаются при действии соляной кислоты на рецепторы слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки. Привратник остается закрытым до тех пор, пока кислые пищевые массы не приобретут нейтральной реакции. Это осуществляется вследствие действия поджелудочного сока, кишечного сока и желчи, имеющих щелочную реакцию. Кроме соляной кислоты рефлекторные сокращения и расслабления мышц привратника могут быть вызваны и другими веществами, находящимися в желудке и кишечнике. Например, жир, находясь в двенадцатиперстной кишке, способствует сокращению этих мышц.

§ 4. Пищеварение в кишечнике

Пищеварение в двенадцатиперстной кишке. Пищевые массы подвергаются в двенадцатиперстной кишке воздействию *сока поджелудочной железы*, желчи и кишечного сока. В связи с небольшой длиной двенадцатиперстной кишки пищевые массы не задерживаются в ней, и изливающиеся соки расщепляют питательные вещества в нижележащих отделах кишечника.

В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки находятся железы, сок которых содержит ферменты, расщепляющие *белки, жиры и углеводы*. Кроме того, в нем есть фермент энтерокиназа, активирующий трипсиноген поджелудочного сока.

Поджелудочная железа и ее роль в пищеварительном процессе. Поджелудочная железа состоит из двух родов клеток. Одни из них сгруппированы в виде островков и вырабатывают гормон *инсулин*. Другие выделяют пищеварительный *поджелудочный сок*, который выводится из железы через проток в полость двенадцатиперстной кишки. Поджелудочный сок имеет щелочную реакцию, pH его равен 7,8—8,4. Он содержит ферменты, расщепляющие белки (трипсин и др.), полипептиды, жиры (липаза) и углеводы (амилаза, мальтаза и др.). Ферменты поджелудочного сока, расщепляющие белки, выделяются в недеятельном состоянии. Они активируются ферментом кишечного сока — энтерокиназой. Действие липазы усиливается под влиянием желчи.

Секреция поджелудочного сока начинается через *2—3 мин.* после приема пищи и продолжается в течение *6—14 час.* Количество выделяемого сока и его ферментный состав зависят от коли-

чества и состава поступающей пищи. При употреблении хлеба наибольшая секреция поджелудочной железы наблюдается на первом часу пищеварения, мяса — на втором, молока — на третьем. Жирная пища вызывает относительно небольшое сокоотделение.

Выделение поджелудочного сока. Для изучения деятельности поджелудочной железы производят операцию, разработанную И. П. Павловым: кусочек слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки вместе с протоком железы выводят у животного наружу и вживляют в кожу. Пищеварение при этом не нарушается, так как поджелудочный сок поступает в кишечник по второму протоку.

Секреция поджелудочного сока происходит под влиянием нервных и гуморальных факторов. Она возникает при действии условных и безусловных раздражителей. Условнорефлекторное выделение поджелудочного сока начинается при виде и запахе пищи, у человека — даже при разговоре о ней. При акте еды происходит механическое раздражение рецепторов ротовой полости и глотки. Сигналы отсюда поступают в продолговатый мозг и вызывают выделение поджелудочного сока по механизму безусловных рефлексов. Секреторными нервами поджелудочной железы служат волокна блуждающего нерва.

Химическим возбудителем поджелудочной секреции является *гормон секретин*. Он образуется в клетках слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки в виде недеятельного просекретина, который активируется *соляной кислотой желудочного сока*. Секретин всасывается в кровь и стимулирует выделение поджелудочного сока.

Значение желчи в пищеварении. Желчь выделяется клетками печени и в перерывах между приемами пищи накапливается в желчном пузыре. Здесь происходит обратное всасывание ее жидкой части. Поэтому желчь пузыря гуще по консистенции и темнее по окраске, чем желчь, выделяемая непосредственно из печени.

В состав желчи входят *желчные кислоты*, *желчные пигменты* и другие органические и неорганические вещества. Желчные кислоты имеют большое значение в процессе переваривания жира. Желчные пигменты билирубин и биливердин являются продуктами распада гемоглобина. Темный цвет желчи обусловлен наличием в ней этих пигментов.

В сутки у человека образуется *500—1000 мл желчи*. Основное ее значение для пищеварения заключается в активации ферментов поджелудочного и кишечного соков. Особенно это касается липазы. Желчь эмульгирует жиры и повышает растворимость жирных кислот, что способствует перевариванию и всасыванию жира. Усиливая щелочную реакцию в кишечнике, желчь препятствует разрушению трипсина пепсином. Кроме того, она усилива-

ет движения кишок и, обладая бактерицидными свойствами, задерживает гнилостные процессы в кишечнике.

Желчеобразование происходит непрерывно, усиливаясь при пищеварении. Желчь из печени поступает в желчный пузырь, где и находится до поступления пищи в организм. Сокращение мышц пузыря и расслабление его сфинктеров обеспечивают выход желчи в кишку. При расслаблении мышц пузыря и сокращении сфинктеров происходит заполнение пузыря желчью. Мышцы сфинктеров расслабляются под влиянием импульсов по блуждающему нерву и сокращаются под влиянием импульсов по симпатическому нерву. На мышцы стенок пузыря эти нервы оказывают противоположное воздействие. Таким образом, раздражение блуждающего нерва вызывает опорожнение желчного пузыря.

Усиление желчеобразования при пищеварении и выделение желчи из пузыря в кишку происходит под влиянием *нервных* и *гуморальных* воздействий. Вид и запах пищи, акт еды, раздражение пищевыми массами рецепторов желудка и двенадцатиперстной кишки усиливают желчеобразование и обусловливают выход желчи в кишку по механизму условных и безусловных рефлексов. Секреторным нервом печени служит *блуждающий нерв*. Симпатический нерв вызывает угнетение желчеобразования и прекращение эвакуации желчи из пузыря.

Химическими раздражителями печени являются пищеварительные гормоны (секретин и др.), продукты переваривания белка и экстрактивные вещества, всасывающиеся в кровь. Сильным желчегонным свойством обладает сама *желчь*. Всасываясь в кровь, она стимулирует деятельность печеночных клеток.

Количество желчи и продолжительность ее выделения зависят от состава поступающей пищи. Особенно много желчи выделяется при употреблении яичных желтков, мяса, молока. В среднем желчевыделение продолжается *5—10 час*. Оно прекращается с выходом последней порции пищевых масс из желудка.

Печень, образуя желчь, выполняет не только секреторную, но и *экскреторную* (выделительную) функцию. К экскретам печени относятся *желчные пигменты, кальций, железо* и др. вещества. Попадая с желчью в кишечник, они выбрасываются из организма.

Пищеварение в тонких кишках. Переработанные в желудке и двенадцатиперстной кишке пищевые массы, называемые *химусом*, продвигаются к тонкой кишке, где перевариваются окончательно.

Поверхность тонких кишок покрыта *ворсинками*, между которыми открываются протоки *трубчатых либеркюновых желез*. Эти железы выделяют кишечный сок, состоящий из жидкой части и взвешенных в ней плотных комочков — кишечной замазки, которая выделяется главным образом на отвергаемые вещества, попавшие в кишечник и угрожающие целости его слизистой оболочки.

Сок тонких кишок богат ферментами. Он содержит ферменты, расщепляющие продукты переваривания *белка, жиры* и *углеводы*. В соке верхних отделов тонкого кишечника находится энтерокиназа.

Для исследования деятельности кишок пользуются наложением фистул на их изолированные отрезки. Эта операция позволяет вывести наружу два конца изолированной кишечной петли при полном сохранении ее брыжейки, а следовательно, и нервов и сосудов.

Количество и состав сока либеркюновых желез зависят от характера поступающей в организм пищи. Основные факторы, стимулирующие секрецию кишечных желез,— *механические* и *химические* раздражения стенок кишечника. Из химических раздражителей наибольшее значение имеют желудочный сок, продукты переваривания белка, пряности, молочный сахар. Механические и химические раздражители, стимулирующие выделение кишечного сока, действуют на местный нервный аппарат кишки. Влияние центральной нервной системы на секрецию кишечных желез не установлено.

В тонких кишках расщепление питательных веществ происходит наиболее интенсивно непосредственно около их стенок. Эти процессы называются *пристеночным пищеварением*. Их высокая интенсивность обусловлена адсорбцией ферментов пористой поверхностью кишечной стенки и усилением их активности. Питательные вещества, таким образом, наиболее эффективно расщепляются в том месте, где происходит их всасывание.

Пищеварение в толстых кишках. Переваривание пищи в основном заканчивается в тонких кишках. Железы слизистой оболочки толстых кишок выделяют пищеварительный сок, сравнительно бедный ферментами. В нем содержится небольшое количество малоактивных ферментов, расщепляющих остатки белков, жиров и углеводов. Отделение сока в толстом кишечнике происходит в результате действия местных раздражителей на его слизистую оболочку.

Под влиянием бактерий в толстых кишках осуществляется расщепление невсосавшихся аминокислот и других продуктов переваривания белка. При этом образуются вещества, ядовитые для организма. Всасываясь в кровь, они обезвреживаются печенью.

Движение кишок. Большое значение для переваривания пищи имеют движения кишок, способствующие ее перемешиванию и продвижению вдоль кишечника. Различают *маятникообразные* и *перистальтические* движения кишок.

Маятникообразные движения кишки происходят при попеременном ритмическом сокращении ее кольцевых и продольных мышц. При этом на коротком участке кишка то сокращается, то расслабляется, а ее содержимое передвигается то в одном, то в

другом направлении. В результате неодновременности сокращений разных участков кишки возникает ритмическая сегментация ее содержимого — оно то разделяется, то вновь соединяется вместе. Маятникообразные движения кишки обеспечивают перемешивание кишечного содержимого с пищеварительными соками.

Перистальтические движения заключаются в том, что сокращение кольцевых мышц и вызванное этим сужение кишки на одном участке сочетаются с расслаблением мышц и расширением соседнего нижележащего участка. В результате содержимое кишки из суженного участка перемещается в нижний, расширенный. В следующий момент мышцы того участка кишки, где они были расслаблены, сокращаются, а в соседнем нижележащем отрезке расслабляются. Перистальтические движения обеспечивают передвижение содержимого кишечника вдоль него по направлению к прямой кишке.

Гладкие мышцы кишки обладают *автоматией*, т. е. они могут сокращаться без внешних воздействий. При механическом и химическом раздражении сокращения стенок кишечника усиливаются. Если пища не содержит грубых, плохо перевариваемых веществ, то движения уменьшаются. К химическим раздражителям слизистой оболочки кишки относятся желудочный сок, слабые растворы кислот и щелочей, некоторые продукты переваривания пищи. Регуляция движений кишечника осуществляется гуморальным и нервным путями. Химическое воздействие на двигательные функции кишечника оказывают ацетилхолин и норадреналин.

Ацетилхолин образуется при раздражении блуждающего нерва, он усиливает движение кишок. Норадреналин, выделяющийся при раздражении симпатического нерва, оказывает тормозящее действие.

Импульсы из центральной нервной системы поступают по блуждающим и симпатическим нервам. Первый из них усиливает движения кишок, второй — тормозит. Влияние нервной системы на движения кишок ярко проявляется у человека и животных при различных эмоциях (страх, гнев и др.). Движения кишок при этом либо тормозятся, либо резко усиливаются.

В толстом кишечнике происходят маятникообразные и перистальтические движения. Движения эти очень медленны, поэтому около половины времени, затрачиваемого на пищеварительный процесс (около 1—2 суток), идет на передвижение остатков пищи по толстым кишкам. Эти кишки обладают автоматией, но выражена она слабее, чем в тонких кишках. Движения толстых кишок главным образом обеспечиваются механическим раздражением их слизистой оболочки. В целостном организме движения толстых кишок регулируются центральной нервной системой через симпатические и парасимпатические нервы.

Формирующийся в нижних отделах толстых кишок кал состоит из остатков непереваренной пищи, слизи, выделенной на про-

тяжении кишечника, желчных пигментов и бактерий. Последние составляют до 30% сухого веса кала. Опорожнение прямой кишки (дефекация) — сложный рефлекторный акт. Центр этого рефлекса находится в спинном мозгу, деятельность которого регулируется вышележащими отделами центральной нервной системы.

§ 5. Всасывание продуктов переваривания пищи

В кишечнике происходит всасывание питательных веществ в кровь и лимфу. Необходимые для организма питательные вещества доставляются тканям и органам только после того, как они из пищеварительного тракта попадут в кровь. Всасывание питательных веществ осуществляется главным образом в *тонких кишках.* В других отделах пищеварительного тракта всасываются в небольших количествах лишь некоторые вещества. Например, в желудке — минеральные соли, моносахариды, алкоголь, вода; в толстых кишках — вода. Интенсивное всасывание в тонких кишках обеспечивается их большой поверхностью, во много раз превышающей поверхность тела. Поверхность кишечника увеличивается благодаря наличию ворсинок, являющихся выростами слизистой оболочки кишки. Внутри каждой ворсинки находятся гладкие мышечные волокна и хорошо развитая кровеносная и лимфатическая сеть. Ворсинки покрыты каемчатым эпителием. Каждая клетка этого эпителия имеет до 1500—3000 *микроворсинок,* которые увеличивают поверхность тонкой кишки до 500 м². На поверхности микроворсинок происходит пристеночное пищеварение.

Всасывание представляет собой сложный физиологический процесс, в осуществлении которого принимают участие *диффузия, фильтрация* и *осмос.* Однако этими физико-химическими процессами всасывание не ограничивается. Эпителий кишки не только является полупроницаемой мембраной, но и выполняет *секреторную функцию,* т. е. обеспечивает избирательное всасывание одних веществ и ограничивает всасывание других. Большое значение для всасывания имеют движения ворсинок. Благодаря сокращениям и расслаблениям гладких мышц, находящихся в ворсинке, ее полость то расширяется, то суживается. При расширении в ворсинку всасываются растворы питательных веществ из содержимого кишки, при сужении эти растворы выдавливаются в лимфатические сосуды. Движения ворсинок стимулируются различными химическими веществами, находящимися в кишечнике и действующими на его слизистую оболочку. К этим веществам относятся продукты переваривания белков, экстрактивные вещества, желчные кислоты, глюкоза. Кроме того, в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки вырабатывается гормон *вилликинин,* усиливающий движение ворсинок.

Белки расщепляются в кишечнике до аминокислот и в таком виде поступают в кровь. Лишь в небольшом количестве они могут

всасываться в форме полипептидов. Аминокислоты после всасывания поступают по воротной вене в печень. Продукты расщепления животных белков всасываются более полно, чем растительных. Это объясняется наличием клетчатки в растительной пище, не усваиваемой кишечником человека. Растительные белки усваиваются на 70—80%, животные — 95—99%.

Углеводы всасываются главным образом в виде глюкозы, что объясняется избирательной способностью кишечной стенки к всасыванию этого моносахарида. При прохождении углеводов через стенку кишечника происходит их фосфорилирование, ускоряющее всасывание. Глюкоза всасывается почти полностью, переходя из кишечника непосредственно в кровь.

Поступление углеводов в кровь из тонкого кишечника усиливается под влиянием гормона поджелудочной железы — *инсулина.*

Жиры всасываются в тонком кишечнике в виде жирных кислот и глицерина. Последний хорошо растворим в воде и легко всасывается слизистой оболочкой кишки. Жирные же кислоты нерастворимы в воде, поэтому всасывание их может осуществляться лишь при наличии желчи. Смачивание желчью кишечной стенки делает ее проницаемой для жирных кислот. Кроме того, в присутствии желчи жирные кислоты, холестерин и другие липоиды становятся растворимыми в воде. Это объясняется тем, что желчные кислоты, соединяясь с жирными кислотами, образуют в воде комплексы, которые, пройдя в стенку кишечника, вновь расщепляются. Освободившиеся при этом жирные кислоты соединяются здесь с глицерином и превращаются снова в нейтральный жир. Наконец, желчь способствует всасыванию жира посредством его эмульгирования. Тонко эмульгированные жиры могут всасываться и без предварительного расщепления до глицерина и жирных кислот.

Жир поступает из кишечника в основном не непосредственно в кровь, а в *лимфу.* Оттуда через грудной проток он попадает в кровеносную систему.

Всасывание жиров, поступающих с пищей, невелико. Всего в кишечнике человека за сутки может всосаться не более *150—160 г жира.*

Вода может всасываться уже в желудке, но основные ее массы поступают в кровь из тонких и толстых кишок. В связи с тем что осмотическое давление крови выше осмотического давления в содержимом кишечника, всасывание воды происходит главным образом путем осмоса. Если осмотическое давление в кишечнике повышается, то всасывание воды затрудняется. В этих условиях вода из плазмы проникает в кишечник.

Растворенные в воде соли натрия, калия, кальция всасываются преимущественно в тонких кишках. На интенсивность всасывания солей влияет величина содержания их в организме.

§ 6. Печень и ее функции

Значение печени для организма не ограничивается выделением желчи и участием в процесе пищеварения. Функции ее очень разнообразны и жизненно необходимы. Прежде всего печень играет большую роль в *обмене веществ*. Продукты переваривания всасываются из кишечника в кровь и по воротной вене поступают в печень. Здесь происходит их дальнейшее превращение, а в случае надобности — и *обезвреживание*.

Значение печени в углеводном обмене заключается в том, что в ней *депонируется гликоген*. Он синтезируется в печени не только из углеводов, но также из жиров и аминокислот после дезаминирования (отщепления аминогруппы) последних. Расщепление гликогена в печени до глюкозы и поступление ее в кровь обеспечивают постоянную концентрацию сахара в крови.

Жиры и липоиды в небольших количествах тоже могут депонироваться в печени. Здесь же происходит синтез нейтральных жиров из углеводов и безазотистых компонентов аминокислот. В печени синтезируются и липоиды, например эфиры холестерина. Значение печени в жировом обмене связано также с образованием желчи, необходимой для переваривания и всасывания жира.

Печень участвует и в *белковом обмене*. Происходящие здесь реакции дезаминирования и переаминирования обеспечивают синтез различных белков. В печени, например, образуются белки кровяной плазмы — фибриноген, альбумин и некоторые другие. Здесь же осуществляется *синтез мочевины* из доставляемого кровью аммиака. Этот процесс следует рассматривать как одно из проявлений защитной функции печени.

Важную роль играет печень в *обмене витаминов*. В ней депонируются витамин А и каротин. Здесь же происходит превращение каротина в витамин А. Процессы эти стимулируются гормоном щитовидной железы тироксином. При заболеваниях печени содержание витамина А в организме уменьшается. Печень по сравнению с другими органами богата витаминами PP, B_2, K и D.

Печень участвует в обмене воды, депонирует ее: избыточное количество воды, поступающее из кишечника в кровь, может временно задерживаться в печени. При недостатке же воды в организме печень отдает ее в кровь. Таким образом, печень является одним из органов, поддерживающих постоянство осмотического давления крови.

Печень имеет значение для деятельности органов кровообращения. Она является *депо крови*. При необходимости усилить кровоснабжение органов кровь из печени выводится в кровеносное русло.

Особенно важна для жизни организма *барьерная функция* печени. Печень служит как бы барьером для ядовитых веществ, образующихся при переваривании пищи и всасывающихся в

кровь. Она задерживает эти вещества и путем синтеза превращает их в менее ядовитые, которые в дальнейшем выводятся из организма почками. Например, образующиеся в толстых кишках ядовитые для организма вещества — *фенол, индол, скатол* и др., всасываясь в кровь и попадая затем в печень, обезвреживаются там путем соединения с серной и глюкуроновой кислотами. Образующиеся при этом неядовитые парные кислоты выводятся с мочой. Барьерная функция печени проявляется также в *задержке чужеродного белка*, который может быть введен непосредственно в кровь.

Барьерная функция печени была изучена при помощи операции, предложенной Н. В. Экком. При этой операции у животного производят искусственное соединение (соустье) воротной и нижней полой вен. Воротная вена перевязывается выше соустья, вследствие чего ток крови, минуя печень, направляется в общий круг кровообращения. Прооперированные таким образом животные при питании мясом быстро погибают в результате отравления организма продуктами распада белка, образующимися в кишечнике и поступающими в кровь. При питании растительной пищей жизнь животного сохраняется более длительное время.

§ 7. Влияние мышечной работы на деятельность пищеварительных органов

Мышечная деятельность, повышая обмен веществ и энергии, создает повышенную потребность в питательных веществах и тем самым стимулирует работу пищеварительных органов. Усиление аппетита увеличивает сокоотделение в желудке и кишечнике, что благоприятно отражается на протекании пищеварительного процесса в целом.

Однако воздействие мышечной деятельности на работу пищеварительных желез бывает положительным не всегда. Выполнение физической работы непосредственно после приема пищи не только не усиливает, а, наоборот, задерживает пищеварительные процессы.

Опыты на животных показали, что при мышечной деятельности уменьшается секреция пищеварительных желез. При этом сильнее всего нарушается рефлекторное выделение пищеварительных соков.

Значение условных раздражителей в изменении пищеварительных функций при мышечной деятельности установлено в лаборатории Н. К. Верещагина. У животных желудочная секреция тормозилась не только при непосредственном удержании груза, но и под влиянием сопутствующих этой работе условнорефлекторных раздражителей.

Угнетение пищеварительных функций при физической работе может быть объяснено торможением пищевых центров в резуль-

тате отрицательной индукции с возбужденных двигательных центров.

Тормозящее влияние мышечной деятельности на пищеварение усиливается перераспределением крови. Кровоснабжение пищеварительных желез при этом уменьшается, что и ведет к уменьшению секреции.

В связи с угнетением пищеварительных процессов при мышечной деятельности не следует сразу после еды приступать к физической работе. При спортивной деятельности необходимо учитывать, что не только мышечная работа тормозит пищеварительные процессы, но и интенсивное переваривание пищи отрицательно влияет на двигательную деятельность. Возбуждение пищевых центров и отток крови от мышц к органам брюшной полости снижают эффективность физической работы. Кроме того, наполненный желудок способствует высокому стоянию диафрагмы, что неблагоприятно влияет на деятельность органов дыхания и кровообращения. В связи с этим между едой и занятиями физическими упражнениями целесообразно делать перерыв не менее чем на 2—2½ часа.

Однако человек часто вынужден выполнять значительные физические нагрузки сразу же после приема пищи. Поэтому для приспособления пищеварительных органов к деятельности в несколько неблагоприятных условиях можно иногда принимать пищу и непосредственно перед работой. Это следует делать при различных тренировочных походах и других формах работы, не связанных с соревнованием, требующих оптимальных условий для мышечной деятельности.

Приспособление пищеварительных органов к деятельности в различных условиях, в частности при мышечной работе, имеет значение для повышения эффективности трудовой и спортивной деятельности человека.

Глава V.
ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

§ 1. Сущность обмена веществ и энергии

Отличительным признаком живых организмов является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней средой. Сущность обмена веществ состоит в том, что из внешней среды в организм поступают разнообразные, богатые потенциальной химической энергией вещества. В организме эти вещества расщепляются на более простые. Освобождающаяся при этом энергия обеспечивает протекание различных физиологических процессов и выполнение внешней работы. Кроме того, поступающие в организм вещества используются для восстановления изнашиваемых

и построения новых клеток и тканей и для образования гормонов и ферментов. Некоторые органические вещества при избыточном поступлении могут депонироваться в организме, т. е. откладываться в виде запасов. Образующиеся в процессе обмена продукты распада удаляются из организма во внешнюю среду органами выделения.

Питательными веществами, снабжающими организм энергией, и строительным (пластическим) материалом являются *белки, жиры и углеводы.* Кроме того, для нормального протекания обмена веществ в организме необходимо поступление витаминов, воды и минеральных солей. Значение всех этих веществ будет рассмотрено ниже.

По своей химической природе обмен веществ в организме представляет собой сложную систему связанных друг с другом реакций расщепления (диссимиляции) и синтеза (ассимиляции) органических веществ. При реакциях расщепления происходит освобождение потенциальной химической энергии, которая может быть использована для выполнения различной работы. Реакции синтеза, напротив, требуют для своего осуществления притока энергии извне. Затрачиваемая при этом энергия превращается в потенциальную химическую энергию образующихся сложных молекул.

Ферменты. Все химические реакции в организме, в том числе переваривание пищи, окислительно-восстановительные процессы и другие химические превращения в клетках тела, осуществляются при участии биологических катализаторов, или ферментов. Ферменты характеризуются следующими общими свойствами: 1) активно действуют в минимальных количествах, 2) обладают специфичностью, т. е. ускоряют только строго определенные реакции, 3) проявляют максимальную активность при определенной температуре, у человека—при 37—40°, 4) при нагревании до 80—100° разрушаются, 5) проявляют активность при строго определенном pH среды. Кроме температуры и pH среды на активность ферментов влияют разнообразные химические вещества. Те из них, которые повышают активность ферментов, называются *активаторами,* те же, которые понижают, — *ингибиторами.*

Обмен веществ и энергии в организме регулируется центральной нервной системой. Это осуществляется как путем непосредственной посылки нервных импульсов к тканям, так и через железы внутренней секреции, гормоны которых влияют на уровень обмена веществ. В изменении обмена веществ, обеспечивающем приспособление организма к различным условиям жизни, большое значение принадлежит условным рефлексам. Индифферентные раздражители после повторного сочетания с факторами, влияющими на обмен веществ, могут изменять его в нужном направлении.

§ 2. Обмен белков

Белки делятся на простые и сложные. Простые построены только из *аминокислот*. В состав сложных белков помимо аминокислот входят еще различные *безазотистые компоненты*, например остатки фосфорной и нуклеиновой кислот, углеводы, жиры и другие вещества.

Некоторые из аминокислот путем дезаминирования (отщепление аминогруппы) и переаминирования (перенос аминогруппы с одной молекулы на другую) могут синтезироваться в организме. Такие аминокислоты называются *заменимыми*. К ним относятся гликол, аланин, цистин и др. Аминокислоты, необходимые организму, но не синтезирующиеся в нем, называются *незаменимыми*. К ним относятся аргинин, лейцин, лизин, триптофан и др. Они обязательно должны содержаться в пищевом белке.

Аминокислоты, поступающие в кровь при переваривании белка и образующиеся в организме в результате переаминирования, используются для построения новых и восстановления изнашиваемых в процессе жизнедеятельности тканей.

Биологическая ценность белков. Белки обладают высокой специфичностью. Это значит, что белки каждого организма и каждой ткани отличаются по своему аминокислотному составу от состава белков других тканей. Чем ближе аминокислотный состав пищевого белка к аминокислотному составу белков организма, тем больше его *биологическая ценность*, т. е. тем меньше его требуется для удовлетворения белковой потребности.

Значение белков. Белки являются основным пластическим материалом, из которого построены ткани организма. Например, в составе скелетных мышц имеется около 20% белка. Продолжительное безбелковое питание вызывает тяжелые нарушения функций организма и кончается смертью.

Жизненно важное значение белка объясняется прежде всего непрерывно идущим разрушением белков тела. Белки, из которых построены клетки тела, имеют сложное строение и высокую химическую активность. Вследствие этого они могут вступать в разнообразные реакции, изменяться и разрушаться. Часть продуктов белкового распада не может быть использована для обратного синтеза белка и выводится из организма. Для восполнения потерь необходима доставка белковых продуктов извне, с пищей. Из белков построены многие ферменты, катализирующие разнообразные реакции расщепления и синтеза, обеспечивающие необходимую направленность обмена веществ и определяющие его интенсивность. Входя в состав некоторых гормонов, белки принимают участие в регуляции физиологических процессов. Возникновение и проведение возбуждения в центральной нервной системе и других тканях осуществляется при посредстве структур, построенных из белка.

Белки мышц, взаимодействуя с аденозинтрифосфорной кислотой, обусловливают их сократительные функции. Являясь составной частью гемоглобина, белок участвует в транспорте кислорода и тем самым обеспечивает протекание окислительных процессов в тканях. Белок крови — *фибриноген* — необходим для свертывания крови. Кроме того, белки крови обеспечивают постоянство осмотического давления и принимают участие в сохранении кислотно-щелочного равновесия. Сложные белки — нуклеопротеиды — играют важную роль в передаче наследственных свойств организма.

Наряду с выполнением многих жизненно необходимых функций белки могут использоваться организмом также в качестве источника энергии. При расщеплении белка из безазотистой части его молекулы образуются углеводы, дальнейшее превращение которых обеспечивает освобождение энергии. Азотистые продукты расщепления белка (мочевина, аммиак и др.) не подвергаются в организме дальнейшему окислению. Поэтому при окислении 1 г белка в организме освобождается столько же энергии, сколько при окислении 1 г углеводов, т. е. 4,1 ккал. При полном окислении в искусственных условиях энергетическая стоимость белков несколько выше (5,4 ккал). Во время голодания белок тканей используется как источник энергии более интенсивно, чем в обычных условиях.

Превращение белков в организме. Белки, поступая в организм с пищей, расщепляются в кишечнике до аминокислот и в таком виде всасываются в кровь и транспортируются в печень. Часть поступивших в печень аминокислот подвергается дезаминированию и переаминированию. Эти процессы обеспечивают синтез некоторых аминокислот и белков. Так, например, в печени образуются белки плазмы крови — альбумин, глобулин и фибриноген. Избыточные белковые вещества в результате дезаминирования превращаются в углеводы и жиры. Аминокислоты, прошедшие через печень, поступают в ткани и используются для синтеза тканевых белков.

Конечными продуктами расщепления белков в тканях являются аммиак, мочевина, мочевая кислота, креатинин и некоторые другие. Все они выводятся из организма почками. Лишь небольшое количество азотсодержащих продуктов обмена выделяется потовыми железами. Аммиак, оказывающий ядовитое действие, доставляется кровью к печени и почкам. В печени из него образуется безвредная для организма мочевина. В почках он нейтрализуется выводимыми кислыми продуктами. После удаления печени образование мочевины у животных прекращается, а количество выводимого с мочой аммиака резко возрастает. Накопление в организме аммиака вызывает отравление и в конечном итоге — смерть.

Обмен белков в организме тесно связан с обменом углеводов

и жиров. Продукты дезаминирования аминокислот превращаются в глюкозу, из которой в дальнейшем могут синтезироваться гликоген и жир. Углеводы же и жиры в связи с отсутствием в их молекулах азота не могут превращаться в белки.

Схема процессов белкового обмена в организме представлена на рис. 33.

Азотистый баланс. Для характеристики белкового обмена в организме пользуются определением азотистого баланса, т. е. разницы между количеством азота, поступившего в организм, и количеством азота, выведенного из него.

О белковом обмене можно судить по азоту, так как он почти целиком поступает в организм с белковой пищей. Почти весь азот,

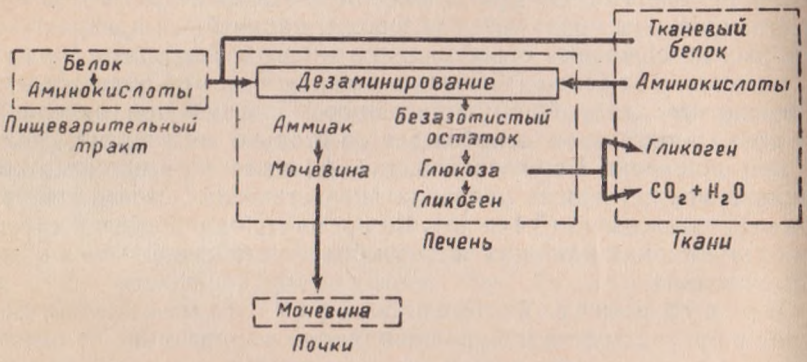


Рис. 33. Схема белкового обмена

выводимый из организма с мочой и пóтом, также имеет белковое происхождение. Но здесь следует учитывать, что азотистые вещества мочи образуются не только в результате расщепления тканевых белков, но и вследствие дезаминирования в печени аминокислот, поступающих туда при переваривании белковой пищи. Поэтому только при полном и длительном голодании количество азота, выводимого с мочой, может служить точным показателем расхода тканевых белков.

В молекуле белка содержится около 16% азота. Следовательно, 1 г азота соответствует 6,25 г белка. При полном голодании и отсутствии мышечной деятельности взрослый человек выделяет в сутки 2—4,5 г азота, или 12,5—28,0 г белка. Эта минимальная величина расхода белка называется *коэффициентом изнашивания*. При обычном питании суточные потери белка у взрослых людей равны *60—70 г*. Однако эти величины составляют лишь *белковый минимум*. Учитывая возможность дополнительного расхода белка, его суточную норму повышают до *100—110 г* (*белковый оптимум*). При таком количестве потребляемого белка у лиц, выпол-

вающих среднюю по тяжести физическую работу, сохраняется *азотистое равновесие*, т. е. выведение азота равно его усвоению. Состояние, при котором усвоение азота превышает его выведение, называется *положительным азотистым балансом*. Это состояние характерно для молодых растущих организмов (за счет белков пищи у них происходит увеличение массы тела). Положительный азотистый баланс может быть и у взрослых после голодания и заболеваний, вызвавших усиленный распад тканевых белков без достаточного их восстановления. Такое состояние может быть также у спортсменов, особенно в подготовительном периоде тренировки, одной из задач которого является развитие скелетной мускулатуры.

Если азота усваивается меньше, чем выделяется, то говорят об отрицательном азотистом балансе. Это может быть при полном и частичном (белковом) голодании и при заболеваниях, вызывающих либо повышение тканевого обмена, либо нарушение всасывания продуктов переваривания белка.

Нормальная жизнедеятельность организма возможна лишь при азотистом равновесии или положительном азотистом балансе.

При поступлении в организм избыточного пищевого белка у взрослого человека не возникает положительного азотистого баланса. Чем больше при этом содержание азота в пище, тем больше его выводится с мочой. Это происходит потому, что в отличие от жиров и углеводов *избыточный белок пищи не откладывается про запас*. Все избыточное количество аминокислот, поступившее в печень, подвергается дезаминированию. Азотсодержащие компоненты аминокислот выделяются почками, в связи с чем и увеличивается содержание азота в моче. Безазотистая часть аминокислот или используется как энергетический материал, или откладывается в виде гликогена и жира. Отсутствие белковых запасов в организме в некоторой степени компенсируется возможностью использовать при голодании белки одних органов для удовлетворения белковой потребности других, жизненно более важных. В первую очередь используются белки крови, печени и скелетных мышц. Поэтому вес этих органов при голодании резко снижается. Вес же сердца и мозга остается почти без изменения (табл. 8).

Таблица 8

Снижение веса различных органов (в % к исходному весу) при голодании животного (по Фойту)

Печень	Скелетные мышцы	Кровь	Сердце	Мозг
53,7	30,5	27,0	2,6	3,2

Жизненно важные органы при голодании как бы питаются белками других тканей. Поэтому белки крови, печени и скелетных мышц можно рассматривать как своеобразные белковые резервы. Но эти резервы имеют совсем иное значение, чем запасы жира и углеводов. Белки плазм, печени и мышц необходимы для нормальной жизнедеятельности организма, и использование их для удовлетворения белковой потребности других органов наносит ему ущерб.

Регуляция белкового обмена. Нервные центры, регулирующие обмен белков, находятся в гипоталамусе. При повреждении этих центров усиливаются процессы расщепления белка. Выведение азота с мочой при этом резко возрастает. Нервная система, по-видимому, влияет на белковый обмен через железы внутренней секреции. Большое значение для регуляции обмена белков имеют гормоны щитовидной железы и передней доли гипофиза.

§ 3. Обмен углеводов

Углеводы делятся на простые и сложные. Простые углеводы называются *моносахаридами.* Большинство из них, например глюкоза, имеет формулу $C_6H_{12}O_6$. Моносахариды хорошо растворяются в воде и поэтому быстро всасываются из кишечника в кровь. Сложные углеводы построены из двух или многих молекул моносахаридов. Соответственно они называются *дисахаридами* и *полисахаридами.* К дисахаридам относятся свекловичный сахар, молочный, солодовый и некоторые другие. Они хорошо растворяются в воде, но из-за большой величины молекул почти не всасываются в кишечнике. К полисахаридам относятся гликоген, крахмал, клетчатка и некоторые другие. Они не растворимы в воде и могут всасываться в кровь лишь после расщепления до моносахаридов.

Углеводы поступают в организм с растительной и в меньшем количестве с животной пищей. Кроме того, они синтезируются в организме из продуктов расщепления аминокислот и жиров. При избыточном поступлении углеводы превращаются в жиры и в таком виде откладываются в организме.

Значение углеводов. Углеводы — важная составная часть живого организма. Однако по количеству их в организме значительно меньше, чем белков и жиров; углеводы составляют всего лишь около 2% сухого вещества тела.

Углеводы служат в организме основным источником энергии. При окислении одного грамма их освобождается 4,1 ккал энергии. Для окисления углеводов требуется значительно меньше кислорода, чем для окисления жиров. Это особенно повышает роль углеводов при мышечной деятельности. Значение углеводов как источника энергии подтверждается тем, что при уменьшении

концентрации глюкозы в крови резко снижается работоспособность. Углеводы играют большую роль в обеспечении нормальной деятельности центральной нервной системы.

Превращение углеводов в организме. Пища содержит главным образом сложные углеводы, которые расщепляются в кишечнике и всасываются в кровь преимущественно в виде глюкозы. В небольших количествах глюкоза содержится во всех тканях. Концентрация ее в крови колеблется от 0,08 до 0,12%. Поступая в печень и мышцы, глюкоза используется там для окислительных процессов, а также превращается в гликоген и откладывается в виде запасов.

При голодании запасы гликогена в печени и концентрация глюкозы в крови уменьшаются. То же самое происходит при длительной и напряженной физической работе без дополнительного приема углеводов. Уменьшение концентрации глюкозы в крови ниже 0,07% называется *гипогликемией,* а увеличение больше 0,12% — *гипергликемией.*

При гипогликемии возникает мышечная слабость, появляется чувство голода, падает температура тела. Нарушение деятельности центральной нервной системы проявляется при этом в возникновении судорог, помрачении и потере сознания. Если причины, вызывающие гипогликемию, не устраняются, то может наступить смерть.

Гипергликемия возникает после приема пищи, богатой легкоусваиваемыми углеводами, при эмоциональном возбуждении, а также при заболеваниях поджелудочной железы или при ее удалении с экспериментальной целью. Избыточное количество глюкозы выводится из крови почками. Наличие глюкозы в моче называется *гликозурией.* Она возникает при увеличении концентрации глюкозы в крови свыше 0,12—0,15%. У здорового человека это может вызываться приемом натощак 150—200 г сахара.

В печени содержится около 10% гликогена, в скелетных мышцах — не более 2%. В связи с большой массой скелетных мышц общее содержание гликогена в них достигает 150—200 г. Примерно такое же количество гликогена содержится и в печени. Таким образом, запасы гликогена в организме составляют около 350 г. При уменьшении концентрации глюкозы в крови происходит интенсивное расщепление гликогена печени и выход глюкозы в кровь. Благодаря этому поддерживается постоянный уровень глюкозы в крови и удовлетворяется потребность в ней других органов.

Схема углеводного обмена в организме представлена на рис. 34.

В организме происходит постоянный обмен глюкозой между печенью, кровью, мышцами, мозгом и другими органами. Главный потребитель глюкозы при этом — скелетные мышцы.

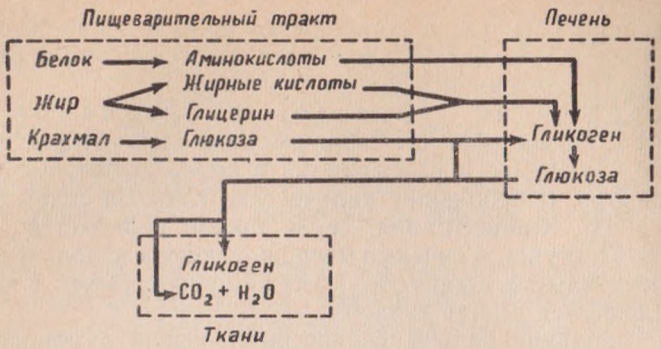


Рис. 34. Схема углеводного обмена

Расщепление углеводов в мышцах осуществляется по типу анаэробных и аэробных реакций. Одним из продуктов расщепления углеводов является *молочная кислота.* Анаэробное расщепление углеводов до *молочной кислоты* освобождает $^1/_{10}$ часть энергии, заключенной в их молекулах. Остальная часть энергии освобождается при дальнейшем аэробном расщеплении.

Значение углеводов при мышечной деятельности. Запасы углеводов особенно интенсивно используются при физической работе. Однако полностью они никогда не исчерпываются. При уменьшении запасов гликогена в печени его дальнейшее расщепление прекращается, что ведет к уменьшению концентрации глюкозы в крови до 0,05—0,06%. В некоторых случаях это уменьшение доходит до 0,04—0,038%. Мышечная деятельность в этих условиях продолжаться не может. Уменьшение содержания глюкозы в крови является, таким образом, одним из факторов, способствующих развитию утомления. Поэтому для успешного выполнения длительной и напряженной работы необходимо пополнять углеводные запасы организма. Это достигается увеличением содержания углеводов в пищевом рационе и дополнительным введением их перед началом работы и непосредственно при ее выполнении. Насыщение организма углеводами способствует сохранению постоянной концентрации глюкозы в крови и тем самым повышает работоспособность человека.

Влияние углеводов на работоспособность установлено лабораторными экспериментами и наблюдениями при спортивной деятельности. Например, в опытах, проведенных В. С. Фарфелем, было обнаружено, что натощак даже тренированные спортсмены не смогли пройти на лыжах 50 км. В этих условиях резко снизилось содержание глюкозы в крови и спортсмены были вынужде-

ны прекратить работу, пройдя лишь 35 км. При нормальном питании и дополнительном приеме углеводов на старте концентрация глюкозы в крови остается постоянной. Работоспособность спортсменов при этом сохраняется на протяжении всей дистанции.

Эффект от принимаемых до работы углеводов при прочих равных условиях зависит от их количества и времени приема. Углеводы следует принимать или непосредственно перед стартом, или не позднее чем за два часа до начала работы. Если же это делать за 30—90 мин. до старта, то начало работы совпадает с периодом усиленного депонирования углеводов. Это ведет к уменьшению глюкозы, выходящей из печени в кровь. Преобладание процессов депонирования углеводов над их расщеплением сопровождается понижением концентрации глюкозы в крови и ведет к ухудшению работоспособности организма.

Прием углеводов более чем за два часа до старта обеспечивает почти полное их всасывание и депонирование до начала работы. В этом случае никаких затруднений в расщеплении гликогена в печени не возникает. Прием углеводов непосредственно на старте также не создает каких-либо трудностей для расщепления гликогена. В этих условиях глюкоза начинает всасываться уже в процессе мышечной деятельности, при которой расщепление гликогена и выход глюкозы в кровь преобладают над депонированием. Указанные сроки дополнительного питания должны изменяться в зависимости от количества принимаемой глюкозы. Например, большие дозы сахара (200 г и более) задерживают выход углеводов в депо в течение 3 и более часов. Наоборот, малые дозы глюкозы не оказывают отрицательного эффекта и при приеме позднее чем за два часа до старта.

При приеме углеводов непосредственно во время работы концентрация глюкозы в крови увеличивается быстрее, чем это можно предположить, учитывая время, необходимое на их переваривание и всасывание. По-видимому, это происходит вследствие рефлекторного усиления расщепления углеводов в печени при действии сахара на рецепторы ротовой полости. Эта точка зрения подтверждается опытами с изолированным воздействием раздражителей сладкого вкуса на рецепторы слизистой оболочки рта или с введением небольших количеств 1,5%-ной глюкозы. В этих случаях сахар или совсем не поступает в организм, или поступает в ничтожном количестве, которое не может сколько-нибудь заметно увеличить концентрацию глюкозы в крови. Однако благодаря рефлекторным воздействиям с рецепторов ротовой полости усиливается расщепление углеводов в печени и, как следствие этого, повышается концентрация глюкозы в крови.

Регуляция углеводного обмена. Депонирование углеводов, использование углеводных запасов печени и все другие процессы углеводного обмена регулируются центральной

нервной системой. Этот факт был установлен Клодом Бернаром, который после укола иглой в дно IV желудочка («сахарный укол») наблюдал усиленный выход углеводов из печени с последующими гипергликемией и гликозурией. Эти наблюдения свидетельствуют о наличии в продолговатом мозгу центров, регулирующих углеводный обмен. Позднее было установлено, что высшие центры обмена углеводов находятся в гипоталамусе. Большое значение в регуляции углеводного обмена имеет и кора больших полушарий. Одним из примеров этого может служить условнорефлекторное увеличение концентрации глюкозы в крови у спортсменов в предстартовом состоянии.

Эфферентные нервные пути, обеспечивающие регуляцию углеводного обмена, относятся к вегетативной нервной системе. Симпатические нервы усиливают процессы расщепления и выход гликогена из печени. Парасимпатические нервы, наоборот, стимулируют депонирование гликогена. Нервные импульсы могут воздействовать либо прямо на клетки печени, либо косвенным путем, через железы внутренней секреции. Гормон мозгового слоя надпочечника — *адреналин — способствует выходу углеводов из депо.* Гормон поджелудочной железы — *инсулин — обеспечивает их депонирование.* Кроме этих гормонов в регуляции углеводного обмена участвуют гормоны коркового слоя надпочечников, щитовидной железы и передней доли гипофиза.

§ 4. Обмен липидов

К липидам относятся *нейтральные жиры* и близкие к ним по физико-химическим свойствам *фосфатиды и стерины.* Жир расщепляется в кишечнике до глицерина и жирных кислот. Эти вещества, проходя через стенку кишки, вновь превращаются в жир, который всасывается в лимфу и в небольшом количестве в кровь. Кровь транспортирует жиры в ткани, где они используются для пластического синтеза и в качестве энергетического материала.

Значение жира. Липиды входят в состав клеточных структур. Поэтому они необходимы *при новообразовании клеток.* Кроме того, жир может откладываться в виде запасов в жировой ткани. Этот жир выполняет *роль питательных резервов.* Он используется в первую очередь при голодании организма. У голодающего животного при снижении общего веса тела на 33% вес жировой ткани уменьшается на 97%.

Общее количество жира у человека составляет в среднем 10—12% веса тела, при ожирении может достигать 40—50%.

Жировые депо в организме непрерывно обновляются. В условиях нормальной жизнедеятельности выход жира из депо сочетается с его депонированием. При полном энергетическом равновесии интенсивность этих процессов в организме одинакова. Если процессы депонирования превышают использование жи-

ра, — он накапливается в организме. В противоположном случае происходит уменьшение жировых запасов.

Жиры, поступающие в ткани из кишечника и из жировых депо, путем сложных превращений окисляются, являясь, таким образом, *источником энергии*. При окислении 1 г жира освобождается 9,3 ккал энергии. В связи с тем что в молекуле жира содержится относительно мало кислорода, последнего требуется для окисления жира больше, чем для окисления углеводов. Как энергетический материал жир используется главным образом при состоянии покоя и выполнении длительной малоинтенсивной физической работы. В начале более напряженной мышечной деятельности окисляются преимущественно углеводы. Но через некоторое время, в связи с уменьшением запасов гликогена, и при работе начинают окисляться жиры и продукты их расщепления. Процесс замещения углеводов жирами может быть настолько интенсивным, что 80% всей необходимой в этих условиях энергии освобождается в результате расщепления жира.

Кроме того, что жир используется как пластический и энергетический материал, он выполняет в организме и некоторые другие функции. Например, жировая ткань, покрывая различные органы, предохраняет их от механического воздействия. Скопление жира в брюшной полости обеспечивает фиксацию внутренних органов. Подкожная жировая клетчатка, являясь плохим проводником тепла, защищает тело от излишних теплопотерь. Жир входит в состав секрета сальных желез, который предохраняет кожу от высыхания и излишнего смачивания при соприкосновении с водой. Несмотря на то, что в организме жир может синтезироваться из углеводов, он является необходимым компонентом пищи. Это объясняется тем, что только пищевой жир содержит некоторые жизненно важные витамины.

Обмен жира и липоидов в организме очень сложен. Большую роль в этих процессах играет печень. Здесь осуществляется синтез жирных кислот из углеводов и белков. Здесь же образуются продукты расщепления жира — кетоновые тела, используемые в качестве энергетического материала. Образование кетоновых тел в печени идет особенно интенсивно при уменьшении в ней запасов гликогена.

Обмен липидов тесно связан с обменом белков и углеводов. Поступающие в организм в избытке углеводы и белки превращаются в жир. Наоборот, при голодании жировые запасы служат источником углеводов. Связь жирового обмена с обменом углеводов схематически представлена на рис. 35.

Регуляция жирового обмена. Обмен липидов в организме регулируется центральной нервной системой. При повреждении некоторых ядер гипоталамуса жировой обмен нарушается. При этом происходит или ожирение организма, или его исхудание.

Нервная регуляция жирового обмена осуществляется или путем прямых воздействий на ткани (трофическая иннервация), или через железы внутренней секреции. В регуляции жирового обмена участвуют гормоны *гипофиза, щитовидной, поджелудочной и половых желез.* При недостаточной функции гипофиза, щитовидной и половых желез происходит ожирение. Гормон поджелудочной железы — инсулин, наоборот, усиливает образование жира из углеводов.

При нормальной деятельности желез внутренней секреции накопление жира в организме происходит главным образом по-

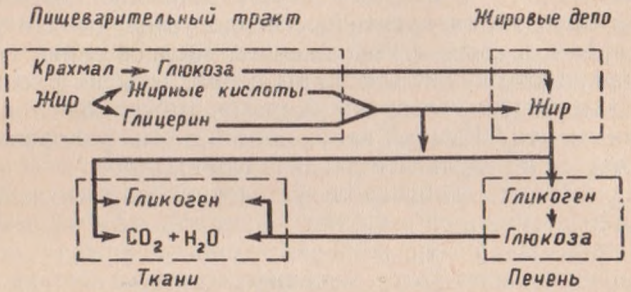


Рис. 35. Схема жирового обмена

тому, что потребление пищи превышает потребность в ней. По этой причине, например, возрастает вес тела у спортсменов, не изменяющих пищевой режим после прекращения систематической тренировки. Привычное питание в этих условиях становится избыточным и ведет к увеличению жировых запасов в организме.

§ 5. Обмен воды и солей

Наряду с питательными веществами пища должна содержать воду. Вода вводится в организм как в составе плотной пищи, так и в виде различных жидкостей.

Тело взрослого человека содержит около 50—60% воды, которая распределяется между отдельными тканями организма неравномерно. Вода составляет 92% крови, 70% общего веса скелетных мышц, 84% серого вещества мозга, 22% костной ткани.

Входя в состав тканей, вода является одним из *структурных компонентов тела.* Она служит растворителем многих химических веществ в организме и принимает активное участие в процессах обмена. Если прекращается ее поступление в организм, то он погибает. Полное голодание, но при условии приема воды переносится человеком 40—45 дней. Потеря веса тела при этом может достигать 40%. При лишении же воды потеря 10% веса уже ведет к тяжелым поражениям, а потеря 20—22% — к смерти.

Поступление воды в организм вызывает незначительное и кратковременное повышение ее содержания в крови. Вода быстро переходит в ткани и частично депонируется в печени. Избыток ее выводится из организма почками.

Вода в организме находится в виде *солевых растворов*. Это обусловливает теснейшую связь водного обмена с обменом минеральных веществ, находящихся в организме в виде солей и их ионов.

Минеральные вещества входят в состав всех живых тканей. Нормальное функционирование тканей обеспечивается не только наличием в них тех или иных солей, но и строго определенными их количественными соотношениями. Неорганические вещества поддерживают необходимое осмотическое давление в клетках и биологических жидкостях и наряду с белками обеспечивают постоянство pH тканей.

При полном отсутствии минеральных солей в пище резко падает вес животных и они погибают. При избыточном поступлении минеральных солей в организм они могут откладываться в виде запасов. Натрий и хлор депонируются в подкожной клетчатке, калий — в скелетных мышцах, кальций и фосфор — в костях.

Натрий и калий находятся в организме преимущественно в виде хорошо растворимых в воде хлористых, двууглекислых и фосфорнокислых солей. Часть из них связана с органическими кислотами и белками. Калий содержится главным образом в клетках, натрий — в межклеточной жидкости. Для нормальной жизнедеятельности организма требуются строго определенные количественные соотношения ионов натрия и калия. Должное соотношение этих ионов обеспечивает нормальную возбудимость нервной и мышечной тканей. Ионы натрия и калия имеют важное значение для возникновения электрических потенциалов при возбуждении клеток. Хлористый натрий играет большую роль в поддержании постоянства осмотического давления. Его изменение в биологических жидкостях в основном связано с изменением в них концентрации хлористого натрия. При понижении содержания калия в миокарде нарушается сократительная функция сердца. При избытке калия деятельность сердца также нарушается и, в конце концов, происходит его остановка в диастоле.

Кальций в виде фосфорных солей входит в состав костей. Его ионы обеспечивают нормальную деятельность мозга и скелетных мышц. Избыток кальция повышает частоту и силу сердечных сокращений и вызывает остановку сердца в систоле. Наличие кальция необходимо для свертывания крови.

Соли фосфорной кислоты входят в состав всех клеток и межтканевых жидкостей. Они играют большую роль в обмене углеводов, белков, жиров и витаминов. Расщепление сложных углеводов в организме происходит путем их фосфорилирования. Фосфор входит в состав макроэргов — аденозинтрифосфорной и

креатинфосфорной кислот. Фосфорные кислоты являются компонентом ферментативных систем, катализирующих окислительные процессы и анаэробное расщепление углеводов. Большое значение имеют фосфорные кислоты в процессах всасывания. Соли фосфорных кислот — одна из буферных систем, поддерживающих постоянство кислотно-щелочного равновесия крови и других тканей.

Хлор находится в организме главным образом в соединении с натрием и входит в состав соляной кислоты желудочного сока. Хлор необходим для нормальной жизнедеятельности нервных клеток.

Железо является составной частью гемоглобина, миоглобина и некоторых ферментов. Обеспечивая транспорт кислорода, железо принимает участие в окислительных процессах.

Бром в небольших количествах содержится в крови и в других тканях. Усиливая торможение в коре больших полушарий, он способствует нормальным соотношениям между возбудительным и тормозным процессами.

Йод — обязательный компонент гормона щитовидной железы. Недостаток йода в организме вызывает нарушение многих функций.

Сера входит в состав многих белков. Она содержится в некоторых ферментах, гормонах, витаминах и других соединениях, играющих важную роль в обмене веществ организма. Кроме того, серная кислота используется в печени для нейтрализации продуктов белкового обмена, образующихся в толстых кишках и всасывающихся в кровь.

Для нормальной жизнедеятельности организма кроме перечисленных неорганических веществ имеют значение *магний, медь, цинк и др.* Некоторые из них (алюминий, кобальт, марганец и др.) входят в состав тканей в столь незначительных количествах, что их называют *микроэлементами.*

Регуляция водно-солевого обмена обеспечивается нервными центрами, расположенными в гипоталамусе. Большую роль в этом процессе играют также гормоны. Например, гормон задней доли гипофиза — *вазопрессин* — уменьшает выделение воды из организма. Гормон коры надпочечника задерживает в организме натрий, что ведет к увеличению объема тканевой жидкости.

§ 6. Витамины

В 80-х годах прошлого столетия Н. И. Лунин, изучая значение различных питательных веществ, обнаружил, что животные не могут нормально существовать, питаясь искусственно полученными из молока белками, углеводами, жирами и солями. Он предположил, что в пище должны содержаться еще какие-то вещества, необходимые для жизнедеятельности животных. Позд-

ван К. Функ выделил некоторые из этих веществ в чистом виде и назвал их *витаминами*. Витамины представляют собой органические соединения, обладающие большой биологической активностью. Находясь в ничтожно малых концентрациях, они оказывают воздействие на обмен веществ в организме: одни входят в состав ферментов, обеспечивающих протекание различных биологических реакций, другие имеют тесные связи с деятельностью желез внутренней секреции. Витамины обеспечивают высокую работоспособность организма и сопротивляемость различным заболеваниям.

Отсутствие отдельных витаминов в пище вызывает нарушения функций организма, называемые *авитаминозами*. Недостаточное содержание витамина в пище сопровождается менее резкими нарушениями функций, называемыми *гиповитаминозами*. Потребность организма в витаминах увеличивается при повышении барометрического давления и температуры окружающей среды, при мышечной деятельности и некоторых заболеваниях. У молодых, растущих организмов потребность в витаминах больше.

В настоящее время известно около 30 витаминов.

Витамины группы А. Эти витамины необходимы для *роста и размножения клеток* и обеспечивают нормальное состояние *эпителиальных покровов* тела. При отсутствии или недостатке витаминов А кожа и слизистые становятся сухими, на коже появляются трещины, резко снижается сопротивляемость к инфекциям. Большое значение имеют эти витамины для зрения. При их отсутствии роговица глаза делается сухой, на ней возникают язвы, что может привести к нарушению ее прозрачности и к слепоте. Витамины А нужны для восстановления *зрительного пурпура в сетчатке глаза*. При их недостатке нарушается зрение в сумеречных условиях (куриная слепота). Витамин А необходим для нормальной деятельности полового аппарата. При отсутствии этого витамина прекращается выработка семени у мужских особей и задерживается половое развитие у женских.

Витамин А поступает в организм с животной пищей. Он содержится в рыбьем жире, сливочном масле, желтках яиц, печени. В некоторых овощах и фруктах (морковь, красный перец, шпинат, абрикосы и др.) находится пигмент *каротин*, который в организме превращается в витамины группы А.

Принятые с пищей витамины А и каротины всасываются из кишечника в кровь. Пищевой жир, желчные кислоты и сок поджелудочной железы усиливают их всасывание. Поэтому при заболеваниях поджелудочной железы и печени всасывание витаминов А нарушается, причем даже при достаточном содержании этих витаминов в пище возникают явления гиповитаминоза. Витамины А откладываются в организме в виде запасов (преимущественно в печени).

Витамины группы В. К этой группе относятся витамины B_1 (тиамин), B_2 (рибофлавин), B_6, B_{12}, B_{15}, РР (никотиновая кислота), пантотеновая кислота и др.

Витамин B_1 (тиамин) входит в состав фермента, катализирующего расщепление пировиноградной кислоты — промежуточного продукта углеводного обмена. При недостатке или отсутствии тиамина пировиноградная кислота накапливается в тканях, что вызывает нарушение процесса расщепления углеводов. Прекращение гликолиза на стадии пировиноградной кислоты уменьшает количество освобождаемой энергии, необходимой для восстановления аденозинтрифосфорной кислоты. Поскольку пировиноградная кислота является промежуточным продуктом не только углеводного, но и белкового и жирового обмена, уменьшение количества тиамина в пище вызывает нарушение всего обмена веществ. Наиболее чувствительна к недостатку тиамина *нервная ткань,* обменные процессы в которой изменяются при этом особенно резко. В нервной ткани этот витамин не только участвует в расщеплении пировиноградной кислоты, но и тормозит деятельность ферментов, расщепляющих ацетилхолин. Последний необходим для нормальной деятельности центральной нервной системы. Недостаток тиамина в пище ведет к нарушению функций мозга, в том числе нарушению условнорефлекторной деятельности.

При длительном отсутствии в пище тиамина у человека и животных развивается тяжелое заболевание бери-бери. Оно выражается в глубоких нарушениях обмена веществ и в связи с этим в изменениях многих функций организма. В нервных стволах при этом возникают патологические изменения, приводящие к потере чувствительности, параличам и атрофии мышц. Кроме поражений нервной системы при бери-бери нарушаются сердечная деятельность и функции желудочно-кишечного тракта.

В организме человека тиамин не синтезируется и не откладывается в виде запаса. Он поступает в организм главным образом с растительной пищей. Особенно богаты им дрожжи и отруби.

Витамин B_2 (рибофлавин) находится во всех клетках организма и катализирует протекающие там окислительно-восстановительные реакции. Если в пище достаточно белков, то рибофлавин стимулирует *рост организма.* Способствуя дезаминированию некоторых аминокислот, этот витамин *участвует в белковом обмене.*

Повышая всасывание моносахаридов в кишечнике, он имеет значение и для *обмена углеводов.* Нарушение обмена веществ при недостатке рибофлавина влечет за собой изменение многих функций организма. Особенно тяжелые изменения происходят в *зрительном аппарате.* Возникающие там воспалительные явления вызывают помутнение роговицы и хрусталика. У людей поражаются слизистые оболочки губ и прилегающие к ним участки кожи.

Нарушение функций кожи сопровождается выпадением волос у человека и шерсти у животных. При этом авитаминозе возникают общая слабость, понижение температуры тела и нарушение функций желудочно-кишечного тракта.

Рибофлавин широко распространен в природе. Особенно много содержится его в печени и почках млекопитающих, в дрожжах и других животных и растительных продуктах. Рибофлавин не синтезируется в организме и не откладывается в нем в виде запасов.

Витамин B_{12} участвует в обмене веществ, в частности *в обмене нуклеиновых кислот,* и имеет значение для кроветворения. При его недостатке нарушается образование эритроцитов и возникает малокровие. Витамин B_{12} обеспечивает *нормальные функции нервной системы.* В организм он поступает с пищей. Особенно богаты этим витамином печень и почки.

Витамин B_{15} (пангамовая кислота) стимулирует окислительные процессы в клетках.

Витамин РР (никотиновая кислота) входит в состав ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные процессы в тканях. При недостатке и отсутствии в пище никотиновой кислоты возникает заболевание пеллагра, характеризующееся *поражением кожных покровов* и нарушением *нервных и пищеварительных функций.* В тяжелых случаях пеллагры наблюдаются психические расстройства. Микроорганизмы, находящиеся в кишечнике животных и человека, могут синтезировать никотиновую кислоту. Однако это не удовлетворяет полностью потребность в никотиновой кислоте, и она должна входить в состав принимаемой пищи. Никотиновая кислота широко распространена в природе. Особенно много ее в дрожжах и отрубях риса и пшеницы.

Пантотеновая кислота способствует протеканию многих химических реакций в организме. При ее недостатке происходит *задержка роста, уменьшение веса тела, нарушение функций надпочечников* и *кожных покровов, возникает малокровие.* Пантотеновая кислота широко распространена в природе. При нормальном питании потребность в ней полностью удовлетворяется.

Витамин С (аскорбиновая кислота). Аскорбиновая кислота относится к витаминам, растворяющимся в воде. Она входит в состав ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции. Витамин С играет большую роль в *обмене углеводов* и *белков.* Недостаток его ведет к уменьшению запасов гликогена в печени.

При отсутствии или недостатке в пище витамина С возникает заболевание цинга, характеризующееся общей слабостью, утомляемостью, кровоточивостью и разрыхлением десен, расшатыванием и выпадением зубов, увеличением пористости и хрупкости костей, кровоизлияниями в мышцах, коже и суставах. Повышенная кровоточивость при цинге обусловлена отсутствием

витамина *Р (фактор проницаемости)*, который находится в тех же пищевых продуктах, что и витамин С. Длительное отсутствие витамина С в пище приводит к смерти либо от истощения, либо от инфекционных заболеваний, сопротивляемость организма к которым при цинге резко понижена.

В настоящее время значительно чаще, чем цинга, встречается гиповитаминоз С. Это состояние возникает, когда потребность в этом витамине возрастает, а содержание его в пище остается неизменным. Потребность организма в витамине С увеличивается при *напряженной мышечной деятельности*, при высокой температуре окружающей среды и высоком барометрическом давлении. Гиповитаминоз С характеризуется повышенной утомляемостью, кровоточивостью десен, понижением устойчивости организма к инфекционным заболеваниям.

Организм человека не может синтезировать аскорбиновую кислоту и получает ее главным образом с растительной пищей. Особенно богаты аскорбиновой кислотой ягоды шиповника, черная смородина и другие ягоды, фрукты и овощи.

Аскорбиновая кислота всасывается в кровь в тонком кишечнике. В плазме ее содержится около 0,0015%. В организме наиболее богаты аскорбиновой кислотой гипофиз и надпочечники. Они представляют собой депо этого витамина. Избыток аскорбиновой кислоты, поступающей в организм, выводится почками вместе с мочой.

Витамины группы D. Эти витамины стимулируют рост организма и обеспечивают нормальное протекание *обмена кальция, фосфора, железа и магния*. Кроме того, витамины D участвуют в *углеводном обмене*. Они способствуют увеличению запасов гликогена в печени и скелетных мышцах. При длительном отсутствии или недостатке витамина D у детей развивается заболевание рахит. Его характерным признаком является нарушение обмена фосфора и кальция в организме, что сопровождается изменениями в функциональном и морфологическом состоянии многих органов. Прежде всего при рахите поражается костная ткань. Это проявляется в виде деформации плоских и трубчатых костей (изменение формы черепа и грудной клетки, искривление голеней).

Витамин D содержится в яйцах, молоке, масле, в печени тресковых рыб. Под влиянием солнечного света, имеющего в своем спектре ультрафиолетовые лучи, в коже человека происходит синтез витамина D.

Кроме описанных здесь витаминов большое значение для жизнедеятельности человека и животных имеют *фолиевая кислота, биотин, холин, витамин Е* (фактор размножения) и *витамин К*. Все они широко распространены в природе, и поэтому при нормальном питании потребность организма в них полностью удовлетворяется.

§ 7. Обмен энергии

Обмен энергии заключается в том, что в процессе жизнедеятельности организма его внутренний энергетический запас все время уменьшается. Энергия непрерывно расходуется на осуществление различных физиологических функций, на внешнюю работу, на потери тепла. Поэтому продолжение жизни возможно лишь при постоянном пополнении запасов энергии, что и происходит благодаря приему пищи.

Превращение энергии в организме осуществляется хемодинамическим путем. Это означает, что энергия освобождается в результате биохимических реакций и затем превращается в механическую, электрическую, тепловую и другие формы. При механической работе часть энергии превращается в кинетическую или потенциальную энергию перемещаемых тел, часть теряется в виде тепла.

Соотношение между количеством энергии, поступающей в организм с пищей, и величиной энергетических трат называется *энергетическим балансом.* При избыточном поступлении питательных веществ в организме происходит накопление энергетических запасов; в условиях недостаточного питания эти запасы расходуются.

Методы определения расхода энергии. Расход энергии в организме можно определять разными способами. Из них наиболее распространены *прямая и непрямая калориметрия.*

Прямая калориметрия. Энергия, затрачиваемая организмом на механическую работу, а также и все другие виды энергии в конечном счете переходят в тепло. Поэтому общий расход энергии в организме наиболее точно может быть определен по количеству *освобождаемого тепла.* При этом не учитывается лишь тепло, затрачиваемое на эндотермические реакции. Но этого и не требуется, так как энергия, идущая на эндотермические реакции, не теряется, а сохраняется в организме в виде потенциальной энергии сложных химических соединений.

Таким образом, прямой калориметрией называется способ определения энергетических затрат непосредственно по количеству выделяемого тепла.

Прибор, позволяющий определять количество выделяемого тепла, называется калориметром. Первый калориметр для определения энергетических трат у человека был построен в лаборатории В. В. Пашутина (1893). Здесь же впервые были получены точные данные по обмену энергии у человека.

Калориметр (рис. 36) представляет собою относительно большую, герметически закрытую камеру с двойными стенками, между которыми находится воздух, обеспечивающий теплонепроницаемость. В камере расположены трубки, по которым циркулирует вода. Тепло, выделяемое человеком или животным,

находящимся в калориметре, нагревает эту воду. Зная количество воды, протекающей через камеру, и ее температуру при поступлении (на рис. 36 — T_1) и при выходе (T_2), можно узнать количество тепла, освобождаемого организмом.

Прямая калориметрия — наиболее точный метод исследования энергетического расхода. Но он требует относительно длительных наблюдений и не дает возможности определить расход энергии при многих формах профессиональной и спортивной деятельности человека.

Прямая калориметрия позволила сопоставить величину энергии, освобождаемой организмом в виде тепла, с количеством поглощаемого кислорода и выделяемой углекислоты. Эти сопоставления легли в основу разработки широко распространенного и

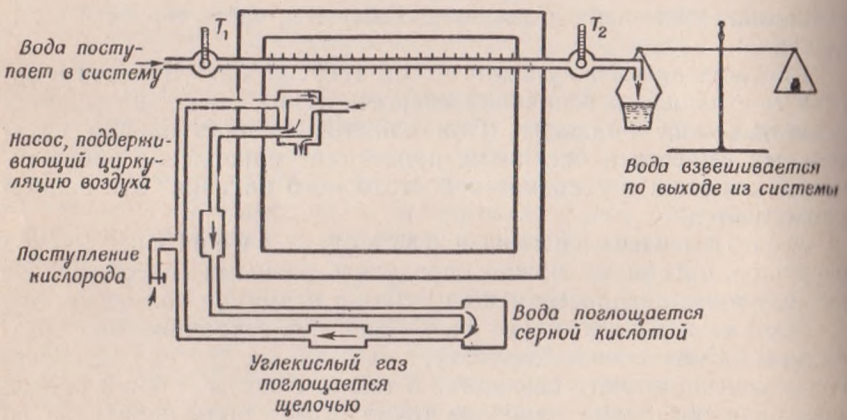


Рис. 36. Схема устройства калориметра для изучения обмена энергии у человека

настоящее время метода определения энергетических трат путем исследования газообмена — непрямой калориметрии.

Непрямая калориметрия. Принцип этого метода разработан И. М. Сеченовым, М. Н. Шатерниковым, Д. С. Холденом, Д. Г. Дугласом и др. Установлено, что между теплом, освобождаемым организмом, потребляемым кислородом и образуемой углекислотой существуют строго определенные количественные соотношения. Чем больше организм расходует энергии, тем интенсивнее протекают окислительные процессы в его тканях и тем относительно больше поглощается кислорода и образуется углекислоты. В связи с этим о величине энергетического расхода можно судить не только по количеству освобождаемого тепла, как это делают при прямой калориметрии, но и по количеству поглощаемого кислорода и образующейся углекислоты.

Один литр кислорода окисляет в организме определенные количества тех или иных веществ. При этом в зависимости от окисляемого вещества выделяется большее или меньшее количество энергии. Например, при окислении 1 г углеводов требуется 0,8 л кислорода и освобождается 4,1 ккал тепла. Следовательно, 1 л кислорода может полностью окислить 1,25 г углеводов, при этом освободится 5,05 ккал энергии. При окислении жира эти соотношения будут иными в связи с малым содержанием кислорода в его молекуле. Один литр кислорода может окислить всего 0,5 г жира, при этом освободится 4,7 ккал тепла. Количество энергии, освобожденное при использовании 1 л кислорода, называется его *калорическим эквивалентом.* При окислении углеводов калорический эквивалент равен 5,05 ккал, при окислении жира — 4,7 ккал, белков — 4,85 ккал. В организме обычно окисляется смесь питательных веществ. Поэтому калорический эквивалент кислорода колеблется от 4,7 до 5,05 ккал. С увеличением в окисляемой смеси содержания углеводов калорический эквивалент кислорода *повышается,* а с увеличением количества жира *снижается.* О величине калорического эквивалента кислорода узнают по величине дыхательного коэффициента.

Дыхательным коэффициентом называется соотношение объемов выделяемой углекислоты и поглощаемого кислорода. Величина дыхательного коэффициента зависит от состава окисляемых веществ. При окислении углеводов объем поглощаемого кислорода равен объему выделяемой углекислоты ($C_6H_{12}O_6+6O_2=6CO_2+6H_2O$); дыхательный коэффициент при этом равен единице $\left(\frac{6CO_2}{6O_2}=1\right)$.

При окислении жира, в молекуле которого очень мало кислорода, поглощаемый кислород идет не только на образование углекислого газа, но и на окисление водорода. Поэтому дыхательный коэффициент при окислении жира очень низок (0,7).

При окислении смеси питательных веществ дыхательный коэффициент колеблется от 0,7 до 1. Чем больше в этой смеси содержится углеводов, тем он выше. Путем исследования газообмена нельзя определить количество окисляемых белков. Но это и не имеет существенного значения, так как белки окисляются в организме с освобождением такого же количества энергии, как и углеводы.

Установив по дыхательному коэффициенту состав окисляемых веществ и количество поглощаемого при этом кислорода, можно вычислить расход энергии в ккал. Зная величину дыхательного коэффициента, калорический эквивалент определяют по специальной таблице (табл. 9).

При определении энергетического расхода путем непрямой калориметрии необходимо узнать количество поглощаемого кислорода и выделенной углекислоты. Для этого измеряется объем

Таблица 9

Калорический эквивалент кислорода при различной величине дыхательного коэффициента

Дыхательный коэффициент	Из общего количества энергии освободилось за счет окисления		Калорический эквивалент	Дыхательный коэффициент	Из общего количества энергии освободилось за счет окисления		Калорический эквивалент
	жиров (%)	углеводов (%)			жиров (%)	углеводов (%)	
0,71	100	0	4,69	0,90	34	66	4,92
0,75	85	15	4,74	0,95	17	83	4,98
0,80	68	32	4,80	1,00	0	100	5,05

легочной вентиляции и устанавливается состав выдыхаемого воздуха. Выдыхаемый воздух собирается при помощи специальной газовой маски в прорезиненный мешок. Объем его определяется при помощи газовых часов, а химический анализ производится в специальном приборе. Узнав величину легочной вентиляции и состав выдыхаемого воздуха, вычисляют объемы поглощенного кислорода и выделенной углекислоты. Затем определяют дыхательный коэффициент, находят в таблице калорический эквивалент кислорода и вычисляют расход энергии в килокалориях. Поясним это на примере. Предположим, что при выполнении интенсивной мышечной деятельности легочная вентиляция была равна 80 л в 1 мин. В выдыхаемом воздухе при этом было обнаружено 16% кислорода и 5,01% углекислоты. В атмосферном воздухе обычно содержится 20,9% кислорода и 0,03% углекислоты. Следовательно, в данном случае организм потреблял 4,9% кислорода (20,9—16=4,9) и выделял 4,8% углекислоты (5,01—0,03=4,8). При переводе в миллилитры эти величины соответственно составляют 3920 и 3840. Дыхательный коэффициент при этом (3840 : 3920) оказывается равным 0,97, а калорический эквивалент кислорода — 5,01. Определив эти величины, узнаем, что за 1 мин. работы расходовалось 19,6 ккал. Зная продолжительность выполняемой работы, можно вычислить суммарный расход энергии, необходимой для ее осуществления.

Непрямая калориметрия широко применяется при исследованиях по физиологии труда и спорта. Она позволяет определять расход энергии при мышечной деятельности в самых разнообразных условиях. С помощью этого метода установлены энергетические затраты при беге на лыжах, плавании, восхождениях на горы и при других видах физических упражнений. Однако этот метод не лишен и недостатков. Необходимость использования газовых масок и мешков для забора выдыхаемого воздуха несколько затрудняет дыхание и делает метод газообмена практически не-

приемлемым для определения расхода энергии у спортсменов в условиях соревнований.

В настоящее время принципиально решен вопрос о возможности исследования газообмена с помощью электрофизических методов. Дальнейшее совершенствование этих приборов и внедрение их в практику позволит более широко и точно исследовать энергетические расходы при спортивной деятельности.

Для приблизительного подсчета энергетических трат нередко пользуются так называемым методом «пищевых рационов». Он не требует какой-либо аппаратуры и сводится к учету всей принимаемой пищи и вычислению ее калорийности. Однако этот метод не является точным. Поступление энергии в организм и расход ее далеко не всегда сбалансированы. В одних случаях расход энергии превышает ее поступление. В других, наоборот, в организм поступают питательные вещества в избыточном количестве, что ведет к накоплению запасов. Метод «пищевых рационов» требует обязательного контроля за весом тела. Постоянный вес свидетельствует о наличии баланса между поступлением энергии в организм и ее использованием. В этих условиях количество поступившей пищи может являться показателем величины энергетических трат. Неудобство этого метода связано еще с тем, что он не дает возможности определить величину расхода энергии за короткие отрезки времени.

Основной обмен. Расход энергии в состоянии полного мышечного покоя, натощак, при температуре окружающей среды, равной 20—22°, называется *основным обменом*. В этих условиях расход энергии взрослого человека составляет в среднем 1 ккал за 1 час на 1 кг веса (следовательно, при весе тела, равном 70 кг, основной обмен равен в среднем 1680 ккал за одни сутки).

У различных животных уровень основного обмена различен. У мелких животных величина основного обмена, приходящаяся на единицу веса, больше. При расчете же на единицу поверхности тела основной обмен у всех животных почти одинаков (табл. 10).

Таблица 10

Основной обмен на 1 кг веса и 1 м² поверхности тела у человека и различных животных

Объект	Энергия, выделенная за 24 часа (ккал)		
	абсолютная величина	на 1 кг веса тела	на 1 м² поверхности тела
Человек	1464	32,1	1042
Лошадь	4983	11,3	948
Собака	772	51,5	1039
Мышь	3,8	212,0	1188

Зависимость основного обмена от величины поверхности тела была установлена в середине XIX в. Рише и Рубнером. По их мнению, величина основного обмена в организме обусловлена интенсивностью теплоотдачи, которая, в свою очередь, зависит от величины поверхности тела. В связи с этим чем больше поверхность тела, тем значительнее основной обмен. В действительности основной обмен зависит не только от величины поверхности тела, но и от многих других факторов (двигательная активность организма, особенности его питания и др.). Так, например, при одной и той же поверхности тела обмен веществ у диких животных интенсивнее, чем у домашних. Если животное помещено в маленькую клетку, ограничивающую его двигательную деятельность, основной обмен снижается, и, наоборот, если животное находится в просторном помещении, интенсивность обменных процессов в состоянии покоя возрастает.

Величина основного обмена зависит также от возраста и пола. У мужчин обменные процессы протекают интенсивнее, чем у женщин. У детей основной обмен при расчете на единицу поверхности тела выше, чем у взрослых (табл. 11). Опыты показали, что относительно высокий основной обмен у молодых организмов зависит от многих факторов, один из которых — их большая подвижность.

Таблица 11

Основной обмен на 1 м² поверхности тела в 1 час

Возраст	Основной обмен (ккал)		Возраст	Основной обмен (ккал)	
	мужчины	женщины		мужчины	женщины
5 лет	53,0	51,6	20—29 лет	39,5	37,0
10 »	49,5	45,8	30—39 »	39,5	36,5
14—15 »	46,0	43,0	40—49 »	38,5	36,0
16—17 »	43,0	40,0	50—59 »	37,5	35,0
18—19 »	41,0	38,0	60—69 »	36,5	34,0
			70—79 »	35,5	33,0

Основной обмен поддерживается на одном уровне только при постоянных условиях жизнедеятельности. При изменении этих условий изменяется и величина основного обмена. Все факторы внешней и внутренней среды организма, воздействуя на его нервную систему, рефлекторно изменяют основной обмен.

Значение нервной системы в регуляции основного обмена доказано опытами с отравлением животных ядом кураре, который парализует окончания двигательных нервов в мышцах. В этих условиях обменные процессы в мышцах снижаются, что ведет к уменьшению основного обмена.

Для регуляции основного обмена имеют существенное значение *условнорефлекторные факторы*. Например, у спортсменов основной обмен оказывается несколько повышенным в дни тренировочных занятий и, особенно, соревнований.

Вообще же спортивная тренировка, экономизируя химические процессы в организме, ведет к *снижению основного обмена*. Более ярко это проявляется у лиц, тренирующихся к длительной, умеренной по интенсивности работе. Однако в ряде случаев основной обмен оказывается у спортсменов повышенным и в дни отдыха. Это объясняется длительным (в течение нескольких суток) повышением интенсивности обменных процессов в связи с выполненной напряженной работой.

На основной обмен влияют многие гормоны. Например, тироксин резко повышает основной обмен; при гипофункции щитовидной железы он снижается. Наряду с другими факторами на величину обмена веществ и энергии воздействуют характер питания, состав и количество принимаемой пищи.

Специфически-динамическое действие пищи. Пищеварительные процессы повышают обмен веществ и энергии. Это называется *специфически-динамическим действием пищи*. Оно продолжается в течение 5—6 час. после приема пищи. Степень увеличения обменных процессов зависит от того, какие вещества перевариваются и всасываются. Наиболее сильным специфически-динамическим действием обладают белки и аминокислоты. Поступление с пищей белков повышает обмен энергии на 10%, углеводов — на 6, жиров — на 3. При обычном смешанном питании прием пищи увеличивает основной обмен на 150—200 ккал. Повышение основного обмена в связи с приемом пищи обусловлено усилением химических процессов в тканях при ассимиляции составных частей пищи.

Расход энергии при различных формах деятельности. Суточный расход энергии человека включает величину основного обмена и энергию, необходимую для выполнения профессионального труда, спортивной и других форм мышечной деятельности. Умственный труд требует небольших энергетических затрат. При физической же работе расход энергии может достигать очень больших величин. Например, при ходьбе энергии расходуется на 80—100% больше по сравнению с покоем, при беге — на 400% и более.

По характеру выполняемой производственной деятельности и величине энергетических затрат *взрослое население может быть разделено на 4 группы*. К первой группе относят лиц, профессии которых не связаны с физическим трудом. Суточный расход энергии у них составляет 2000—3000 ккал. У занимающихся полностью механизированным трудом расход энергии повышен до 3000 ккал. При немеханизированном труде суточный расход энергии может достигать 4000 ккал. Очень тяжелый немеханизирован-

ный труд вызывает расход энергии, равный 4500—5000 ккал. В отдельных случаях при выполнении длительной и тяжелой работы суточный расход энергии может повышаться до 7000—8000 ккал. С механизацией промышленности и сельского хозяйства резко снизились энергетические траты у рабочих (например, при косьбе вручную суточный расход энергии достигает в среднем 7200 ккал, при косьбе машиной — 3600 ккал). Спортивная деятельность сопровождается значительным увеличением суточного расхода энергии (до 4500—5000 ккал). В дни тренировок с повышенными нагрузками и соревнований в некоторых видах спорта (лыжные гонки, бег на длинные дистанции и др.) эти величины могут быть еще больше.

При прочих равных условиях расход энергии тем больше, чем относительно длиннее и интенсивнее выполняемая работа.

Мышечная работа *необходима для нормальной жизнедеятельности организма.* Количество энергии, затрачиваемое непосредственно на физическую работу, должно составлять не менее *1200—1300 ккал в сутки.* В связи с этим для лиц, не занимающихся физическим трудом и расходующих на мышечную деятельность меньшее количество энергии, физические упражнения особенно необходимы.

Увеличение обмена веществ происходит не только при выполнении физический работы, но и перед ней — *под влиянием условных раздражителей.* Любой из них после нескольких сочетаний с безусловнорефлекторными изменениями обмена веществ может стать сигналом, вызывающим такие же сдвиги обмена. Например, производственный шум вызывает увеличение расхода энергии у рабочих, даже находящихся в состоянии покоя. Расход энергии еще больше возрастает в помещении цеха при виде работы своей бригады. У спортсменов расход энергии повышается еще до начала мышечной деятельности — в *предстартовом периоде.* Дорабочее условнорефлекторное повышение обмена веществ играет важную роль в подготовке организма к предстоящей деятельности.

На уровень расхода энергии влияют также *эмоции, возникающие во время работы.* Они могут усиливать или, наоборот, снижать обмен веществ и энергии в организме.

Энергетические траты зависят не только от величины выполняемой работы, но и от *условий внешней среды,* в которой производится работа. На уровень энергетических процессов влияют метеорологические факторы: температура и влажность воздуха, барометрическое давление, сила ветра и т. п. Например, при беге на лыжах при оттепели средняя скорость продвижения уменьшается, а расход энергии возрастает по сравнению с соответствующими величинами при низкой температуре окружающего воздуха, когда условия скольжения более благоприятны. Плохое скольжение при беге на лыжах, плохой лед при беге на коньках, мягкий грунт до-

рожки при легкоатлетическом беге снижают интенсивность выполняемой работы и одновременно увеличивают расход энергии.

Ритм рабочих движений влияет на расход энергии. Однако ритм работы, вызывающий минимальный расход энергии, не всегда бывает наиболее выгодным. Вообще об утомительности работы *нельзя судить по величине энергетических трат.* Например, весьма утомительная статическая работа требует для своего выполнения меньше энергии, чем кажущаяся более легкой динамическая работа.

После окончания мышечной деятельности расход энергии некоторое время остается еще повышенным по сравнению с уровнем покоя. Это обусловливается химическими процессами в мышце, главным образом связанными с окислением молочной кислоты и ликвидацией кислородного долга.

При выполнении человеком механической работы коэффициент полезного действия может достигать 20—25%. Вся остальная освобождаемая энергия превращается в тепло. *Коэффициент полезного действия* при физической работе зависит от структуры движений, их темпа, от количества вовлекаемых в работу мышц, от тренированности выполняющего работу.

§ 8. Физиологические основы питания

Поступающие в организм пищевые белки, жиры и углеводы обеспечивают пополнение энергетических запасов, восстановление и построение новых тканей. Кроме этих веществ в состав пищи должны входить витамины, вода и неорганические соли.

Суточный пищевой рацион человека, не занимающегося физическим трудом или выполняющего легкую работу, должен содержать около 110 г белка, 450 г углеводов и около 60 г жира. При этом углеводы обеспечивают свыше 50% суточной потребности в энергии, жиры — около 30%, а белки — лишь 15—17%.

В питании тренирующегося спортсмена количество белков должно быть увеличено до 160—200 г, жиров — до 130—160 г, углеводов — до 600—800 г.

При физической работе избыточно расходуемая энергия восстанавливается главным образом *за счет увеличения в пище углеводов и жиров.* При суточном расходе энергии, равном 3000 ккал, энергия, освобождаемая при расщеплении углеводов и жиров, составляет 2600 ккал. С увеличением энергетических трат до 4500 ккал на долю углеводов и жиров приходится 3750 ккал. Энергия, освобождаемая в результате расщепления белков, увеличивается при этом с 400 до 700 ккал.

Количество белков, углеводов и жиров может колебаться в суточном рационе в значительных пределах. Однако при любых условиях количество белков *не должно быть меньше 1,5 г на 1 кг веса тела,* что примерно соответствует потребности организма в

щества необходимы в значительно меньших количествах. Смешанное питание обычно полностью обеспечивает организм минеральными солями. Содержание солей в пище, особенно хлористого натрия, часто превышает физиологическую потребность в них. Например, при суточной потребности в хлористом натрии, равной около 10 г, человек принимает его с пищей в среднем около 15 г. Избыток хлористого натрия ведет к задержке воды в организме и увеличению веса тела. Поэтому при необходимости снизить вес следует ограничить прием хлористого натрия с пищей.

При спортивной деятельности в связи с более интенсивным потоотделением потребность в хлористом натрии возрастает. Во время интенсивной физической работы повышается также потребность в фосфоре, кальции и магнии. Поэтому содержание этих солей в пище спортсменов должно быть увеличено: кальция — до 2,5 г, фосфора — до 4 г.

Чувство голода и жажда. Возникновение *чувства голода* обусловлено возбуждением пищевого центра. Менее сильное возбуждение этого центра вызывает появление *аппетита.* Термином «пищевой центр» обозначают сложную функциональную систему, нервные клетки которой расположены в разных отделах коры больших полушарий, в подкорковых ядрах и в гипоталамусе. Пищевой центр возбуждается при воздействии импульсов от различных рецепторов тела и непосредственно омывающей его кровью, когда она становится «голодной».

Жажда возникает при недостаточном поступлении воды в организм, при значительных ее потерях и избытке поступления минеральных солей. Появление жажды обусловлено раздражением рецепторов, чувствительных к повышению осмотического давления. Они расположены в гипоталамусе — там же, где находится центр, регулирующий водный обмен. Возбуждение этого центра вызывает уменьшение выделения воды из организма. При этом происходит уменьшение диуреза (см. главу VI) и слюноотделения. Последнее ведет к высыханию слизистой оболочки рта и глотки, что усиливает жажду.

Чувство голода и аппетит в определенной мере регулируют поступление пищи в организм. Однако степень их проявления не всегда соответствует *действительным потребностям* организма. Даже у здоровых людей, особенно при некоторых эмоциональных состояниях, аппетит может понижаться. В других случаях он может быть выше истинной потребности в пище. В возникновении аппетита большую роль играют условнорефлекторные раздражители.

Наиболее точный показатель достаточного или недостаточного питания — *вес тела.* Поэтому при спортивной деятельности важно тщательно следить за его изменением. В подготовительном периоде тренировки вес тела обычно снижается. В дальнейшем он устанавливается на постоянном уровне. Значительное уменьше-

ние или увеличение веса тела, происходящие в соревновательном периоде тренировки, свидетельствует о неправильном пищевом режиме.

Следует отметить, что нет прямой зависимости между энергетической ценностью пищи и чувством насыщения. Например, 100 г мяса, дающих 150 ккал, вызывают более продолжительное насыщение, чем 100 г хлеба, обеспечивающих 300 ккал. Пища в жареном виде сытнее, чем в вареном. Чувство насыщения зависит главным образом от времени пребывания пищи в желудке и количества изливающегося на нее сока. Если ее принимают небольшими частями, то она дает относительно большее чувство насыщения, чем принятая сразу.

Чувство жажды, как и появление аппетита, нельзя рассматривать в качестве абсолютного показателя недостатка воды в организме. Иногда жажда возникает лишь при высыхании слизистой оболочки ротовой полости и глотки. Ее можно устранить, прополоскав рот. Нередко жажда появляется после обильного приема пищи, как следствие выделения больших количеств пищеварительных соков. В этом случае жажда постепенно проходит и без дополнительного введения жидкости в организм. Большое значение в возникновении жажды могут иметь также условные рефлексы.

Составляя пищевые рационы, нужно учитывать степень усвояемости пищи и ее воздействие на секреторную и двигательную деятельность желудочно-кишечного тракта. Продукты животного происхождения усваиваются лучше, чем растительные. Например, из 18,75 г белка, содержащегося в 100 г мяса, усваивается 18 г, а из 8,68 г белка хлеба — лишь 4 г. Это объясняется наличием в хлебе клетчатки, которая защищает белки от переваривания. Организм не усваивает потребляемую пищу полностью. В связи с этим ее общая калорийность должна *на 10% превышать суточную потребность*.

Объем пищи у спортсменов не должен быть очень большим. Однако важно, чтобы она содержала достаточное количество овощей и фруктов. При повышенной потребности в пище следует увеличивать в ее составе количество легкоусвояемых углеводов и высококалорийных жиров. Составляя пищевые рационы, необходимо придерживаться определенных соотношений между быстро всасывающимися сахарами и медленно перевариваемым крахмалом. Из общего количества потребляемых углеводов на долю сахаров должно приходиться около 36%. Содержание сахара в рационе питания спортсмена может быть увеличено до 150—200 г.

Клетчатка почти не переваривается кишечником. Однако в связи с тем, что она стимулирует деятельность кишок, не следует полностью исключать ее из пищи, она должна содержаться в ней в небольшом количестве.

Глава VI. ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ

В процессе жизнедеятельности организма образуются различные продукты обмена, накопление которых изменяет нормальный состав и постоянство внутренней среды. К таким продуктам относятся: мочевина, соли, углекислота и некоторые кислоты. Кроме того, постоянно при приеме пищи и питье в организм вводятся вода, различные соли, лекарственные вещества и т. д. Повышение концентрации этих веществ выше определенной нормы нарушает нормальную жизнедеятельность и может даже вызвать интоксикацию (отравление) организма. Удаление из организма ненужных для него продуктов обмена веществ осуществляется благодаря выделительным процессам, называемым *экскрецией.*

Основными органами выделения являются *почки, потовые железы, легкие и пищеварительный тракт.* Газообразные вещества (CO_2 и др.) выводятся при дыхании через легкие, вода и растворенные в ней вещества удаляются через почки и потовые железы. Неусвоенные части пищи и остатки пищеварительных соков выносятся с калом через пищеварительный тракт.

§ 1. Выделительные функции почек

Почки выполняют следующие функции: 1) выделяют конечные продукты обмена и инородные вещества; 2) поддерживают нормальный уровень содержания воды в организме; 3) регулируют концентрацию солей и кислотно-щелочное равновесие в крови, сохраняя тем самым нормальный уровень осмотического давления жидкостей тела и нормальный уровень активной реакции (pH) крови; 4) синтезируют некоторые вещества и выделяют их (гиппуровая кислота); 5) образуют продукты, способные активно влиять на тонус сосудов (ренин).

Строение почек. Для правильного понимания процесса мочеобразования (диуреза) необходимо ясно представлять микроскопическое строение почки. Она имеет очень сложное строение и отличается своеобразием кровообращения. Структурной и функциональной единицей в почке является нефрон. В состав каждого нефрона (рис. 37, *А*) входят: *сосудистый клубочек (Мальпигиев клубочек), одевающая его капсула (капсула Боумена), извитой каналец первого порядка, петля (Генле) и извитой каналец второго порядка.* Образующаяся в нефроне моча стекает в собирательные трубки, переходит в почечные лоханки и далее по мочеточникам перемещается в мочевой пузырь.

Почки обильно снабжаются кровью. Крупный сосуд — почечная артерия — входит в орган и многократно делится на все более мелкие сосуды. Последние распадаются на сеть капилляров с образованием почечных (Мальпигиевых) клубочков. Капилляры клубочков вновь сливаются и образуют выносящий сосуд, ко-

торый, оставаясь артериальным, позднее вторично распадается на капилляры, обеспечивая кровоснабжение извитых канальцев. В каждом Мальпигиевом клубочке приносящий сосуд шире, чем выносящий (рис. 37, *Б*). Благодаря этому в его сосудах поддер-

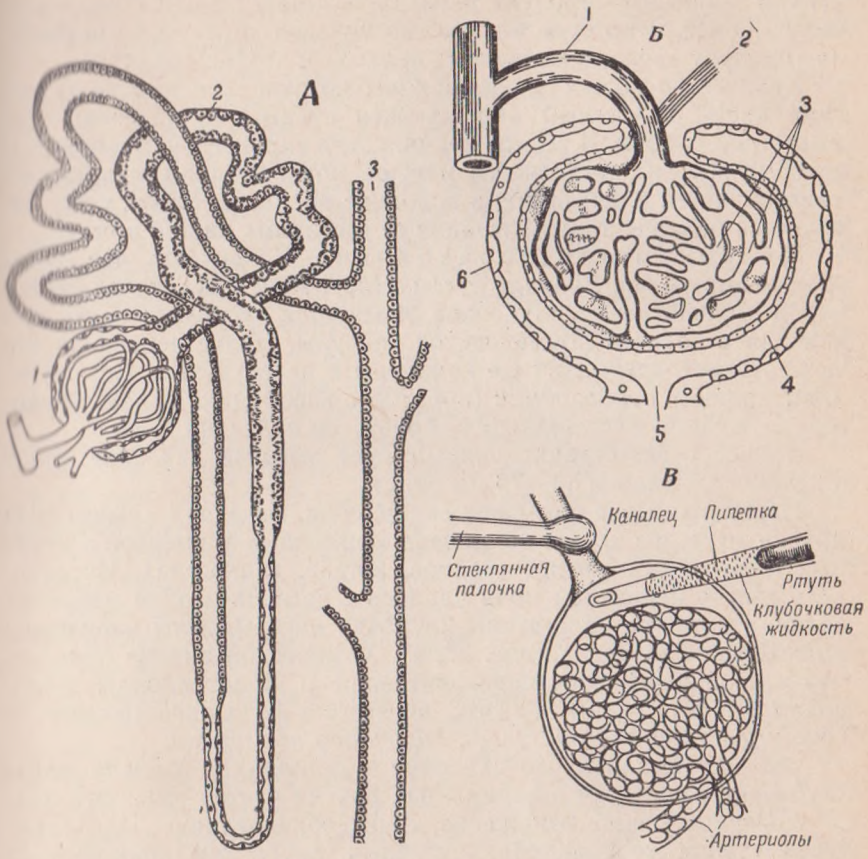


Рис. 37. Строение нефрона:

А: *1* — сосудистый клубочек, одетый капсулой; *2* — извитой каналец; *3* — собирательная трубка. *Б*: *1* — приносящий сосуд; *2* — выносящий сосуд; *3* — капиллярная сеть клубочка; *4* — полость капсулы; *5* — начало извитого канальца; *6* — наружная оболочка капсулы; *В* — получение первичной мочи из капсулы с помощью микропипетки

живается высокое давление, что является необходимым условием для обеспечения фильтрации в механизме мочеобразования.

В почках около 2,0—2,5 млн. нефронов. Они функционируют посменно, что обеспечивает непрерывную деятельность почек как важного органа выделения. Под влиянием адреналина число работающих клубочков уменьшается, под влиянием кофеина и мочевины — увеличивается.

За сутки сосуды почек пропускают около тонны крови, т. е. вся кровь организма проходит по ним около 200 раз.

Состав и количество выделяемой мочи. Почки ежедневно выделяют около 1,5 л мочи, содержащей 25—30 г мочевины (конечный продукт распада белков), 25—30 г неорганических солей, некоторое количество мочевой кислоты и креатинина (продукт распада мышечных белков) и другие вещества.

Количество мочи и ее состав колеблются в зависимости от состава пищи, от условий окружающей среды и от интенсивности мышечной работы. В теплое время, когда сильнее функционируют потовые железы, выделяется меньше мочи, но концентрация составных частей в ней выше; в холодное время, наоборот, мочи выделяется больше, а концентрация ее составных частей ниже.

Механизм мочеобразования. Различают две фазы образования мочи. Вначале путем фильтрации через стенки капилляров Мальпигиевых клубочков образуется *первичная моча,* стекающая в полость Боуменовской капсулы. Далее первичная моча протекает через извитые канальцы и петлю Генле, где происходит процесс *реабсорбции* (обратного всасывания) воды и некоторых веществ, и в канальцах образуется *конечная моча.*

Процессу фильтрации способствует высокое давление крови в клубочках, равное 60—70 мм рт. ст.

Первичная моча содержит сахар, соли, мочевину и некоторые другие вещества крови, но лишена форменных элементов и крупных коллоидных частиц (белков, жиров, гликогена). Исследовать состав первичной мочи удалось с помощь особой микропипетки, в которую из капсулы клубочка насасывается небольшое количество фильтрата (рис. 37, *В*). Химический анализ показал, что в первичную мочу переходят вода и кристаллоиды (соли, сахар и т. д.). Таким образом, *первичная моча представляет по своему составу плазму крови, лишенную коллоидов.*

Уже указывалось, что давление в капиллярах Мальпигиевых клубочков выше, чем в капиллярах других частей тела. Это имеет непосредственное отношение к мочеобразованию. Поскольку через стенки сосудов Мальпигиевых клубочков фильтруются только вода и кристаллоиды и не фильтруются коллоиды, осмотическое давление первичной мочи меньше, чем осмотическое давление плазмы крови, примерно на 30—35 мм рт. ст. (величина осмотического давления коллоидов крови). Поэтому мочеобразование происходит только при кровяном давлении в капиллярах Мальпигиевых клубочков выше 30—35 мм рт. ст.

У человека на протяжении суток образуется около 100 л первичной мочи. По мере прохождения первичной мочи через мочевые канальцы (извитые канальцы, петля Генле, собирательные канальцы) происходит реабсорбция в кровь воды, глюкозы, аминокислот и некоторых солей. Таким образом, проходя по канальцам, первичная моча изменяет свой состав. Находящаяся в моче-

точниках конечная моча является более концентрированной и не содержит многих солей и сахара. Следовательно, при протекании фильтрата клубочков по канальцам некоторые соли, аминокислоты и сахар полностью реабсорбируются, оставшиеся же другие составные части мочи благодаря всасыванию воды достигают более высокой концентрации.

В мочевых канальцах обратно всасывается большое количество воды, в результате чего из 95—100 л первичной мочи образуется только около 1,5 л конечной мочи.

Эпителий почечных канальцев характеризуется свойством избирательной реабсорбции. Эта избирательность заключается в том, что некоторые вещества первичной мочи обратно не всасываются, другие же — всасываются, но в неодинаковой степени при разной концентрации их в крови.

Конечные продукты обмена — мочевина, креатинин сульфаты и др. — не абсорбируются, а полностью остаются в окончательной моче и удаляются с ней из организма. Содержащиеся в моче глюкоза, аминокислоты, поваренная и другие соли могут всасываться обратно в кровь, если только организм нуждается в них. Например, при дефиците в организме поваренной соли она полностью реабсорбируется в кровь. Если же в крови находится избыточное количество поваренной соли, часть этой соли выводится с конечной мочой. При этом чем значительнее избыток поваренной соли, тем в меньшей степени она всасывается обратно в кровь и больше удаляется из организма с конечной мочой.

Таким образом, почки являются органом тонкой регуляции содержания различных необходимых для организма веществ, экономя недостающие вещества и выводя излишние.

Вещества, которые не подвергаются обратному всасыванию и полностью выводятся с окончательной мочой, получили название *непороговых веществ* (мочевина, сульфаты, креатин и др.). Вещества, которые при недостатке их в крови всасываются в канальцах обратно и начинают выделяться из организма только при достижении известного порога концентрации их в крови, названы *пороговыми веществами* (сахар, поваренная соль, бикарбонаты и др.).

Данные о концентрации ряда веществ в окончательной моче по сравнению с плазмой крови приводятся в табл. 12.

Сопоставление всех данных, полученных при изучении механизма образования мочи, позволило сформулировать *фильтрационно-реабсорбционную теорию мочеобразования.* Согласно этой теории, мочеобразование протекает как *фильтрационно-реабсорбционный процесс:* в сосудистых клубочках происходит физический процесс фильтрации крови, в результате чего в полость капсулы выделяется безбелковый фильтрат — первичная моча; при прохождении ее дальше по мочевым канальцам определенные составные части первичной мочи подвергаются обратному

Таблица 12

Содержание некоторых веществ в плазме крови и моче и степень увеличения их в моче

Вещества	Содержание (%)		Во сколько раз увеличивается концентрация
	в плазме крови	в моче	
Вода	90—93	95	—
Белки, жиры (коллоиды)	7—9	—	—
Сахар	0,1	—	—
Мочевина	0,03	2,0	67,0
Мочевая кислота	0,002	0,05	25,0
Креатинин	0,001	0,075	75,0
Натрий	0,32	0,35	1,09
Калий	0,02	0,15	7,5
Аммоний	0,001	0,04	40,0
Кальций	0,008	0,015	1,9
Магний	0,003	0,006	2,0
Хлор	0,37	0,60	1,6
Фосфаты	0,009	0,27	30,0
Сульфаты	0,002	0,18	90,0

всасыванию, вследствие чего образуется более концентрированная окончательная моча.

В образовании мочи у человека известное значение имеет и секреция почечными канальцами отдельных веществ, например лекарственных веществ, которые не фильтруются через стенки Мальпигиевых клубочков.

В различных частях нефрона происходят, таким образом, следующие процессы: 1) в клубочках — процесс фильтрации; 2) в канальцах первого порядка обратно всасываются сахар, аминокислоты и отчасти вода и соли; 3) в петле Генле идет дальнейшее всасывание воды и натрия и достигается нормальная концентрация мочи; 4) в канальцах второго порядка реабсорбируются пороговые составные части мочи, исключая сахар, всасывающийся ранее. Всасывание воды происходит также и в собирательных канальцах.

Роль почек в регуляции содержания воды, сахара, солей и концентрации водородных ионов. Вещества, подлежащие удалению, выводятся из организма в виде растворов. Поэтому почки, непрерывно выделяя с мочой воду, участвуют в регуляции ее содержания в организме и поддерживают постоянство осмотического давления крови. В случаях недостатка воды в организме почки уменьшают выведение ее с мочой.

Почки также регулируют уровень сахара в крови. При концентрации, не превышающей 150—170 мг%, в почечных каналь-

нах сахар полностью всасывается обратно и тем сберегается для организма. При повышенном уровне (гипергликемия), например после приема с пищей большого количества сахара, концентрация его в крови становится выше порога (около 150 мг%), и глюкоза начинает выделяться с мочой (глюкозурия).

Роль почек в поддержании постоянства состава солей в крови также проявляется в выделении их излишков из организма с мочой.

Реакция мочи может быть кислой, нейтральной или слабощелочной. Существенное значение в этом отношении принадлежит составу принимаемой пищи: при преимущественно мясной диете моча становится более кислой, при преимущественно растительной — более щелочной. Регуляция концентрации водородных ионов в крови основана на способности почек нейтрализовать анионы кислот с помощью аммиака, который отщепляется от аминокислот, и изменять соотношения между составными частями фосфатного буфера крови.

Регуляция деятельности почек. Образование мочи зависит, с одной стороны, от функционального состояния самой почки, с другой — от ряда причин внепочечного происхождения. Например, на фильтрацию первичной мочи в клубочках влияют давление в сосудах клубочков, проницаемость капилляров, количество действующих клубочков. Наряду с этим имеет значение и действие внепочечных факторов, а именно: общее состояние кровообращения, уровень осмотического давления коллоидов плазмы, интенсивность работы потовых желез. На процессы реабсорбции в канальцах влияют состав первичной мочи, активность почечного эпителия, а также внепочечные факторы — состав плазмы, действие гормонов. Таким образом, объем мочеотделения представляет собой результат воздействия многих факторов.

Деятельность почек регулируется нервным и гуморальным путями. К почкам подходят два рода нервных волокон: симпатические — от большого и малого чревных нервов и парасимпатические — от блуждающего нерва. При раздражении симпатических нервов сосуды почек суживаются и отделение мочи уменьшается. В опытах на животных после перерезки этих нервов почечные сосуды расширяются, причем увеличивается также число действующих клубочков, и отделение мочи усиливается.

Работа почек может рефлекторно изменяться под влиянием ряда факторов. Например, при болевом раздражении мочеобразование резко ограничивается (болевая анурия). Возможны условнорефлекторные влияния на деятельность почек, благодаря которым удается вызвать как увеличение, так и уменьшение мочеобразования.

Несмотря на большое значение нервной системы для регуляции деятельности почек, они могут работать даже после полного устранения нервных связей (денервации). Если у собаки выре-

зать почку и перенести ее на шею, присоединив почечную артерию к сонной артерии, а почечную вену — к яремной вене, то почка через некоторое время приживается на новом месте и начинает отделять мочу, близкую по составу к нормальной. Если в дальнейшем выключить оставшуюся нормальную почку, то пересаженная почка одна может выполнять функцию мочеобразования.

Гуморальная регуляция деятельности почек связана с действием ряда гормонов. *Антидиуретический гормон задней доли гипофиза* стимулирует реабсорбцию воды из мочевых канальцев и тем самым уменьшает диурез. *Адреналин* в малых дозах суживает отводящие сосуды Мальпигиевых клубочков и, увеличивая в них давление, повышает диурез. При больших его дозах суживаются и приносящие сосуды клубочка, и вследствие этого уменьшается мочеобразование. Гормоны коры надпочечников влияют на выделение продуктов белкового обмена. Тироксин угнетает реабсорбцию и усиливает выделение воды из организма.

Одной из форм регуляции деятельности почек является изменение числа работающих нефронов, которое может то уменьшаться, то увеличиваться. При умеренном мочеотделении Мальпигиевы клубочки работают посменно: каждый из них фукционирует в течение примерно 15 сек. и затем закрывается на 40—45 сек.

§ 2. Выведение мочи из организма

Непрерывно образующаяся в почках моча поступает по мочеточникам в мочевой пузырь. Этот процесс является активным, так как стенки мочеточника способны к ритмическим сокращениям. Каждые 10—20 сек. у корня мочеточника возникает перистальтическая волна, изгоняющая порцию мочи в сторону мочевого пузыря. Оба мочеточника работают поочередно.

Мочевой пузырь имеет сильно развитые мышечные стенки, которые при сокращении выжимают мочу из пузыря через мочеиспускательный канал наружу. Всю массу мышечных волокон стенок мочевого пузыря называют *детрузор*. В месте выхода из пузыря мочеиспускательного канала гладкие мышечные волокна приобретают кольцевое направление и образуют внутренний *непроизвольный сфинктер* (жом), закрывающий выход из пузыря. Несколько ниже в мочеиспускательном канале расположен второй, *произвольный, сфинктер*. Таким образом, выход из мочевого пузыря закрыт двумя жомами. Емкость пузыря колеблется от 350 до 700 мл.

Тонус мускулатуры мочевого пузыря регулируется вегетативными нервами. *Парасимпатические волокна* (в тазовом нерве) вызывают сокращение мышц детрузора и расслабление мышц сфинктера и тем самым обусловливают выход мочи из пузыря. *Симпатические нервы* расслабляют детрузор и сокращают сфинктер, т. е. способствуют накоплению мочи в пузыре.

Опорожнение мочевого пузыря происходит рефлекторным путем. По мере накопления мочи в пузыре стенки его растягиваются, при этом раздражаются заложенные в них рецепторы и возникает ощущение позыва к удалению мочи.

Произвольная задержка мочеиспускания, отсутствующая у новорожденных детей и появляющаяся к концу первого года жизни, обусловлена развитием условнорефлекторных влияний на спинномозговые центры мочеиспускания.

§ 3. Выделительные функции потовых желез

Наряду с почками *органами выделения являются потовые железы.* У человека их имеется около 2 млн. На поверхности кожи они распределены неравномерно.

Деятельность почек и потовых желез взаимосвязана, и они частично могут замещать друг друга. Так, при заболевании почек конечные продукты обмена в значительной мере могут выводиться из организма с потом.

Потоотделение имеет важное значение для регуляции температуры тела. В зависимости от окружающей температуры и интенсивности двигательной активности отделение пота может колебаться от 0,5 до 3 л и более в сутки. Например, в горячих цехах у рабочих в течение дня выделяется до 5—10 л пота. Много пота образуется и при интенсивной мышечной работе спортсменов. Соответственно может изменяться и качественный состав пота, с которым, например, при напряженной работе могут выделяться молочная кислота в виде молочнокислого натрия и конечные продукты белкового обмена (мочевина, аммиак).

Секреторными нервами потоотделительных желез являются *симпатические нервы.* Отличительная их особенность состоит в том, что они выделяют в качестве медиатора не симпатин, а *ацетилхолин.*

§ 4. Влияние мышечной работы на деятельность почек и потовых желез

При мышечной работе в организме возникает ряд изменений, отражающихся на деятельности как почек, так и потовых желез. Из тканей в кровь поступает ряд продуктов обмена —молочная кислота, углекислота, фосфорная кислота, креатинин и др., которые переходят в мочу и пот и удаляются из организма почками и потовыми железами. При мышечной работе изменяются также и условия кровообращения в органах выделения. Хотя физические напряжения вызывают повышение общего кровяного давления, кровоснабжение почек при этом может снизиться за счет пере-

распределения крови и резкого сужения почечных артерий. Если же в Мальпигиевых клубочках давление падает до 30—35 мм рт. ст. или ниже, то образование мочи прекращается полностью. Вследствие этого при выполнении физических упражнений у спортсменов часто наблюдается *снижение*, а иногда и полное (кратковременное) *прекращение мочеобразования*. Уменьшение диуреза сопровождается повышением в моче содержания различных веществ, в особенности молочной кислоты и конечных продуктов белкового обмена. При этом наблюдается увеличение удельного веса.

Деятельность потовых желез при мышечной работе вследствие повышения температуры тела усиливается. Благодаря этому, с одной стороны, *компенсируется недостаточная деятельность почек*, с другой же — отмечается *увеличение теплоотдачи* путем испарения пота.

Концентрация в моче молочной кислоты после динамической работы максимальной и субмаксимальной интенсивности может достигать 0,22—0,24%. При работе умеренной интенсивности, когда преобладает аэробное расщепление углеводов, эта концентрация снижается до 0,05—0,06%. При наличии потоотделения молочная кислота выводится также с по́том. Во время мышечной работы несколько увеличивается выведение из организма вместе с мочой и по́том продуктов белкового обмена: *мочевины, креатинина, аммиака*. После напряженной работы и при недостаточном снабжении тканей кислородом в моче иногда появляются продукты неполного расщепления жирных кислот.

При *эмоциональном возбуждении* человека или после приемов значительного количества сахара в моче может обнаружиться глюкоза.

После мышечных напряжений и эмоциональных переживаний у спортсменов в некоторых случаях определяется наличие белка в моче. Его появлению способствуют повышение в крови концентрации молочной кислоты и недостаточное снабжение почек кислородом (в результате значительного сужения почечных сосудов во время напряженной мышечной работы).

Белок в моче после мышечных нагрузок у нетренированных лиц встречается чаще и в большем количестве, чем у тренированных. Он может быть и у высокотренированных лиц, в особенности при незначительном потоотделении и, тем более, его отсутствии (пловцы). Количество белка, выделяемого с мочой после физических упражнений, может значительно колебаться — от следов до 1,0%.

Появление белка в моче на протяжении одних суток после мышечных напряжений представляет собой физиологическое явление и в отношении взрослых лиц может расцениваться как показатель тяжести работы.

Глава VII.
ТЕПЛОРЕГУЛЯЦИЯ

§ 1. Холоднокровные и теплокровные организмы

В процессе постоянно происходящего в организме животных и человека обмена веществ и энергии непрерывно образуется тепло.

Накопление тепла в организме могло бы значительно повысить температуру тела и привести к нарушению жизнедеятельности. Но этого не происходит, так как одновременно с образованием тепла совершается непрерывная отдача его в окружающую среду — через кожу и легкие, вместе с мочой и калом. Вследствие этого температура тела в каждый данный момент зависит от двух факторов — от процесса образования тепла в организме, т. е. от интенсивности обмена веществ, и от процессов отдачи его в окружающую среду.

Все животные организмы можно разделить на две большие группы: *холоднокровные* (пойкилотермные — беспозвоночные, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся) и *теплокровные* (гомойтермные — птицы и млекопитающие). Температура тела холоднокровных связана с изменением температуры внешней среды. При ее повышении температура тела у них возрастает, при понижении — уменьшается. Одновременно с этим у них изменяется и жизнедеятельность организма: с падением температуры снижается интенсивность всех жизненных функций и резко уменьшается активная деятельность. У теплокровных животных и человека в ходе эволюционного развития возникла способность поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне (у ежа —32—34°, лошади —37—38°, голубя —40—42°, синицы — 44°С). Эта способность имеет чрезвычайно важное значение, так как обеспечивает стабильность функций животного организма при изменениях температуры внешней среды.

§ 2. Температура тела и кожи человека

Температура тела человека обычно измеряется в подмышечной впадине. В норме она равна 36—37°С. Температура внутренних органов несколько выше. Например, в печени она доходит до 38—38,5°С в покое и до 40° и выше при пищеварении.

Разные места кожи имеют различную температуру, что зависит от анатомического расположения, кровообращения, наличия одежды и от температуры, влажности и движения воздуха во внешней среде.

Характерной особенностью топографии температуры кожи человека является наличие большой разницы в температуре между

различными частями лица, туловища и конечностей, доходящей до 10° (рис. 38). Наиболее высокий уровень температуры наблюдается на коже шеи, самый низкий — на коже стопы. Это различие обусловлено неодинаковым кровообращением и, следовательно, неодинаковыми условиями теплоотдачи в различных участках кожи.

На температуру кожи большое влияние оказывает одежда. Измерения на груди и спине показали, что обычная одежда во все времена года поддерживает температуру кожи на довольно постоянном уровне (несколько выше 33°). Одежда, покрывающая тело человека, заметно понижает и даже может свести на нет охлаждающее действие движения воздуха.

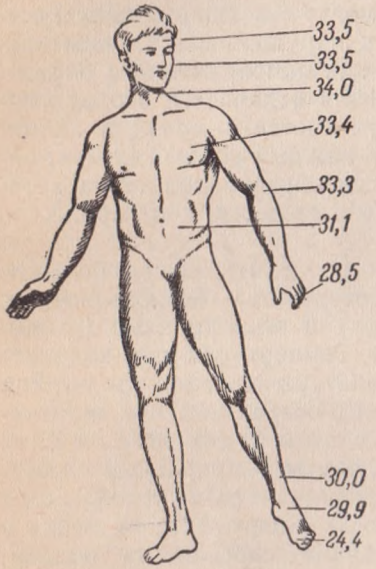


Рис. 38. Температура различных участков кожи у человека

Значительные изменения температуры кожи бывают в результате воздействия на ее поверхность различных метеорологических факторов. При понижении температуры окружающей среды температура кожи снижается и, наоборот, при повышении температуры среды — возрастает. Ветер, увеличивающий теплоотдачу с поверхности кожи, вызывает резкое снижение ее температуры. Повышенная влажность при низкой температуре воздуха, благодаря повышению его теплопроводности, вызывает увеличение теплоотдачи и снижение температуры кожи. При высокой же температуре воздуха повышенная влажность, уменьшая испарение пота с поверхности кожи, тем самым снижает теплоотдачу и способствует повышению температуры кожи.

На протяжении суток температура тела колеблется в пределах до 1°С. Минимальная температура отмечается в 2—4 часа ночи, а максимальная — в 4—7 час. вечера. Суточный ход температуры тела у человека зависит от режима жизни, питания, мышечной деятельности, от освещения.

Способность теплокровных животных поддерживать температуру тела на постоянном уровне обеспечивается наличием тонких теплорегулирующих (терморегулирующих) механизмов, связанных с различного характера химическими (химическая теплорегуляция) и физическими (физическая теплорегуляция) процессами в организме.

§ 3. Химическая теплорегуляция

Химической теплорегуляцией называется поддержание постоянства температуры тела в меняющихся условиях среды за счет изменения процессов теплообразования, которое происходит в результате усиления окислительных процессов при обмене веществ.

Интенсивность химических процессов, как известно, связана с температурой среды. У холоднокровных животных, не имеющих специальных терморегуляционных механизмов, интенсивность процессов обмена тем больше, чем выше температура внешней среды. У теплокровных животных и у человека при повышении температуры среды обмен веществ рефлекторно снижается, вследствие чего уменьшается теплообразование в организме. При понижении же температуры окружающей среды обмен веществ рефлекторно увеличивается, что приводит к усилению теплообразования. Эти рефлекторные реакции способствуют поддержанию постоянства температуры тела.

Механизм химической терморегуляции, весьма быстро проявляющейся в увеличении окислительных процессов в организме при охлаждении, тесно связан с деятельностью скелетной мускулатуры. Наиболее интенсивное теплообразование в организме происходит в мышцах при их сокращении. Даже если человек лежит неподвижно, но с напряженной мускулатурой, то окислительные процессы, а вместе с тем и теплообразование повышаются на 10% и больше по сравнению с их величинами при лежании с полностью расслабленными мышцами. Уже относительно небольшая двигательная активность увеличивает теплообразование на 25%. При ходьбе энергетические затраты возрастают на 60—80%, а при тяжелой работе могут повыситься на 400—500%.

В условиях высокой температуры окружающей среды обмен веществ в печени и других органах и тканях снижается.

§ 4. Физическая теплорегуляция

Физической теплорегуляцией называется приспособление организма, обусловливающее поддержание постоянства температуры тела за счет изменения теплоотдачи. Если бы тепло, продуцированное в результате химических процессов при обмене веществ, не отдавалось во внешнюю среду, то наступило бы перегревание организма. Особенно возрастает образование тепла при мышечной работе. Однако не только в покое, но и при мышечных напряжениях физические факторы обеспечивают постоянство температуры за счет регуляции степени теплоотдачи.

Теплоотдача у человека осуществляется через кожу, дыхательные пути и в результате нагревания остатков пищи, выводимых в виде кала и мочи.

Основная теплоотдача у человека происходит через кожу (70—80% всего выводимого тепла). Она осуществляется тремя способами: *теплопроведением, теплоизлучением* и *испарением*. Температура тела обычно выше температуры внешней среды, и вследствие этого происходит теплоотдача проведением и излучением. В тех случаях, когда температура внешней среды становится более высокой, теплоотдача проведением и излучением уменьшается, прекращаясь полностью с повышением температуры внешней среды до температуры тела. Тогда (например, в тропической зоне или в горячих цехах) испарение становится единственным путем для отдачи тепла кожей. Известно, что при испарении 1 мл воды поглощается 0,58 ккал тепла.

Отдача тепла испарением приобретает особенно большое значение при повышении температуры внешней среды и при резком повышении в организме теплопродукции. Например, при выполнении интенсивных физических упражнений теплопродукция увеличивается настолько, что теплопроведение и теплоизлучение даже при относительно низкой температуре внешней среды оказываются недостаточными и дополняются испарением воды, выделяемой потовыми железами кожи и тела.

В состоянии покоя и при наличии соответствующей одежды и температуре воздуха 15—25°С потеря тепла через кожу осуществляется примерно в следующем соотношении: 30% — путем проведения, 45% — путем теплоизлучения и 25% — путем испарения. При снижении температуры внешней среды доля испарения уменьшается, при повышении — увеличивается.

Отдача тепла через легкие происходит, во-первых, благодаря испарению воды с поверхности альвеол и дыхательных путей (выдыхаемый воздух полностью насыщен водяными парами); во-вторых, в результате согревания выдыхаемого воздуха.

В условиях покоя с выдыхаемым воздухом за сутки у человека испаряется до 200—300 мл воды, что соответствует примерно 10% всей суточной теплоотдачи организма человека. Во время физической работы в связи с усилением легочной вентиляции (благодаря испарению воды с поверхности легких) теплоотдача значительно возрастает. Например, у лыжника 200 мл воды испаряется с поверхности легких лишь за 1 час бега. Вдыхание холодного воздуха (лыжником, конькобежцем) также увеличивает теплоотдачу за счет его согревания в дыхательных путях.

Интенсивность испарения зависит от температуры и влажности окружающей среды, а также от движения воздуха, например скорости ветра. При 100-процентном насыщении воздуха водяными парами не происходит испарения и вся отдача тепла осуществляется путем проведения. Этим объясняется то, что человек может хорошо переносить очень высокую температуру при сухом воздухе и очень плохо — при влажном.

У пловцов в воде испарение отсутствует, и вся отдача тепла

осуществляется путем теплопроведения и теплоизлучения. Поскольку теплопроводность и теплоемкость воды значительно выше, чем воздуха, то, находясь в воде, человек охлаждается больше, чем в воздушной среде той же температуры.

§ 5. Нервная и гуморальная регуляция теплопродукции и теплоотдачи

Регуляция процессов теплообразования и теплоотдачи осуществляется рефлекторным и гуморальным путями.

Безусловные рефлексы возникают главным образом при раздражении температурных (тепловых и холодовых) рецепторов, заложенных в коже и слизистых оболочках. Известное значение имеет и раздражение проприорецепторов и других рецепторов. *Главный центр теплорегуляции* расположен в гипоталамусе, воздействие которого осуществляется через ряд других нервных центров, связанных с вегетативными и двигательными эфферентными нервами. При охлаждении тела повышается обмен веществ в различных органах, особенно в скелетных мышцах и печени, вследствие чего увеличивается теплообразование (химическая теплорегуляция). Одновременно происходит рефлекторное сужение кожных сосудов, что приводит к уменьшению теплоотдачи (физическая теплорегуляция). Повышение температуры внешней среды вызывает снижение тонуса и расширение кожных сосудов. Расширение же сосудов и увеличение кровоснабжения кожи способствует усилению теплоотдачи путем теплопроведения и теплоизлучения. Кроме того, усиливается потоотделение, в связи с чем важное значение в теплоотдаче приобретает испарение воды с кожи.

Наряду с безусловнорефлекторной регуляцией температуры тела известное значение могут иметь и условнорефлекторные воздействия на процессы теплорегуляции.

Как подкорковые, так и корковые нервные центры, регулирующие образование и отдачу тепла, возбуждаются не только рефлекторно, но и гуморально. При этом большую и важную роль играют температура притекающей к центральной нервной системе крови и содержание в ней некоторых гормонов.

На процессы терморегуляции существенное воздействие оказывают гормоны желез внутренней секреции — надпочечников, щитовидной, поджелудочной желез и гипофиза. Влияние гормонов осуществляется путем изменения обмена веществ в организме. Например, при гиперфункции щитовидной железы под действием тироксина усиливаются окислительные процессы в тканях, в результате чего увеличивается образование тепла. При гиперфункции гипофиза снижается деятельность щитовидной железы, вследствие чего обмен веществ понижается и температура тела падает.

§ 6. Границы теплорегуляции у человека

Когда изменяется температура окружающей среды, изменяется и взаимоотношение между химической и физической теплорегуляцией. Если температура среды равна 15—25°, то образование тепла у человека, находящегося в соответствующей одежде, в покое держится на одном уровне; постоянство теплопотерь в этой температурной зоне (зона безразличия) достигается физической теплорегуляцией. Если температура среды ниже 15°, то наблюдается повышение теплопродукции (нижняя зона повышения обмена). При температуре среды, равной 25—35°, обмен веществ несколько снижается — зона пониженного обмена. Этой зоне присуще сочетание механизмов физической и химической теплорегуляции. Дальнейшее повышение температуры окружающей среды (выше 35°) вызывает нарушение теплорегуляции, при этом обмен веществ и температура тела вновь начинают повышаться (зона перегревания, или верхняя зона повышенного обмена). При очень низких температурах воздуха (—15—20°) усиливаются и процессы теплоотдачи. Благодаря увеличению вентиляции легких возрастают отдача тепла нагретым выдыхаемым воздухом и затраты тепла на испарение воды со стенок легких и дыхательных путей. Благодаря усилению деятельности сердца увеличивается ток крови, нагретой в работающих мышцах, через расширенные сосуды кожи. В этом своеобразном биологическом радиаторе кровь охлаждается. Значительная часть тепла затрачивается на испарение пота. При мышечной работе отдача тепла в связи с испарением может доходить до 90% всего тепла, отдаваемого через кожу. При тяжелой мышечной работе человек может выделить до 9 л пота в день, а в горячих цехах — до 15 л.

Даже при низкой температуре среды (0° и ниже) при работе средней интенсивности (например, лыжных гонках) может возникать потоотделение.

Пределы теплорегуляции связаны с определенными температурными границами внешней среды. Выше и ниже этих границ организм оказывается неспособным сохранить постоянную температуру тела. У млекопитающих процессы теплорегуляции могут осуществляться при колебании температуры окружающей среды от —60° до +50°. Благодаря жилищу и одежде человек может существовать при весьма значительных изменениях температуры окружающей среды, даже, например, в космосе. Однако у обнаженного человека температурные границы среды, в которых он способен обитать, значительно сужены.

С повышением температуры внешней среды, особеннно свыше +40°—45°, возможно перегревание тела. При некоторых условиях (напряженная мышечная деятельность) перегревание возникает

и при значительно меньшей температуре, что обусловлено повышением обмена веществ и недостаточной теплоотдачей.

Всякое повышение температуры тела выше нормального уровня вызывает выраженные изменения физиологических процессов: учащение пульса, расширение кровеносных сосудов, повышение кровяного давления. При повышении температуры тела до 40—41° начинается бред, а увеличение ее до 43° и выше приводит к смерти.

Человеческий организм очень чувствителен к снижению температуры тела. Уменьшение ее на 2—3° уже вызывает понижение функционального состояния центральной нервной системы. При падении температуры тела ниже 28—30°, поддерживаемой длительное время, наступает смерть. В лечебных целях, например во время хирургических операций, иногда производится кратковременное охлаждение тела до 28—30°. Но такое охлаждение возможно только при целом ряде специальных условий, соблюдение которых необходимо как при снижении температуры тела, так и при восстановлении ее до исходной нормы.

При значительном понижении температуры окружающей среды температура тела, несмотря на повышение обмена веществ, может уменьшаться. При снижении температуры окружающей среды ниже 0° возможно обморожение.

§ 7. Особенности теплорегуляции при мышечной работе

Во время мышечной работы как образование, так и отдача тепла резко возрастают. Небольшое повышение температуры тела (до 1°) во время мышечного напряжения улучшает работоспособность организма. Вызывая повышение возбудимости центральной нервной системы, оно способствует улучшению работы сердечно-сосудистой, дыхательной систем, ускоряет окислительно-восстановительные процессы в тканях. Некоторое повышение температуры способствует *преодолению «мертвой точки»* и улучшает переход ко «второму дыханию».

При мышечной деятельности, в частности спортивной тренировке, образуются многочисленные условные рефлексы на регуляцию тепла в организме. Так, небольшое повышение температуры тела наблюдается уже в предстартовом состоянии, что значительно ускоряет врабатывание организма в начале работы и улучшает условия для последующей мышечной деятельности.

Чем интенсивнее и длительнее работа и чем выше температура и влажность окружающего воздуха, тем выше становится температура тела. При интенсивных спортивных напряжениях наблюдаются случаи, когда отдача тепла отстает от теплообразования и температура поднимается до 38,5—39,5° и даже выше.

Повышение температуры тела более чем на 1,5—2° ухудшает

работоспособность центральной нервной системы, что может понизить работоспособность различных систем организма. При дальнейшем повышении температуры тела (свыше 39°) возникает опасность теплового удара.

При длительном беге, велосипедных гонках и т. д. *в условиях резко повышенной влажности* перегревание организма и тепловые удары могут наблюдаться даже при относительно невысокой температуре воздуха (20—25°С). Поэтому для предупреждения возникновения у спортсменов тепловых ударов необходимо учитывать не только температуру, но и влажность воздуха.

§ 8. Закаливание

Закаливание представляет собой приспособление организма человека к условиям низких или высоких температур среды. Оно проводится в целях укрепления здоровья, повышения работоспособности организма, повышения его сопротивляемости простудным заболеваниям.

Приемы закаливания сводятся к целенаправленному изменению реакций организма на температурные раздражения. В явлении закаливания важную роль играет тренировка терморегуляционных механизмов, происходящая под влиянием повторных и регулярных термических раздражителей. Это влечет за собой более быстрое включение химической и физической теплорегуляции в случаях, когда организм попадает в среду с неблагоприятными метеорологическими условиями.

Следует заметить, что закаливание холодом не обеспечивает устойчивости к действию тепла и, наоборот, устойчивость к действию тепла не обеспечивает устойчивости к действию холода, так как нет общего механизма закаливания по отношению к этим двум противоположным факторам. Очевидно, приспособительные явления развиваются в ответ на то раздражение, которое действовало ранее многократно.

Закономерные изменения газового обмена (повышение потребления кислорода) наблюдаются даже при охлаждении ограниченной области тела (конечности).

Важная роль в закаливании принадлежит условнорефлекторной деятельности. В опытах на человеке было показано, что на тепловые и холодовые раздражения можно образовать сосудистые условные рефлексы и дифференцировки к этим раздражителям. Таким образом, в результате закаливания приобретаются условные рефлексы, обеспечивающие путем изменения кровоснабжения приспособление различных частей организма к температурным условиям внешней среды.

Закаливающие мероприятия могут сочетаться с мышечной деятельностью. В этом случае они будут эффективными только в том случае, если физические упражнения не вызовут перегре-

вания организма. Следовательно, при прочих равных условиях обязательным условием закаливания при мышечной деятельности должна быть более облегченная одежда, чем при закаливании в покое. Доказано, что мышечная тренировка вызывает значительное повышение устойчивости к теплу и приводит к уменьшению теплоотдачи при действии холода.

Глава VIII.
ВНУТРЕННЯЯ СЕКРЕЦИЯ

§ 1. Понятие о железах внутренней секреции

В процессах химической регуляции в организме большое значение имеют специальные железы, образующие и выделяющие в кровь, в лимфу или в спинномозговую жидкость активные химические вещества — *гормоны*. Через кровь и другие циркулирующие жидкости гормоны разносятся по всему организму, оказывая воздействие на все органы и ткани. Железы, образующие гормоны, получили название *желез внутренней секреции, или эндокринных* (endon — внутри, krino — отделяю) *желез*, так как они выделяют свой секрет непосредственно во внутреннюю среду организма.

Особенно большое значение деятельность желез внутренней секреции приобретает в период роста и развития организма, когда происходит его формирование и приспособление к условиям жизни. Поэтому как в случаях понижения (гипофункция), так и в случаях повышения (гиперфункция) деятельности желез в организме могут возникать различные нарушения.

К железам внутренней секреции относятся придаток мозга (гипофиз), щитовидная железа, околощитовидные железы, надпочечники, поджелудочная железа, половые железы (рис. 39). Придаток мозга и надпочечники состоят из нескольких частей, различных по своему строению и выделяющих разные гормоны. Поджелудочная и половые железы наряду с внутренней секрецией характеризуются и внешней секрецией.

Эндокринные функции присущи и некоторым другим образованиям: нервным клеткам, отдельным пищеварительным органам и т. д.

Для изучения деятельности эндокринных желез применяются следующие методы: 1) удаление желез из организма (экстирпация); 2) их пересадка (трансплантация); 3) введение в организм экстрактов желез; 4) определение химического состава гормонов; 5) наблюдение над больными с нарушенной функцией желез.

В целом организме функции желез внутренней секреции регулируются *как гуморальным, так и нейрогуморальным путем*. Даже после денервации или пересадки в другую часть организма

эндокринные железы, полностью лишенные нервных связей, могут взаимодействовать друг с другом и оказывать на организм большое влияние. Это подтверждает, что гуморальным связям принадлежит важное значение в деятельности желез внутренней секреции. Однако это не умаляет роли центральной нервной системы в регуляции их деятельности, особенно в условиях тонкого приспособления организма к изменяющимся условиям внешней среды. Целый ряд влияний центральной нервной системы на различные органы осуществляется нейрогуморальным путем. Рефлексы, возникающие в организме, через вегетативные (симпатические и парасимпатические) нервы воздействуют на железы, изменяя уровень их секреции (рефлекторное звено нейрогуморальной регуляции). Измененный же уровень секреции влияет на функции различных органов и тканей (гуморальное звено). Например, рефлекторное повышение секреции адреналина вызывает гуморальным путем учащение ритма сердечных сокращений, сужение зрачка, расслабление кишечника и т. д.

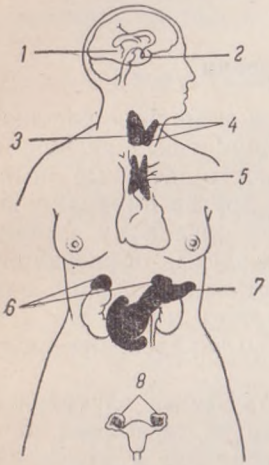


Рис. 39. Расположение желез внутренней секреции:

1 — эпифиз; *2* — гипофиз; *3* — щитовидная железа; *4* — паращитовидная железа; *5* — загрудинная железа; *6* — надпочечники; *7* — поджелудочная железа; *8* — половые железы

Железы внутренней секреции богато снабжены как секреторными, сосудодвигательными и трофическими, так и чувствительными нервами. Наличие чувствительных окончаний (рецепторов) показывает, что эндокринные железы не только подвержены безусловно- и условнорефлекторным влияниям, но и сами могут быть местом возникновения рефлексов.

Для функционирования центральной нервной системы большое значение имеет уровень гормонального фона в организме. От содержания в крови гормона щитовидной железы, половых и других гормонов зависит общий характер течения процессов в нервной системе, в том числе и высшей нервной деятельности.

Железы внутренней секреции находятся между собой в теснейшей функциональной связи. Вследствие этого изменение деятельности одной железы отражается на функции других желез.

§ 2. Щитовидная железа

Щитовидная железа расположена в области шеи спереди гортани и представляет собой железистое образование, обильно снабженное сосудами. Кровоснабжение ее весьма велико: за час

через ткань железы может пройти до 5 л, т. е. вся масса крови человека.

В щитовидной железе накапливается *йод*, который попадает в организм с водой и пищей. Поэтому концентрация йода в ткани железы оказывается большей, чем в других органах тела. Йод присоединяется в железе к аминокислоте тирозину и образует с ней высокоактивный гормон — *тироксин*. Нормально функционирующая щитовидная железа ежедневно выделяет в составе гормона до 0,3 мг йода.



Рис. 40. Случай кретинизма. Девушка 18 лет.

Тироксин обладает большой физиологической активностью: влияет на течение процессов роста и развитие организма, на обмен веществ и на возбудимость нервной системы. *При ослаблении деятельности (гипофункции)* щитовидной железы в детском возрасте в организме возникают глубокие изменения: задерживается рост и нарушается пропорциональность развития частей тела, карликовый рост сочетается с умственным недоразвитием, доходящим до степени идиотизма (врожденного слабоумия). Вся эта картина последствий гипофункции щитовидной железы получила название *кретинизм* (рис. 40).

Причину ослабления функции щитовидной железы и развития кретинизма, распространенного в некоторых горных местностях, связывают с недостатком йода в почве, откуда берут питьевую воду. Средством предупреждения развития гипофункции щитовидной железы служит добавление небольших количеств йодистого калия к поваренной соли, употребляемой с пищей.

У взрослых лиц недостаточное выделение гормона щитовидной железы приводит к развитию заболевания, которое называется *микседема (слизистый отек)*. При этом заболевании понижается возбудимость центральной нервной системы, психические реакции теряют свою живость, движения и речь замедляются, память резко ухудшается. Одновременно сильно снижается обмен веществ и ослабляется тонус мышц. Все эти явления сглаживаются при лечении тироксином.

При гиперфункции щитовидной железы в организме возникает другой характер изменений, получивший название *Базедова болезнь*. Признаками этого заболевания являются повышение возбудимости нервной системы, увеличение обмена веществ,

учащение сердцебиений, падение веса тела и развитие пучеглазия.

Неблагоприятные последствия усиленной функции щитовидной железы организма отчетливо проявляются при физической работе. При этом больше, чем при нормальном состоянии, увеличивается число ударов сердца, учащается дыхание, повышается температура тела. Лица, имеющие признаки усиленной функции щитовидной железы, отличаются повышенной раздражительностью и быстрой утомляемостью.

В щитовидной железе обнаружен еще один гормон — тирокальцитонин. Он участвует в регуляции обмена кальция и является антагонистом гормона околощитовидных желез.

§ 3. Околощитовидные железы

Рядом со щитовидной железой, а иногда в ее толще располагаются четыре небольшие околощитовидные (паращитовидные) железы. Удаление их вызывает через 2—5 дней приступы судорог и в дальнейшем даже смерть. Гормон околощитовидной железы — *паратиреоидин*, или *паратгормон*,— является важнейшим химическим компонентом в сложном процессе регуляции обмена кальция в организме. Благодаря паратгормону поддерживается постоянный уровень кальция в крови, необходимый для нормальной деятельности нервной системы (развития процесса торможения) и мышц, а также для отложения кальция в костях. Регуляция обмена кальция осуществляется при участии паратгормона, а также витамина D, при недостатке которого, как известно, кости теряют свою прочность.

Понижение функции околощитовидных желез у человека приводит к развитию заболевания, называемого тетанией, при котором отмечается склонность к возникновению приступа судорог. При гипофункции околощитовидных желез уменьшается содержание кальция в крови, в которой начинает преобладать влияние ионов калия, что обусловливает повышение возбудимости всего двигательного аппарата. В этих условиях от незначительных причин могут развиваться приступы судорог в различных группах мышц, иногда с очень тяжелым характером течения.

При гиперфункции желез происходит мобилизация кальция из костей и содержание его в крови увеличивается. Это приводит к нарушению функций органов пищеварения (появляются понос, рвота) и сердечно-сосудистой системы.Избыток кальция в крови обусловливает также понижение возбудимости коры полушарий головного мозга, вследствие чего появляются вялость и апатия. Кости, лишенные кальция, становятся податливыми и даже при незначительных нагрузках могут подвергаться переломам.

§ 4. Поджелудочная железа

Поджелудочная железа, являющаяся смешанной железой, одновременно осуществляет как внешнюю секрецию — выделение важнейшего пищеварительного (поджелудочного) сока, так и внутреннюю — выделение в кровь гормона *инсулина*. В состав этого гормона входят цинк и некоторые аминокислоты. Местом образования гормона являются островки особой ткани, вкрапленные в основную массу вещества железы, — островки Лангерганса.

Инсулин участвует в *регуляции углеводного обмена и способствует отложению* гликогена в печени и мышцах. При недостаточном выделении инсулина возникает тяжелое нарушение обмена, которое приводит к заболеванию, известному под названием *диабет, или сахарное мочеизнурение*. В организме при этом наблюдается ряд расстройств, в первую очередь нарушения в углеводном обмене. Эти нарушения углеводного обмена заключаются в следующем:

1. Ткани тела теряют способность усваивать углеводы, в связи с чем в крови вдвое и более повышается уровень содержания глюкозы (с 0,1 до 0,4%). Это приводит к выведению больших количеств сахара с мочой (до 100 г и более в сутки), которая приобретает сладковатый вкус. Концентрация сахара в моче может доходить до 5% и больше.

2. Появляется жажда, и в связи с приемом жидкостей увеличивается количество выделяемой мочи (полиурия), которое может доходить до 6—10 л в сутки, причем с мочой теряется много сахара.

3. В печени и мышцах резко уменьшается количество отложенного гликогена, вследствие чего значительно снижается физическая работоспособность человека.

В связи с плохим усвоением углеводов клетками в организме начинается усиленное расходование жиров и белков. До 60% усвоенного белка превращается в глюкозу. Существенные изменения в характере обмена веществ приводят к образованию промежуточных кислых продуктов при распаде жиров и белков, вызывают ацидоз (накопление кислых продуктов в крови), уменьшение щелочного резерва крови и возникновение одышки. В тяжелых случаях такие изменения могут привести к значительному расстройству дыхания, потере сознания и смерти (диабетическая кома).

Введение в организм гормона инсулина при заболевании диабетом восстанавливает нарушенную способность тканей использовать углеводы. Инсулин повышает способность печени синтезировать и откладывать гликоген, а также усиливает процессы окисления глюкозы в тканях. При введении инсулина содержание сахара в крови уменьшается в 3—4 раза и около по-

ловины его может откладываться в виде гликогена в мышцах. Как установлено, основным местом приложения действия инсулина является мышечная ткань.

Выделение инсулина регулируется нервной системой, секреторными нервами которой служат волокна блуждающего нерва. Существенное значение имеют также гормональные факторы, в частности гормоны надпочечников. Большая роль в регуляции выделения инсулина принадлежит уровню содержания глюкозы в крови. При понижении этого уровня секреция гормона увеличивается, при повышении — уменьшается.

Поджелудочная железа выделяет и другие гормоны — *глюкагон,* повышающий уровень сахара в крови, а также *липокаин,* регулирующий жировой обмен в печени, *ваготонин,* повышающий тонус блуждающего нерва и увеличивающий образование эритроцитов в крови, и *центропнеин,* способный возбуждать дыхательный центр и расширять бронхи. Этот гормон улучшает также транспорт кислорода и тем самым повышает устойчивость организма к недостатку кислорода.

§ 5. Надпочечники

Надпочечники представляют собой небольшие железы, расположенные на верхнем полюсе почек. Они состоят из двух слоев: наружного — коркового — и внутреннего — мозгового — и представляют собой как бы две самостоятельные железы внутренней секреции — кору надпочечников и мозговое их вещество. Клеточные элементы обоих слоев, хотя и входят в состав единого органа, имеют различное происхождение и различную функцию. К органу подходят симпатические нервные волокна, особенно богато снабжающие клетки ее мозговой части.

Кора надпочечников. Гормоны коры надпочечников имеют жизненно важное значение. Если в эксперименте у собаки удалить мозговое вещество надпочечников и сохранить корковое, то животное продолжает жить. В противном случае, т. е. при сохранении только мозгового вещества, через несколько часов наступает смерть.

При гипофункции коры надпочечников у человека развиваются нарушения, известные под названием «бронзовая болезнь». При этом наблюдаются значительное исхудание, быстрая утомляемость, исключающая возможность мышечной работы, и появление бронзового оттенка цвета кожи. В условиях усиленной деятельности коры надпочечников в детском возрасте происходит преждевременное образование половых гормонов и раннее половое созревание.

Из коры надпочечников выделено более 40 химических веществ *кортикостероидов,* из которых только 8 являются физиоло-

гически активными. Гормоны коры можно разделить на три группы: первую составляют *минералкортикоиды* (альдостерон, кортикостерон), регулирующие минеральный и водный обмен; вторую — *глюкокортикоиды* (кортизон, гидрокортизон), влияющие на углеводный и белковый обмен; третью — *половые гормоны* (андроген, эстраген, прогестерон), регулирующие формирование первичных и вторичных половых признаков и развитие беременности.

Гормоны коры надпочечников влияют на уровень мышечной работоспособности и физическую силу человека. Одному из них — кортикалину (гормон отдыха) — приписывают улучшение способности восстанавливать силы организма после утомительной работы. Он ускоряет синтез гликогена в мышцах и тем самым повышает их работоспособность. Гормоны коры способствуют также выделению почками продуктов белкового обмена и могут воздействовать на инкреторную функцию половых желез.

Гормоны коры надпочечников, в особенности глюкокортикоиды, принимают активное участие в реакциях приспособления организма к сильным и неблагоприятным воздействиям среды: болевым раздражениям, холоду, недостатку кислорода, отравлениям, большим физическим нагрузкам и т. п. (Г. Селье). Эти воздействия вызывают в организме *состояние напряжения (стресс)*, в результате чего возникает ряд приспособительных изменений, получивших название «общий адаптационный синдром». Селье различает три стадии развития этого синдрома. *I стадия,* называемая «реакцией тревоги», сопровождается усиленным выделением глюкокортикоидов в кровь. Это содействует приспособлению организма к действию раздражителя. *II стадия — стадия «резистентности»* — характеризуется повышенным количеством гормонов коры надпочечников в крови, что способствует развитию устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям. В этой стадии наблюдается разрастание ткани коры. *III стадия — стадия истощения* — характеризуется тем, что железа уже не может выделять достаточное количество защитных гормонов. Это нарушает процесс приспособления, и состояние организма ухудшается.

В развитии «общего адаптационного синдрома» участвуют адренокортикотропный гормон гипофиза и глюкокортикоиды коры надпочечников. Их называют «адаптивными гормонами».

Организм, не тренированный в условиях действия факторов, вызывающих состояние стресса, не обладает способностью к секреции достаточного количества глюкокортикоидов. Вследствие этого он оказывается недостаточно устойчивым к действию различных неблагоприятных раздражителей внешней среды.

Рациональная тренировка, в частности путем физических упражнений, повышает функции коры надпочечников и увеличивает стойкость организма к действию стрессоров, в том числе

таких, как пониженное атмосферное давление, перегревание, проникающая радиация и др. При этом наблюдается разрастание тканевых элементов (гиперплазия) коры надпочечников.

Таким образом, мышечная тренировка, способствуя усилению гормональной функции коры надпочечников, повышает защитные силы организма. Следовательно, физические упражнения представляют собой один из весьма важных способов повышения сопротивляемости организма к действию различных неблагоприятных факторов окружающей среды.

Мозговое вещество надпочечников выделяет гормоны, являющиеся производными катехола — катехоламины: *адреналин* и *норадреналин*. Адреналину принадлежит очень важная роль в организме вследствие его многообразного влияния на различные функции. Влияние этого гормона на разные органы (исключая потовые железы) подобно действию симпатических нервов. Адреналин быстро разрушается в тканях, и влияние его носит относительно кратковременный характер (гормон «короткого действия»).

Попадая в кровь, адреналин воздействует на деятельность сердечно-сосудистой системы, вызывая учащение ритма и увеличение силы сердечных сокращений, сужение артерий и повышение общего кровяного давления. В желудочно-кишечном тракте он тормозит двигательную деятельность, в мочевом пузыре расслабляет детрузор и сокращает внутренний жом (сфинктер). Действуя на радиальные волокна мышц зрачка, адреналин расширяет его. Подобно симпатическим нервам, он способствует восстановлению работоспособности скелетных мышц при утомлении. Воздействуя на гладкие мышцы селезенки, этот гормон содействует выходу крови в сосудистое русло. Значительное влияние он оказывает на углеводный обмен, стимулируя распад гликогена (гликогенолиз) в печени и мышцах. Вследствие этого увеличивается содержание сахара в крови (гипергликемия).

Выделение адреналина надпочечниками регулируется нервной системой рефлекторным путем. Секреторными нервами являются ветви симпатического (чревного) нерва. Увеличение секреции адреналина при мышечной деятельности, а также перед стартом имеет большое значение для улучшения работоспособности организма. Это связано с повышением кровяного давления, выходом крови из депо, расширением сосудов работающих мышц и сердца, увеличением содержания сахара в крови. Гормон действует на ретикулярную формацию и повышает активность коры больших полушарий.

Секреция адреналина усиливается при эмоциональных реакциях (боль, гнев, страх). В этих случаях резко возрастает содержание гормона в крови, что свидетельствует о важной роли нервной системы, в том числе коры больших полушарий, в регуляции деятельности желез внутренней секреции.

Норадреналин влияет на мышцы кровеносных сосудов, усиливая, как и адреналин, их тонус. Однако на отдельные органы, в частности на матку, адреналин и норадреналин действуют в противоположном направлении.

§ 6. Придаток мозга (гипофиз)

Придаток мозга, гипофиз, расположен на основании мозга и присоединен ножкой к подбугровой области. Через ножку секрет гипофиза может поступать непосредственно в полость третьего желудочка мозга. Таким образом, гипофиз и центры подбугровой области составляют как бы единую функциональную систему.

Железа состоит из двух частей: передней (железистой) доли и задней (нервной) доли.

Гормоны гипофиза по характеру их действия можно разделить на две группы. К первой относятся гормоны, непосредственно влияющие на те или иные функции в организме (рост тела, обмен веществ, тонус сосудов, образование мочи почками). Ко второй группе — гормоны, влияющие на функции других желез и через них на различные процессы в организме. Придаток мозга, как установлено, оказывает влияние на деятельность всех желез внутренней секреции. Поэтому его не без основания называют «мотором эндокринной функции» в организме.

Гормоны передней доли гипофиза. В передней доле придатка мозга выделяются две группы гормонов. К первой группе относятся: 1) *гормон роста;* 2) *пролактин* (стимулирует отделение молока); 3) *бромгормон* (влияет на обмен веществ).

Ко второй группе принадлежат: 1) *гормон, действующий на щитовидную железу (тиреотропный);* 2) *гормон, действующий на кору надпочечников (адренокортикотропный);* 3) *гормоны, действующие на половые железы (гонадотропные).*

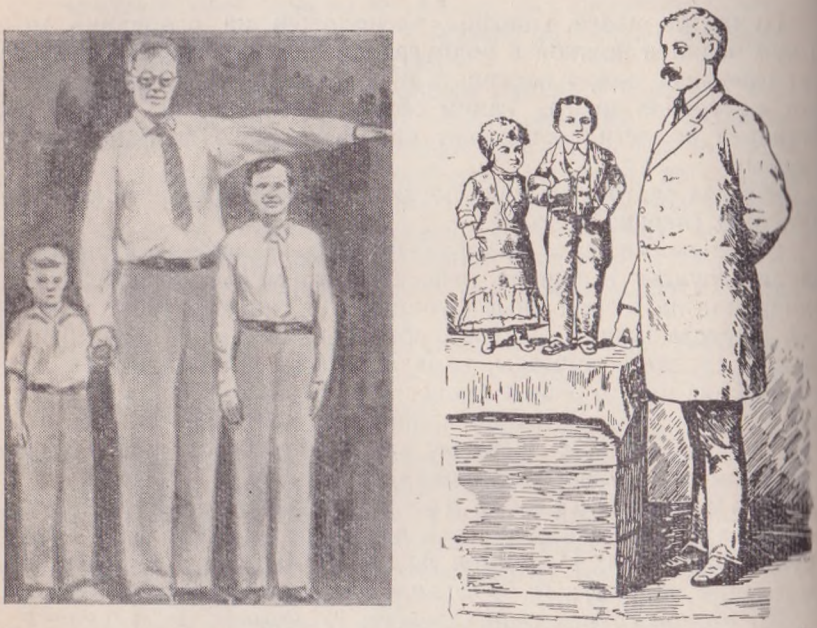
При гиперфункции передней доли железы в детском возрасте возникает усиленный рост тела в длину — *гигантизм.* В этом случае рост может доходить до 2,5 м и более (рис. 41, *А*).

Если усиление функции придатка мозга возникает у взрослого человека, когда процессы роста тела в длину уже закончены, наблюдается *акромегалия* — усиленный рост отдельных, преимущественно дистальных, частей тела. Увеличиваются стопы ног, кисти рук, кости лица, нос, язык.

При ослаблении функции придатка мозга в раннем возрасте нарушаются процессы окостенения хрящей, задерживается развитие половых признаков и останавливается рост тела (карликовость). Однако при этом сохраняются правильные пропорции тела и относительно нормальный уровень психического развития (рис. 41, *Б*). Этим гипофизарные карлики отличаются от кретинов.

При гипофункции гипофиза иногда возникают глубокие нарушения в обмене веществ. В одних случаях это приводит к значительному общему ожирению — гипофизарное ожирение, в других случаях развивается резкое исхудание — гипофизарная кахексия.

Гормоны задней доли гипофиза. В задней доле ги-



А *Б*

Рис. 41. Изменение роста при гиперфункции и гипофункции гипофиза: *А* — случай гигантизма (справа — человек нормального роста); *Б* — гипофизарные карлики рядом с человеком нормального роста

пофиза выделяются: 1) *антидиуретический гормон* — влияет на водный обмен и уменьшает количество окончательной мочи в результате увеличения реабсорбции воды в почечных канальцах; 2) *вазопрессин* — суживает сосуды и повышает кровяное давление; 3) *окситоцин* — способствует сокращению мускулатуры матки. При нарушении функции задней доли придатка возникает заболевание — несахарное мочеизнурение. Появляется жажда, почки теряют способность концентрировать мочу вследствие нарушения реабсорбции и количество выводимой окончательной мочи может возрастать до 10—15 л в сутки.

§ 7. Половые железы

Половые железы выполняют двойную функцию. Наружный отдел железы является местом образования половых клеток, служащих для продолжения рода, во внутреннем отделе образуются половые гормоны.

Мужские половые железы выделяют несколько гормонов, наиболее активным из которых является *тестостерон*. Этот гормон принимает участие в развитии вторичных половых признаков и в формировании всего облика, свойственного мужчине.

Женские половые железы выделяют также несколько гормонов, самым активным среди которых является *фолликулин*. Он оказывает действие на формирование вторичных половых признаков и облика, свойственного женщине.

Железой внутренней секреции является также плацента (детское место), развивающаяся по мере внутриутробного роста ребенка. В определенный период беременности плацента начинает выделять гормоны, участвующие в регуляции некоторых процессов, связанных с беременностью.

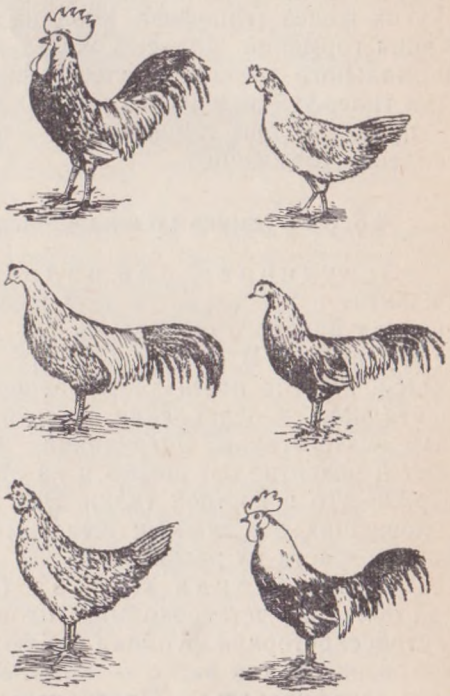


Рис. 42. Изменение пола посредством удаления и пересадок половых желез: 1-й ряд: слева — нормальный петух, справа — нормальная курица; 2-й ряд: слева — кастрированный петух, справа — кастрированная курица; 3-й ряд: слева — кастрированный петух, которому пересажен яичник, справа — кастрированная курица, которой пересажен семенник

Значение в организме половых гормонов для развития внешних половых признаков доказывается в опытах с удалением и пересадкой желез. Если, например, удалить половые железы у петуха и у курицы, то после кастрации они по виду начинают приближаться к среднему, бесполому типу (рис. 42). Пересадка им половых желез противоположного пола приводит к развитию внешних признаков и реакций, присущих противоположному полу: петух приобретает признаки и черты поведения, свойственные курице (феминизация), курица — качества, свойственные петуху (маскулинизация).

Как оказалось, пересадка старым животным половых желез, взятых от молодых, приводит к усилению всех функций старого организма и производит омолаживающее воздействие. В результате этих опытов возникла идея о возможности «омолаживания» организма путем таких пересадок. Однако результаты пересадок не оправдали надежд, так как получаемый эффект в них был кратковременным.

Регуляция инкреторной функции половых желез осуществляется, с одной стороны, нервной системой, с другой — гормонами других желез (гипофиза, коры надпочечников). Уровень содержания гормонов половых желез имеет большое значение для нормального течения процесса высшей нервной деятельности. При гиперфункции желез наблюдается усиление возбудительного процесса, при гипофункции — ослабление возбудительного и усиление тормозного.

§ 8. Загрудинная и шишковидная железы

Загрудинная, или вилочковая, железа (тимус). Развитие и деятельность этой железы продолжаются только до периода полового созревания (до 13—15 лет), после чего она атрофируется. В редких случаях деятельность тимуса затягивается, и тогда наблюдается задержка полового развития (инфантилизм) и ослабление сопротивляемости организма различным воздействиям. Загрудинная железа оказывает влияние на рост и развитие организма и на обмен кальция, способствуя задержке его в костной ткани. Эта железа находится в сложных отношениях с половыми железами, задерживая до определенного возраста их развитие.

Шишковидная железа (эпифиз). Она расположена над областью четверохолмия головного мозга. Считается, что ее внутрисекреторная функция наблюдается только в детском периоде развития, так как с 7—8-летнего возраста эта железа начинает атрофироваться. Предполагают, это эпифиз выделяет гормон, задерживающий развитие мужских половых желез, так как ослабление функции эпифиза в детском возрасте вызывает преждевременное половое созревание и раннее развитие вторичных половых признаков. При повышенной функции шишковидной железы наблюдается ожирение.

§ 9. Значение деятельности желез внутренней секреции для физической работоспособности человека

Мышечная работа человека тесно связана с деятельностью эндокринных желез. Еще в 80-х годах прошлого столетия Броун-Секар, будучи в преклонном возрасте, испробовал на себе вли-

ние экстракта половых желез. Он отметил значительное повышение работоспособности в результате действия половых гормонов.

Понижение мышечной работоспособности, проявляющееся в виде легкой утомляемости, — один из главных признаков ослабления функции надпочечников и недостаточного выделения ими гормонов, в особенности гормонов коркового слоя. Сопоставление веса надпочечников у животных одного вида, например крыс, ведущих подвижный образ жизни (диких) и живущих в лаборатории, показало, что вес надпочечников у диких крыс в 3 раза больше, чем у лабораторных. Это свидетельствует о тесной связи функции мышц и железы.

Важное значение для физической работоспособности человека имеет инсулин, при недостаточном выделении которого наблюдается резкое ухудшение двигательных функций. Значительно понижена работоспособность также у лиц с расстройствами функций щитовидной железы. Главной причиной в этих случаях является нарушение деятельности центральной нервной системы. Быстрая утомляемость и слабость мышц служат также характерными признаками нарушения функции придатка мозга.

Особенное значение выделение гормонов придатка мозга (кортикотропного гормона) и кортикостеронов коры надпочечников для мышечной деятельности имеет в процессе развития приспособительных реакций, связанных с повышением устойчивости организма как к напряженным физическим нагрузкам, так и к действию ряда других неблагоприятных факторов (проникающая радиация, гипоксия, высокая температура внешней среды и т. п.). Таким образом, роль эндокринных желез очень важна и в тех случаях, когда, с одной стороны, необходимо обеспечить высокую физическую работоспособность человека, с другой же — повысить устойчивость к разного рода неблагоприятным воздействиям внешней среды.

Глава IX

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА

§ 1. Понятие о двигательном аппарате

Рефлекторная природа двигательной деятельности. Основное условие жизни — взаимодействие организма с внешней средой. В этом взаимодействии существенную роль играет двигательная деятельность. Благодаря способности к движению животное может находить себе пищу, защищать свою жизнь, производить потомство и обеспечивать его существование. Только при помощи разнообразных и сложных движений человек совершает трудовую деятельность, общается с дру-

гими людьми (речь, письмо), создает произведения искусства, занимается спортом.

Любое движение, производимое животным или человеком, обусловлено воздействиями внешней среды или процессами, происходящими внутри организма. Как показал И. М. Сеченов, причинно обусловленными являются не только непроизвольные, но и произвольные движения. Таким образом, двигательная деятельность животных и человека по своей физиологической природе есть рефлекторная деятельность.

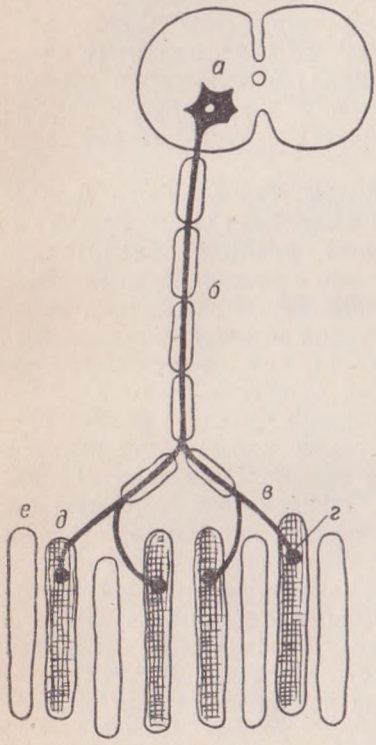


Рис. 43. Схема строения двигательной единицы:

а — тело двигательной нервной клетки; *б* — двигательное нервное волокно; *в* — его разветвления; *г* — нервно-мышечный синапс; *д* — мышечные волокна, иннервируемые данной нервной клеткой; *е* — мышечные волокна, иннервируемые другими нервными клетками

Двигательный аппарат позвоночных животных. Собственно двигательным аппаратом принято называть систему органов и тканей, входящих в состав исполнительной (эфферентной) части рефлекторных дуг, осуществляющих функцию движений. У человека и других позвоночных животных двигательный аппарат состоит из: 1) двигательных нервных клеток, или *мотонейронов,* длинные отростки (аксоны) которых идут к мышцам; 2) *поперечнополосатых скелетных мышц;* 3) *костей скелета* с их *суставами* и *связками.* Мотонейроны расположены в сером веществе спинного и продолговатого мозга. Их аксоны направляются к мышцам в составе спинальных или черепномозговых нервов. Импульсы из центральной нервной системы передаются через двигательные нейроны к мышцам, вызывают их сокращение, что действует на кости скелета, поддерживая определенное положение тела в пространстве или производя разнообразные движения.

В естественных условиях целостного организма двигательный аппарат управляется импульсами, поступающими к мотонейронам от высших двигательных центров головного мозга. У человека высшим органом, управляющим работой двигательного аппарата, является кора больших полушарий.

Двигательная нервно-мышечная единица. Функция движения осуществляется скелетными мышцами, которые побуждаются к деятельности импульсами, приходящими к ним по нервам. Естественно, что при изучении двигательного аппарата основное внимание должно быть обращено на его нервную и мышечную части.

Многие сведения об основных физиологических закономерностях работы двигательного аппарата были получены при изучении изолированного нервно-мышечного препарата, состоящего из какой-либо скелетной мышцы и иннервирующего ее нерва. В таких опытах широко используется нервно-мышечный препарат лягушки, включающий седалищный нерв и икроножную мышцу. Посредством прямого раздражения или через раздражение нерва мышца может быть приведена в состояние деятельности. В этих простых условиях можно получить ряд важных данных о физиологии нерва и мышцы.

Нужно, однако, иметь в виду, что нервные стволы и мышцы — это сложные образования, состоящие из большого количества элементарных возбудимых образований — нервных и мышечных волокон. Поэтому для получения точных сведений об основных закономерностях работы двигательного аппарата необходимо изучить деятельность элементарных функциональных единиц, его образующих. Гистологические и физиологические исследования показывают, что функциональной единицей являются двигательный нейрон и иннервируемая им группа мышечных волокон. Это элементарное образование называется *нервно-мышечной двигательной единицей.*

На рис. 43 дана схема строения двигательной единицы. *Тело двигательной нервной клетки* расположено в спинном или продолговатом мозгу. Ее длинный отросток — *аксон,* или *двигательное нервное волокно,* — в составе того или иного нерва идет до мышцы и разветвляется на множество веточек. Каждая конечная веточка доходит до отдельного *мышечного волокна.* Между нервным волокном и мышечным имеется особое промежуточное образование — *нервно-мышечный синапс* (соединение), или нервно-мышечное окончание; через него импульсы с нервного волокна передаются на мышечное. Таким образом, один мотонейрон иннервирует целую группу мышечных волокон. Например, в мышцах глазного яблока одно нервное волокно иннервирует 3—6 мышечных, в больших мышцах туловища и конечностей — 150—160. Двигательная единица функционирует как единое целое: импульсы, посылаемые мотонейроном, приводят в действие все мышечные волокна, ее образующие.

Каждая мышца и ее нерв включают в себя несколько сотен и даже тысяч двигательных единиц. При равных условиях раздражения нервные центры приводят в действие равное число двигательных единиц — в одних случаях все, в других — только

часть их. Возможность вовлечения в реакцию разного количества двигательных единиц имеет важное значение в согласовании величины ответа мышцы с силой действующего раздражителя.

§ 2. Возбудимость и ее измерение

Раздражителями тканей и органов могут быть различные виды энергии. Возбуждение нерва и мышцы можно вызвать путем механического, химического, теплового, электрического и других воздействий. При этом характер реакции не зависит от вида раздражения. В ответ на любое раздражение в нерве будет возникать нервный импульс, что приводит к сокращению мышцы.

Возбудимость различных клеток неодинакова. Она выше у тех из них, которые специализировались к восприятию воздействий среды (рецепторы), к передаче сигналов в другие системы (нервные клетки с их отростками) и к быстрому реагированию на воздействия (мышечные клетки).

Но и возбудимость одних и тех же клеток не остается постоянной. Она изменяется под влиянием различных условий, например в результате утомления. Между тем уровень возбудимости имеет большое значение для деятельности клеток и всего организма в целом. Так, от уровня возбудимости центральной нервной системы и двигательного аппарата в значительной мере зависит успех выполнения различных спортивных упражнений. В повышении возбудимости систем организма до оптимального (наиболее благоприятного) уровня заключается в основном значение рационально построенной разминки. Величина возбудимости — важная характеристика функционального состояния тканей. Поэтому ее измерение имеет большое теоретическое и практическое значение.

Возбудимость нервной и мышечной тканей обычно определяют при помощи электрического раздражителя. Его легко варьировать по силе и длительности. Кроме того, для этих тканей электрический раздражитель является адекватным (соответствующим их функциональным особенностям), так как в естественных физиологических условиях деятельность нерва и мышцы всегда сопровождается возникновением электрических процессов.

Действие постоянного тока на ткань (полярный закон, электротон). Электрический ток вызывает процесс возбуждения в ткани лишь в моменты его *замыкания, размыкания* или *резкого изменения силы*. При этом возбуждение возникает в участках ткани, к которым приложены электроды, т. е. у полюсов,— полярный закон. При *замыкании* тока возбуждение возникает у *катода*; у анода в это время возбудимость понижается. При *размыкании* же, наоборот, возбуждение возникает у *анода*, а у катода возбудимость понижается.

С полярным законом тесно связаны явления *электротона*. Они заключаются в том, что электрический ток вызывает изменения возбудимости живой ткани. Эти изменения наиболее выражены в участках ткани, расположенных у полюсов, и снижаются по мере удаления от них. При замыкании и во время прохождения тока через ткань возбудимость ее в области катода повышается, а у анода понижается; в момент размыкания тока, наоборот, возбудимость в области анода повышается, а у катода понижается.

Порог возбудимости. Различные факторы внешней и внутренней среды вызывают возбуждение лишь в том случае, если они имеют необходимую для этого силу и длительность. Раздражения, более слабые или более кратковременные, чем эти, не вызывают видимых признаков возбуждения. Это обстоятельство может быть использовано для исследования возбудимости. Чем легче вызвать возбуждение, чем меньшая требуется для этого сила раздражителя, тем выше возбудимость ткани.

Минимальная сила раздражения, которая необходима, чтобы вызвать возбуждение ткани, характеризует так называемый порог возбудимости данной ткани и называется *пороговой силой*. Чем выше порог возбудимости, т. е. чем больше пороговая сила раздражающего тока, тем ниже возбудимость ткани. При пользовании электрическим раздражителем порог возбудимости может быть выражен в амперах или вольтах (или в долях их). Если порог возбудимости одного нерва равен, например, 1 ма (т. е. пороговая сила раздражающего тока равна одному миллиамперу), а порог возбудимости другого нерва — 5 ма, то это указывает на бóльшую возбудимость первого нерва по сравнению со вторым.

По своему физиологическому значению раздражения могут быть *подпороговыми*, т. е. недостаточными для вызова возбуждения, *пороговыми и надпороговыми*.

Местные подпороговые изменения. Для понимания процесса возникновения бегущей волны возбуждения большое значение имеют опыты с подпороговыми раздражениями. Эти опыты показывают, что на катоде раздражающего тока возникновению распространяющейся волны возбуждения предшествуют местные подпороговые изменения. Величина подпороговых изменений пропорциональна силе раздражения. Когда эти изменения достигают определенной (пороговой) величины, возникает волна возбуждения. По своей природе подпороговые изменения представляют собой результат перемещения ионов и изменения физико-химических свойств раздражаемой ткани.

Значение силы и длительности раздражения. Для возникновения возбуждения решающее значение имеет сила раздражения. Чем сильнее раздражение, тем интенсивнее развиваются подпороговые изменения в ткани. Не меньшее значе-

ние имеет и время действия раздражителя, т. е. длительность раздражения. Для того чтобы местные процессы возбуждения достигли порогового уровня, требуется определенное время. Даже достаточные по силе раздражения (пороговые и надпороговые), чтобы возбудить ткань, должны действовать в течение определенного времени. Если уменьшить время их действия, то, несмотря на интенсивность нарастания изменений в ткани, они не достигнут порогового уровня.

Между этими двумя факторами — силой раздражения и его длительностью — существуют закономерные соотношения. Чем

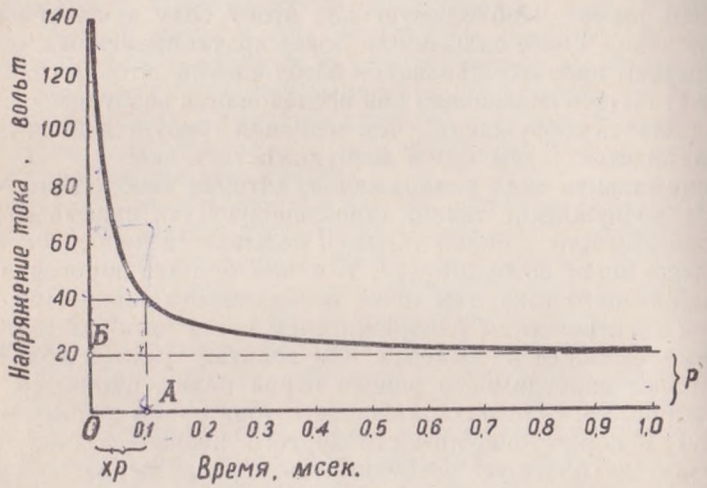


Рис. 44. Кривая силы — длительности раздражения.
ОБ — реобаза; *ОА* — хронаксия; *р* — величина реобазы; *хр* — величина хронаксии

больше сила раздражения, тем интенсивнее подпороговые изменения, тем скорее они достигнут порогового уровня и *тем меньшая потребуется* для этого *продолжительность раздражения*. И, наоборот, чем длительнее раздражение, тем при меньшей его силе подпороговые изменения могут достичь пороговой величины.

Соотношения между силой раздражения и его длительностью, которые необходимы для вызова возбуждения, можно изобразить в виде кривой на графике. На рис. 44 представлен такой график: на оси абсцисс отложено время действия раздражающего тока, на оси ординат — его пороговая сила (или напряжение). Кривая, связывающая силу и длительность раздражения, получила название кривой «силы — длительности».

Как следует из графика, *чем слабее* применяемый *раздражитель*, тем *дольше он должен действовать* на ткань, чтобы вызвать

возбуждение; уменьшение силы раздражения может быть компенсировано увеличением его длительности. Точные измерения показывают, однако, что такая компенсация возможна лишь в определенных границах. Когда уровень силы раздражения снижается до некоторой предельной величины, раздражитель уже не может вызвать возбуждения, сколько бы времени ни продолжалось его действие. На графике это выражается в том, что правая часть кривой силы — длительности перестает приближаться к оси абсцисс и начинает идти параллельно ей.

Кривая силы — длительности раздражения выражает общую для всех возбудимых образований закономерность. Она характеризует функциональные свойства тканей гораздо полнее, чем один лишь порог возбудимости. В этой кривой учитывается не только необходимая для возбуждения сила раздражения, но и требующаяся при этой силе длительность производимого раздражения.

В зависимости от свойств тканей абсолютные величины длительности и силы раздражений для разных образований различны. Так, например, кривая силы — длительности поперечнополосатых мышц лежит в области тысячных и сотых долей секунды, кривая же гладких мышц — в области десятых долей секунды и целых секунд. Различная *шкала времени* характеризует скорость развития подпороговых изменений до порогового уровня.

Реобаза и хронаксия. Исследование всей кривой силы — длительности для разных тканей — весьма длительный процесс. Л. Лапик предложил ограничиться при выяснении свойств живой ткани исследованием двух величин раздражения, характеризующих ткань, которые он назвал реобазой и хронаксией.

Реобаза есть наименьшая сила, или наименьшее напряжение, тока (постоянного), которая необходима, чтобы при неограниченном времени воздействия вызвать реакцию ткани.

Реобаза выражается в единицах силы или напряжения тока, она представляет собой отрезок оси ординат *ОБ* (см. рис. 44). По величине реобазы можно судить о возбудимости различных тканей организма. Чем меньше реобаза, тем более возбудима ткань.

Хронаксия есть наименьшее время, в течение которого необходимо воздействовать на ткань током, равным удвоенной реобазе, чтобы вызвать ее минимальную реакцию. Хронаксия выражается в единицах времени; она представляет собой отрезок оси абсцисс *ОА* (см. рис. 44). По величине хронаксии можно судить о скорости возникновения возбуждения в ткани. Чем меньше хронаксия, тем быстрее протекают подпороговые изменения в ткани, тем быстрее возникает волна возбуждения. Реобаза и хронаксия являются, таким образом, важными показателями функционального состояния тканей — их возбудимости и функциональной подвижности.

§ 3. Возбуждение

Возбуждение представляет собой сложную систему энергетических, химических, структурных и иных изменений в клетке, обусловливающих ее специфическую деятельность. Возбуждение в нервной и мышечной клетках имеет характер волны, быстро нарастающей до максимума и затем постепенно ниспадающей. Эта волна получила название *импульса,* что значит побуждение, толчок. Подробная характеристика нервного и мышечного импульса будет дана в последующих параграфах.

Возбуждение и проведение возбуждения, как и любая другая деятельность живых клеток, сопровождается расходованием энергии. Для восстановления исходного состояния возбудимых структур после возбуждения также необходима энергия. Ее источником является обмен веществ — в конечном итоге окисление различных органических соединений, богатых потенциальной химической энергией.

§ 4. Электрические явления, возникающие при возбуждении

Потенциал действия и ток действия. Под влиянием раздражения происходят изменения физико-химических свойств живой ткани и перегруппировка ионов, в результате которой получается разная их концентрация в различных участках тканей. Когда эти изменения достигают определенной величины, возникает состояние возбуждения. При этом *участок ткани,* где появилось *возбуждение*, всегда становится *электроотрицательным* по отношению к участкам, где возбуждения нет. Электроотрицательный потенциал в месте возбуждения получил название *потенциала действия.*

Разность потенциалов между возбужденным и невозбужденным участками ткани служит причиной возникновения местных электрических токов, *или токов действия,* играющих важную роль в распространении волны возбуждения.

Потенциал действия длится столько же времени и распространяется с такой же скоростью, как и волна возбуждения в целом. Протекание волн возбуждения и их движение по нервному или мышечному волокну могут быть точно охарактеризованы посредством записи потенциалов действия. Поэтому регистрация биоэлектрических процессов широко применяется при изучении деятельности двигательного аппарата.

Принцип регистрации биоэлектрических потенциалов. Электрические потенциалы, возникающие при возбуждении нервов и мышц, очень малы (тысячные доли вольта) и очень кратковременны (тысячные доли секунды). Для их

записи необходима очень чувствительная и быстродействующая аппаратура.

Потенциалы отводятся от живой ткани металлическими или жидкостными электродами. Сначала с помощью электронного усилителя потенциалы усиливаются в несколько тысяч раз. Затем они подаются на безынерционный регистрирующий аппарат — осциллограф. Полученная таким образом запись потенциалов действия называется *осциллограммой*. Для определения величины отводимых биопотенциалов на осциллограмме регист-

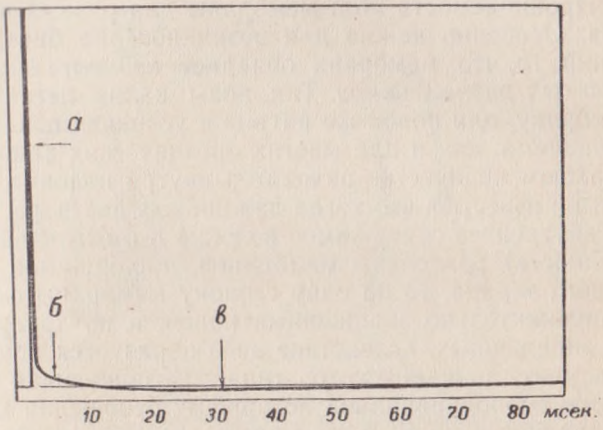


Рис. 45. Составные компоненты потенциала действия в соматическом нервном волокне млекопитающих:
а — пик потенциала; *б* — следовой отрицательный потенциал; *в* — следовой положительный потенциал

рируется также калибровочный сигнал определенного напряжения. При определении длительности потенциалов или их частоты на осциллограмме производится запись отметчика времени.

Структура потенциала действия. С помощью мощных усилителей биопотенциалов было обнаружено, что потенциал действия отчетливо распадается на две части — относительно высоковольтный, но кратковременный пик и низковольтные, но длительные *следовые потенциалы* (рис. 45). Так, например, в двигательном нервном волокне млекопитающих пик потенциала действия достигает величины 120 мв, но длится всего лишь 0,5 мсек. Крутое ниспадание пика резко приостанавливается, переходя в следовой отрицательный потенциал. Максимальная величина этого потенциала (при одиночном раздражении) не превышает 2 мв, однако длительность доходит до 15 мсек. Вслед за этим место возбуждения становится электроположительным — возникает следовой положительный потенциал, достигающий величины 0,1 мв и длящийся 50 мсек.

Аналогичную сложную картину электрических изменений можно наблюдать и в мышечном волокне. И здесь потенциал действия состоит из большого кратковременного пика и небольших, но длительных следовых потенциалов.

§ 5. Ионная теория возбуждения

Нервное и мышечное волокна покрыты тонким слоем липоидных и белковых молекул, образующих поверхностную *мембрану* волокна. Проницаемость этой мембраны для разных веществ не одинакова. Особенно важно для возникновения биоэлектрических явлений то, что мембрана обладает *избирательной проницаемостью для разных ионов*. Так, ионы калия легко проходят через мембрану, для ионов же натрия в условиях покоя она почти непроницаема, как и для многих органических анионов, которые в большом количестве находятся внутри волокна. Из физической химии известно, что когда два ионных раствора (в данном случае — внутреннее содержимое волокна и омывающая его тканевая жидкость) разделены мембраной, проницаемой лишь для ионов одного заряда, то по одну сторону мембраны скапливается слой положительно заряженных ионов, а по другую — отрицательно заряженных, вследствие чего образуется концентрационный элемент доннановского типа. Возникающая разность потенциалов пропорциональна логарифму отношения концентраций проницающего по ту и по другую стороны мембраны иона. Поскольку в условиях покоя через мембрану волокна проходят только ионы калия, то величина образующейся на ней разности потенциалов будет определяться соотношением концентраций калия внутри волокна и вне его. Микрохимические определения показывают, что концентрация калия внутри волокна примерно в 30 раз выше, чем в тканевой жидкости. При таком соотношении величина разности потенциалов должна быть равна около 90 мв со знаком минус на внутренней поверхности мембраны.

Исследования, выполненные с помощью микроэлектродов (стеклянный капилляр, диаметр кончика которого равен 0,5 мк), показали, что эта расчетная величина совпадает с действительно существующей. Если один электрод ввести внутрь волокна, проколов мембрану, а второй поместить в раствор, окружающий волокно (рис. 46, *А*), то на осциллограмме будет видна разность потенциалов порядка — 90 мв (минус указывает на электроотрицательность внутренней поверхности мембраны). Разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны называется *мембранным потенциалом;* в условиях покоя волокна это будет *потенциал покоя.*

Возбуждение сопровождается изменением ионной проницаемости мембраны, перемещением ионов и вследствие этого изме-

нением мембранного потенциала. Рассмотрим эти процессы последовательно. Возбуждение возникает на катоде раздражающего тока, где отрицательный полюс притягивает положительно заряженные ионы внутреннего содержимого волокна. Вследствие этого внутренний электроотрицательный заряд мембраны в точке раздражения уменьшается — начинается *деполяризация* волокна, т. е. уменьшение мембранного потенциала. Деполяризация сопровождается *увеличением проницаемости мембраны* —

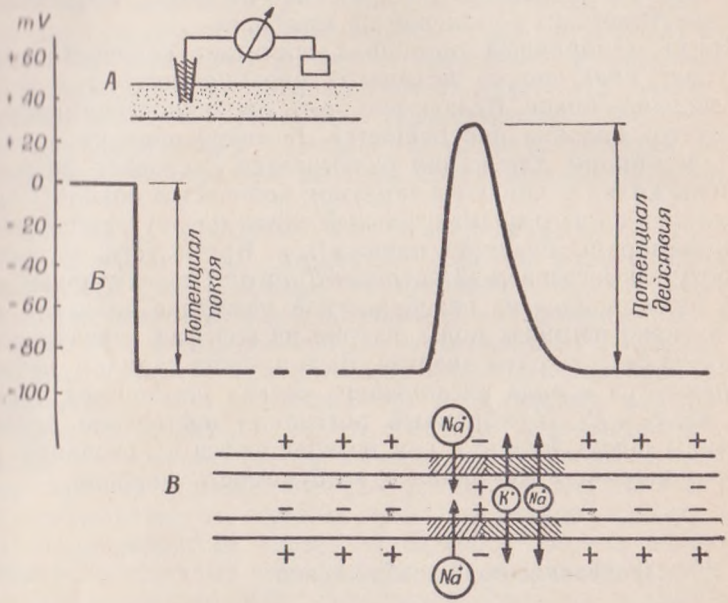


Рис. 46. Схема электрических процессов на поверхностной мембране волокна:

А — расположение отводящих электродов в волокне и окружающей жидкости; *Б* — мембранный потенциал, обнаруживаемый при проколе волокна микроэлектродом (потенциал покоя), и его изменение при возбуждении (потенциал действия); *В* — схема перемещения ионов натрия и калия в участке возбуждения

прежде всего для ионов натрия, затем — для ионов калия. В результате ионы натрия, концентрация которых вне волокна в 10 раз больше, чем внутри его, устремляются внутрь волокна (рис. 46, *Б* и *В*). Принося с собой положительные заряды, они углубляют деполяризацию и тем самым еще больше увеличивают проницаемость мембраны. Пока мембранный потенциал не уменьшается с —90 до —50 мв, эти изменения остаются подпороговыми и могут исчезнуть при выключении раздражения. Но, как только мембранный потенциал достигает величины —50 мв, вхождение ионов натрия и дальнейшая деполяризация приобре-

тают неудержимый *самовоспроизводящийся (регенеративный) характер.* В очень короткий промежуток времени отрицательный заряд внутри волокна не только нейтрализуется полностью, но и заменяется положительным — наступает *инверсия мембранного потенциала.* Величина мембранного потенциала может достичь +40 мв. Этот лавинообразный поток ионов натрия внутрь волокна и отображается в виде восходящего колена потенциала действия. В этот момент волокно становится полностью рефрактерным, так как добавочное раздражение не может повысить уровень электрических изменений на мембране.

Когда мембранный потенциал достигает величины +40 мв, наступает *инактивация натриевой проницаемости,* т. е. возврат ее к величине покоя. Вследствие этого проникновение ионов натрия внутрь волокна прекращается. К этому времени проницаемость мембраны для калия оказывается настолько возросшей, что ионы калия начинают в заметном количестве покидать волокно, вследствие чего положительный заряд на внутренней поверхности мембраны начинает понижаться. Кроме того, включается в работу так называемый *натриевый насос* (молекулярный механизм, находящийся на поверхностной мембране волокна), который активно изгоняет ионы натрия из волокна, производя эту работу за счет затраты энергии. Выход ионов калия и натрия и отображается в виде нисходящего колена потенциала действия (рис. 46, *Б* и *В*). Мембранный потенциал постепенно достигает величины покоя, вместе с чем возвращаются к исходному уровню проницаемость мембраны и возбудимость волокна.

§ 6. Проведение волн возбуждения

Электрический механизм проведения. Возбуждение, возникающее в каком-либо участке нервного или мышечного волокна, не остается на месте, а распространяется по волокну с определенной постоянной скоростью. Важную роль в распространении волны возбуждения играют электрические токи действия, возникающие между возбужденным и невозбужденными участками волокна. Во внешней цепи, т. е. в жидкости, покрывающей нервное волокно, токи идут от плюса к минусу (от невозбужденных участков к возбужденному), во внутренней же цепи, т. е. внутри волокна, — от минуса к плюсу. В участке возбуждения токи действия входят внутрь волокна, в невозбужденных же участках выходят из волокна в окружающую среду. В месте выхода тока из ткани происходит повышение возбудимости и может возникнуть возбуждение. На определенном расстоянии от места возбуждения сила токов действия оказывается достаточной, чтобы возбудить волокно. Возбуждение, таким об-

разом, перемещается в новое место. В новом его очаге, в свою очередь, появляется электроотрицательность, в связи с чем возникают новые токи действия, раздражающие следующие участки волокна и передающие возбуждение дальше.

Законы проведения. Возбуждение, бегущее по тому или иному нервному или мышечному волокну, не переходит на соседние волокна. Значение этого *«закона изолированного проведения»* велико. Благодаря ему волны возбуждения могут проводиться по многочисленным волокнам смешанного нерва независимо друг от друга; каждый нервный импульс доходит по совершенно определенному адресу. В результате волокна мышцы могут возбуждаться независимо друг от друга, что играет важную роль в изменении силы сокращения мышцы. Препятствием, не позволяющим токам действия раздражать соседние волокна, является относительно высокое сопротивление оболочек волокна.

Возбуждение, вызванное внешним раздражением в каком-либо месте нервного или мышечного волокна, распространяется от этого места в обе стороны. Это явление получило название *«закона двустороннего распространения возбуждения»*. Однако, начав двигаться в том или ином определенном направлении, оно уже не возвращается обратно. Фактически одностороннее движение возбуждения при потенциальной возможности двигаться в обе стороны обусловлено тем, что позади от переднего края возбуждения волокно находится в состоянии пониженной возбудимости и поэтому не может возбудиться токами действия. В организме возбуждение по нервным волокнам всегда проводится в одном направлении: по афферентным волокнам — от периферии к центрам (вследствие чего эти волокна называют центростремительными) или по эфферентным — от центров к периферии (центробежные волокна). Определенная направленность движения нервного импульса обусловлена тем, что афферентные и эфферентные волокна получают возбуждение от разных образований: первые — от рецепторов, вторые — от нервных клеток.

Величина бегущего по нервному или мышечному волокну потенциала действия не зависит от силы вызвавшего его раздражения, она определяется лишь функциональным состоянием волокна. Независимо от того, каким будет раздражение — пороговым или усиленным в несколько раз, бегущий по волокну потенциал имеет одну и ту же величину. Если функциональное состояние волокна на всем его протяжении одинаково, то и величина бегущих импульсов является одной и той же в любой его точке. С изменением функционального состояния изменяется и величина импульсов. Независимость величины бегущего импульса от силы раздражения и поддержание постоянства этой величины по мере продвижения по волокну получили название закона *«все или ничего»*.

§ 7. Изменения возбудимости ткани при прохождении волны возбуждения

В участке нервного или мышечного волокна, находящегося в состоянии возбуждения, происходят закономерные изменения возбудимости. Эти изменения можно выявить, если вслед за первым одиночным раздражением, вызвавшим волну возбуждения, через те же электроды послать второе такое же раздражение. Ответ на это новое раздражение будет иным, чем на первое, что и свидетельствует об изменении функционального состояния волок-

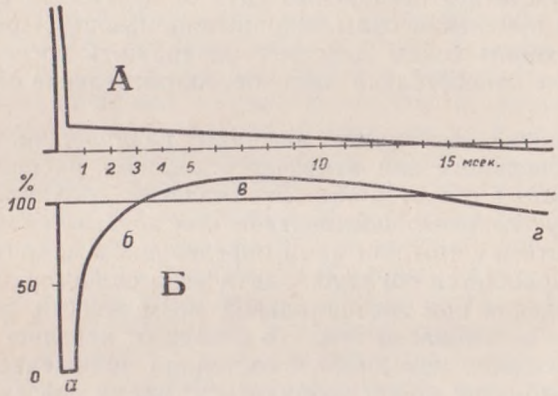


Рис. 47. Соотношение между потенциалом действия и изменениями возбудимости:

А — потенциал действия в двигательном волокне млекопитающего и *Б* — соответствующие ему изменения возбудимости (в % от исходной): *а* — абсолютная рефрактерная фаза; *б* — относительная рефрактерная фаза; *в* — супернормальная фаза; *г* — начало субнормальной фазы

на. Как видно из рис. 47, возбудимость во время прохождения волны возбуждения изменяется трехфазно: сначала происходит понижение возбудимости, затем повышение, далее опять понижение.

Рассмотрим эти фазы последовательно. С момента возникновения возбуждения волокно на некоторое время теряет способность отвечать новым возбуждением на повторное раздражение (см. рис. 47). Эта фаза изменения возбудимых свойств получила название *абсолютной рефрактерной фазы.* В двигательном волокне млекопитающих эта фаза длится 0,5 мсек. Абсолютная рефрактерность сменяется *относительной рефрактерной фазой,* в течение которой возбудимость постепенно восстанавливается. Раздражение, подействовавшее на волокно в эту фазу, уже способно вызвать возбуждение. Однако из-за сниженной возбуди-

мости для этого требуется бо́льшая его сила, чем в условиях покоя. Возникающий при этом потенциал действия имеет малую величину. Чем позже посылается второе раздражение после первого, тем меньшей становится его пороговая сила и тем больше приближается величина возникающего потенциала действия к первоначальной. В двигательном волокне относительная рефрактерная фаза заканчивается через 3 мсек. от начала возбуждения.

Вслед за этим возбудимость волокна становится более высокой по сравнению с исходным уровнем — возникает *супернормальная, или экзальтационная, фаза.* Эта фаза в двигательном волокне заканчивается через 15 мсек. после начала возбуждения. Повышенная возбудимость сменяется пониженной возбудимостью, или *субнормальной фазой,* которая в двигательном волокне заканчивается примерно через 50 мсек.

Цикл изменений возбудимости находится в определенном соотношении с циклом изменений электрического потенциала (см. рис. 47). Рефрактерная фаза по своей длительности соответствует пику потенциала действия, супернормальная фаза — отрицательному следовому потенциалу, а субнормальная — положительному.

В естественных условиях по рефлекторной дуге передаются не одиночные импульсы, а ряды их. Каждый импульс вызывает временное изменение функциональных свойств возбудимой структуры и может влиять на протекание последующих импульсов. Очевидно, что это влияние будет тем больше, чем длительнее цикл изменений возбудимости и чем больше частота импульсов.

§ 8. Функциональная подвижность (лабильность)

Понятие о *функциональной подвижности (лабильности)* было предложено Н. Е. Введенским для характеристики *скорости протекания процессов возбуждения* в различных тканях. От функциональной подвижности, или лабильности, живой ткани зависит ее способность отвечать на раздражения без трансформации ритма. Различные нервные и мышечные волокна, как и другие возбудимые образования, отличаются друг от друга не только по возбудимости, но и по скорости протекания процессов возбуждения. Это видно из того, что продолжительность волны возбуждения в разных возбудимых образованиях различна. Например, пик потенциала действия в двигательных волокнах млекопитающих длится 0,5 мсек., а в симпатических нервных волокнах — 2 мсек. Соответственно неодинакова и продолжительность цикла изменений возбудимости. Разной является и скорость развития подпороговых изменений. Чем выше функциональная подвижность волокна, тем быстрее развертываются и заканчиваются в нем процессы возбуждения — тем короче его хронаксия, тем меньше длительность его потенциалов действия, тем короче абсолютная и относительная рефрактерные фазы. *Чем выше функциональная*

подвижность, тем большее количество волн возбуждения может возникнуть в единицу времени. Так, у млекопитающих двигательное волокно может воспроизводить до 2500 импульсов в 1 сек., симпатическое волокно — только до 500.

Изменчивость лабильности. Величина функциональной подвижности не является абсолютно постоянной. В одних условиях деятельности она может увеличиваться, в других уменьшаться. Особенно большая изменчивость свойственна малолабильным образованиям — таким, как нервные центры, мышца сердца, а также нервно-мышечные окончания холоднокровных животных. Повышение лабильности может привести к тому, что недоступные ранее ритмы деятельности станут доступными — произойдет *«усвоение ритма»* (А. А. Ухтомский). Явление усвоения ритма играет важную роль в процессах врабатывания.

Снижение лабильности, происходящее в процессе деятельности, дает иной результат: способность ткани к ритмической работе уменьшается. Это приводит к явлению пессимума и к торможению.

Измерение лабильности. Введенский предложил характеризовать лабильность той *максимальной частотой, с которой способна возбуждаться ткань без трансформации ритма раздражения.* По этому показателю лабильность двигательного нервного волокна млекопитающих и человека равна 2500 в 1 сек., лабильность симпатического — 500 в 1 сек. Лабильность седалищного нерва лягушки, по данным Введенского, равна 500, а икроножной мышцы — 250.

Косвенно лабильность может быть характеризована величиной хронаксии. Эта возможность основана на том, что подпороговые и надпороговые процессы, лежащие в основе возбуждения, представляют единое целое и протекают в единой шкале времени. Так, в нервных волокнах млекопитающих время, в течение которого развертываются подпороговые и надпороговые процессы, измеряется десятитысячными долями секунды, в нервных волокнах лягушки — тысячными долями секунды, а в гладкой мышце желудка — целыми секундами. *Чем меньше хронаксия, тем обычно выше лабильность.* При спортивной деятельности, связанной с упражнениями скоростного типа, наблюдается уменьшение хронаксии мышц. По этим изменениям можно косвенно судить о повышении их лабильности, т. е. о возрастании скоростных свойств. При утомлении хронаксия мышц чаще всего удлиняется, что указывает на снижение их функциональной подвижности.

§ 9. Строение и функция двигательного нейрона

Строение нейронов. Нервная часть двигательного аппарата образована двигательными нервными клетками, или *мотонейронами.* Нейрон состоит из клеточного тела и отростков этого

тела (рис. 48, *А*). Тело двигательного нейрона относительно большое: его поперечник равен 100—150 микронам *. Внутри него находится нейроплазма, представляющая собой сложную систему коллоидных, молекулярных и коллоидных растворов различных неорганических и органических веществ (главным образом белков), ядро и клеточные органоиды. От тела клетки отходят многочисленные сильно разветвленные короткие отростки — *дендриты* и один неразветвленный длинный отросток — *аксон*, идущий к мышце. С телом клетки и ее дендритами соприкасаются окончания аксонов других нервных клеток. Через эти места соприкосновений, или *синапсы*, мотонейрон получает импульсы от других нейронов (чувствительных или вставочных).

Аксон двигательного нейрона представляет собой длинное (у человека до 1 м) тонкое нервное волокно, диаметр которого равен 5—20 мк. Внутри аксона, так же как в теле клетки, находится нейроплазма. Аксон покрыт мякотной, или миелиновой, оболочкой, содержащей жироподобное вещество миелин (рис. 48, *Б*). Через каждые 1—2 мм миелиновый слой прерывается; образующиеся в связи с этим сужения называются перехватами Ранвье.

Нервное волокно в конечном своем участке не имеет мякотной оболочки. Оно сильно ветвится, конечные веточки соединяются с мышечными волокнами посредством нервно-мышечных синапсов.

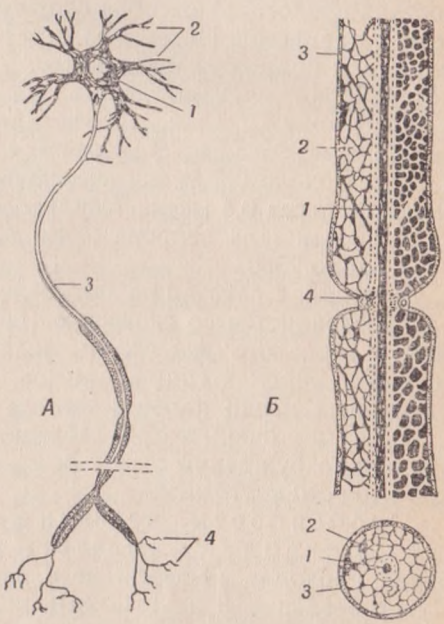


Рис. 48. Строение двигательного нейрона и мякотного нервного волокна:

А — нервная клетка: *1* — тело клетки; *2* — дендриты; *3* — аксон; *4* — конечные разветвления; *Б* — мякотное волокно: *1* — осевой цилиндр; *2* — миелиновая оболочка; *3* — неврилемма; *4* — перехват Ранвье

Функция нейронов. *В нейроне возникают нервные импульсы,* которые проводятся к исполнительным органам (эффекторам) или к другим нервным клеткам. Эта функция осуществляется благодаря свойствам воз-

* Микрон, или мк, равен 0,001 мм.

будимости и проводимости, присущим нервной клетке и ее отросткам. Двигательный нейрон возбуждается нервными импульсами, приходящими к нему от других нейронов. В мотонейроне возникает новый нервный импульс, который с большой скоростью проводится по аксону к его окончаниям. Нейрон и его отростки могут быть также возбуждены посредством искусственного раздражения — электрического, химического или механического. Возникший при этом нервный импульс распространяется по всему нейрону и может вызвать сокращение мышцы.

Характеристика волны возбуждения в мотонейронах. Волна возбуждения в теле мотонейрона и его отростках представляет собой сложную цепь электрических и химических процессов. Потенциал действия как в теле клетки, так и в отростках подразделяется на пик и следовые потенциалы. В теле мотонейрона млекопитающих пик потенциала достигает 10 мв и длится около 1 мсек., абсолютная рефрактерная фаза заканчивается через 0,6 мсек. В аксоне пик потенциала доходит до 120 мв и длится около 0,5 мсек.; абсолютная рефрактерная фаза заканчивается через 0,4 мсек. Лабильность мотонейрона очень высока: лабильность тела нейрона составляет около 1700 в 1 сек., аксона — около 2500.

Потенциал действия в двигательных волокнах млекопитающих распространяется со скоростью 100—120 м в 1 сек. Таким образом, у взрослого человека нервный импульс, возникший в двигательных нейронах спинного мозга, может добежать до наиболее удаленных мышц пальцев ноги за 0,01 сек.

В связи с очень малым расходом химических веществ и энергии при возбуждении *соматические нервы позвоночных животных практически неутомимы.*

Особенности различных волокон, проходящих в стволе смешанного нерва. В стволе смешанного нерва проходят афферентные и эфферентные нервные волокна. Чувствительные и двигательные волокна, обслуживающие аппарат движения, относят к так называемой *соматической* нервной системе. Свойства их были описаны выше. Кроме этих волокон в смешанном нерве проходят *симпатические* и *парасимпатические* волокна *вегетативной нервной системы,* иннервирующие внутренние органы, кровеносные сосуды, потовые железы. Через симпатические волокна осуществляется регуляция функционального состояния скелетных мышц. Чувствительные нервные волокна и парасимпатические волокна имеют такое же строение, как и двигательные. Симпатические же волокна лишены миелиновой оболочки и поэтому называются безмякотными. Диаметр нервных волокон колеблется от 0,5 до 20 мк; наиболее тонкими являются симпатические волокна. Различные нервные волокна отличаются друг от друга по возбудимости, по скорости проведения нервных импульсов и по ряду других свойств.

§ 10. Проведение возбуждения через нервно-мышечные синапсы

Строение нервно-мышечного синапса. Двигательное нервное волокно, войдя в мышцу, разветвляется на тонкие веточки. Каждая из них подходит к мышечному волокну и образует там *нервное окончание.* Нервное окончание погружено в особо устроенную часть мышечного волокна, которая носит название *концевой пластинки.* Нервное волокно и мышечное волокно разделены узкой синаптической щелью. Нервное окончание и концевая пластинка, вместе взятые, образуют *нервно-мышечный синапс,* или *нервно-мышечное окончание.*

Особенности проведения через нервно-мышечный синапс. Поскольку в нервно-мышечном синапсе происходит не просто проведение возбуждения по однородной структуре, а передача его от одной клетки к другой, то здесь этот процесс характеризуется некоторыми особенностями. Во-первых, скорость проведения в нервно-мышечном синапсе в тысячи раз меньше, чем в нервном волокне. На прохождение разграничительного слоя толщиной всего лишь 0,1 мк требуется около 1 мсек. Во-вторых, в отличие от двусторонней проводимости нерва нервно-мышечный синапс может передавать возбуждение только в одном направлении — от нервного волокна к мышечному. Возбуждение, возникшее в мышечном волокне при прямом его раздражении, не передается двигательному нервному волокну. В-третьих, передача возбуждения через нервно-мышечный синапс происходит посредством химических процессов. Вещества, принимающие участие в передаче возбуждения, получили название *медиаторов (посредников).* В поперечнополосатом мышечном волокне таким медиатором является *ацетилхолин.*

Последовательность процессов при передаче волны возбуждения такова: в ответ на приходящий импульс из нервного окончания выделяется определенное количество ацетилхолина, ацетилхолин просачивается в концевую пластинку и вызывает ее возбуждение: пластинка становится электроотрицательной — возникает *потенциал концевой пластинки.* В концевой пластинке млекопитающих этот потенциал достигает 50 мв и длится 10 мсек. Порожденные им местные токи действия вызывают возбуждение мышечного волокна. Возникает *распространяющийся мышечный потенциал действия.* За это время проникший в концевую пластинку ацетилхолин разрушается ферментом холинэстеразой.

Лабильность нервно-мышечного окончания меньше, чем лабильность нервного волокна. Через нервно-мышечное окончание в скелетной мышце млекопитающих может пройти не больше 500 импульсов в 1 сек. Лабильность окончаний в скелетной мышце лягушки равна 100—150. Когда частота нервных импульсов превышает величину лабильности нервно-мышечных окончаний, при

передаче их на мышцу происходит трансформация ритма — тем более глубокая, чем чаще импульсы и чем дольше они действуют на окончания.

В естественных условиях деятельности в организме млекопитающих и человека лабильность нервно-мышечных окончаний вполне достаточна (500), чтобы обеспечить неискаженную передачу импульсов из нервных центров (частота до 100 в 1 сек.). Лишь в условиях глубокого утомления или при некоторых заболеваниях двигательного аппарата, когда лабильность нервно-мышечных окончаний снижается, импульсы, посылаемые нервными клетками, могут подвергаться трансформации.

§ 11. Строение и функция мышечных волокон

Скелетная мышца, непосредственный исполнитель двигательного акта, представляет собой орган, построенный из мышечной ткани. Структурным элементом мышцы является мышечная клетка, которая в связи с вытянутой в длину формой получила название *мышечного волокна.* Имея в диаметре всего 10—100 мк, мышечное волокно может достигать в длину нескольких сантиметров, иногда 10—12. Таких волокон в мышце насчитывается много тысяч. Между ними находится связывающая их соединительная ткань.

Мышца снабжена двигательными, чувствительными и симпатическими нервными волокнами. Через двигательные окончания мышечным волокнам передаются импульсы от клеток спинного или головного мозга. Эти импульсы приводят мышечные волокна в действие. Окончания чувствительных нервов связаны с особыми рецепторными приборами, расположенными в мышечной и сухожильной частях мышцы, так называемыми проприорецепторами. Через симпатические нервные волокна центральная нервная система регулирует процессы обмена веществ в мышце и влияет таким образом на ее функциональное состояние.

Мышца снабжена большим количеством кровеносных капилляров. Они расположены вдоль мышечных волокон и, соединяясь друг с другом, образуют вокруг них петлистую сеть. Когда мышцы находятся в покое, большинство капилляров оказывается в спавшемся состоянии. Во время работы число открытых капилляров значительно возрастает.

Мышечное волокно (рис. 49) имеет тонкую эластическую оболочку — *сарколемму,* многочисленные *ядра, митохондрии* и другие органоиды, а также сложную систему тончайших канальцев и полостей — *саркоплазматическую сеть,* или *ретикулюм.* Сократительным образованием в мышечном волокне являются длинные нити — *миофибриллы,* проходящие от одного конца волокна до другого. Они очень тонки (поперечник 1—2 мк) и отделены одна от другой тончайшим слоем саркоплазмы.

Строение миофибрилл по их длине не однородно, что обусловливает *поперечную исчерченность* (поперечную полосатость) скелетной мышцы. Тонкими поперечными мембранами *Z* миофибриллы подразделяются на *саркомеры* (рис. 50); длина каждого саркомера в покоящемся волокне равна 2—2,5 мк. При наблюдении под микроскопом в проходящем свете центральная часть саркомера кажется темнее, чем его крайние части. Это обусловлено тем, что центральная часть обладает хорошо выраженным двойным лучепреломлением, или анизотропностью; в связи с этим она получила название анизотропного диска, или *диска А*. В средней части этого диска видна поперечная полоска *Н*. Расположенные по обе стороны от *А* светлые участки обладают меньшей анизотропностью; они были названы изотропными дисками, или *дисками I*.

Применение электронной микроскопии, позволяющей увеличивать изображение объекта в сотни тысяч

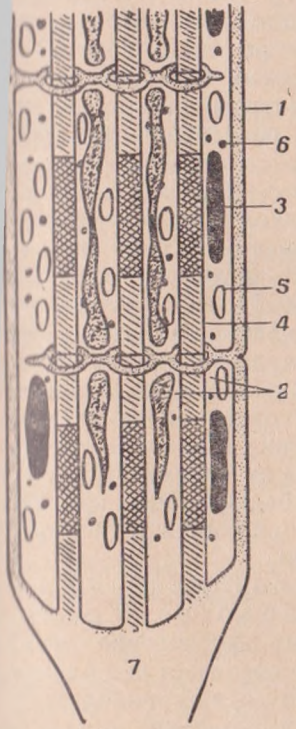


Рис. 49. Строение поперечно-полосатого мышечного волокна:

1 — поверхностная мембрана; *2* — саркоплазматическая сеть (ретикулюм); *3* — ядро; *4* — миофибриллы; *5* — митохондрия; *6* — рибосома; *7* — сухожилие

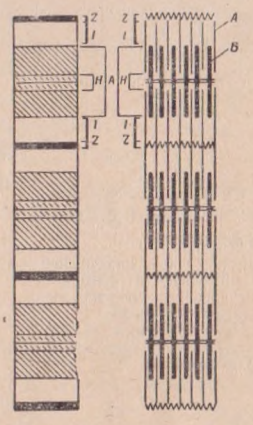


Рис. 50. Схема строения миофибриллы:

слева — картина, видимая в световой микроскоп, справа — видимая в электронный микроскоп. *А* — толстые протофибриллы; *Б* — тонкие протофибриллы. Остальные объяснения в тексте

раз, раскрыло тончайшее строение сократительного аппарата. Оказалось, что миофибриллы, в свою очередь, состоят из пачек еще более тонких нитей. Имеются две разновидности этих

нитей *(протофибрилл)* — толстые и тонкие. Толстые протофибриллы (диаметр около 150 Å*) расположены в средней части саркомера на месте диска *A* (см. рис. 50); они построены из длинных молекул сократительного белка — *миозина.* Тонкие протофибриллы (диаметр около 40 Å) начинаются от мембраны *Z* по обоим концам саркомера, идут на месте дисков I и входят в диск *A* (до полосы *H*), проникая между толстыми протофибриллами; они построены из другого сократительного белка — *актина.* При очень большом увеличении можно видеть, что от толстых протофибрилл отходят многочисленные *поперечные мостики,* соприкасающиеся с тонкими протофибриллами. Все эти структуры играют важную роль в акте сокращения (см. § 13).

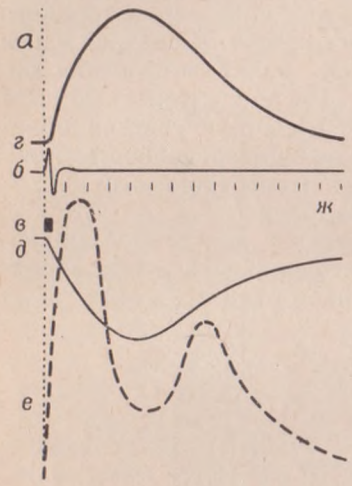


Рис. 51. Схема процессов, возникающих в мышце при возбуждении:

а — раздражение; *б* — потенциал действия; *в* — абсолютная рефрактерная фаза; *в* — механический ответ; *д* — изменение двойного лучепреломления; *е* — продукция тепла; *ж* — время (отметка времени — 0,01 сек.)

Функция мышечных волокон и мышцы в целом проявляется в развитии напряжения и в укорочении. Эта функция, названная сократительной, обеспечивает осуществление бесконечно разнообразной деятельности организма, начиная с поддержания положения тела в пространстве и кончая сложнейшими двигательными актами. В основе сократительной функции лежит изменение сил притяжения между молекулами сократительных белков. Эти изменения происходят при возбуждении мышечного волокна.

Волна возбуждения в мышечном волокне. В естественных условиях возбуждение мышечных волокон возникает под влиянием нервных импульсов, приходящих из центральной нервной системы. В экспериментальной обстановке возбуждение можно вызвать электрическим током или иными раздражителями.

Возбуждение, возникающее в мышечном волокне, проявляется в целом ряде изменений, аналогичных тем, которые происходят в нервном волокне; таковы электрические, химические и тепловые явления. Специфической для мышечного волокна является *механическая реакция.*

Первый признак возбуждения в мышечном волокне — возникновение электрического потенциала действия. Потенциал дейст-

* Ангстрем, или Å, равен 0,0001 мк.

вия мышечного волокна, как и нервного, состоит из относительно высоковольтной части — пика и низковольтной — следовых потенциалов. У млекопитающих и человека величина пика — более 100 мв, длительность равна 2 мсек. Таким образом, потенциал действия в мышечном волокне протекает примерно в 4 раза медленнее, чем в нервном.

Потенциал действия и порождаемые им токи действия обусловливают распространение волны возбуждения по мышечному волокну. Скорость проведения здесь равна 3—6 м в 1 сек., т. е. она в 20 раз меньше, чем в двигательном нервном волокне. Бегущая волна электрических токов сопровождается волной химических, структурных и функциональных изменений.

Механическая реакция мышечных волокон характеризуется изменением их оптических свойств: двойное лучепреломление миофибрилл уменьшается, что указывает на изменение в структуре молекул сократительных белков. На рис. 51 показаны основные изменения, наступающие в мышце под влиянием однократного раздражения.

Гладкие мышцы. Заложенные в стенках внутренних органов и сосудов гладкие мышцы отличаются от поперечнополосатых скелетных мышц некоторыми особенностями строения и функции. Гладкие мышечные волокна представляют собой одноядерные клетки, значительно более короткие (100—200 мк), чем поперечнополосатые. Они тоже содержат в своей протоплазме миофибриллы, не имеющие, однако, поперечной исчерченности в связи с отсутствием изотропных дисков. Миофибриллы гладкого мышечного волокна, как и поперечнополосатого, состоят из протофибрилл, которые построены из сократительных белков.

36 § 12. Химические и энергетические процессы, обеспечивающие работу мышц

Механическая деятельность мышцы — напряжение и сокращение — осуществляется за счет *потенциальной химической энергии,* которая освобождается при расщеплении богатых энергией органических веществ.

Обмен веществ при возбуждении мышцы представляет собой сложную систему химических реакций. Процессы *расщепления* сложных молекул на более простые сочетаются с процессами *синтеза,* восстановления веществ, богатых энергией. Одни из этих процессов могут идти при отсутствии кислорода, т. е. в *анаэробных условиях,* другие — только в присутствии кислорода, т. е. в *аэробных условиях.* Благодаря этой системе сопряженных реакций, происходящих с помощью биологических катализаторов, или ферментов, энергия из различных источников вливается в общее русло и используется сократительным механизмом мышцы (рис. 52). Эти вопросы подробно рассматриваются в курсе био-

химии. Здесь же необходимо напомнить о том, что первичным источником энергии для деятельности сократительного аппарата является расщепление аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) на аденозиндифосфорную (АДФ) и фосфорную кислоты:

$$АТФ = АДФ + H_3PO_4 + 10\ 000 \text{ кал.}$$

Конечным процессом, окупающим все энергетические расходы мышцы, является процесс окисления. Некоторое время мышца может работать и без кислорода. Однако длительная деятельность мышцы возможна лишь при достаточном снабжении ее кислородом. Во время работы, идущей при недостатке кислорода, анаэробный ресинтез не успевает восполнять убыль АТФ. Поэтому содержание в мышце веществ, способных отдавать энергию, в анаэробных условиях постепенно падает, ограничивая возможность длительной работы. Кроме того, при анаэробном расщепле-

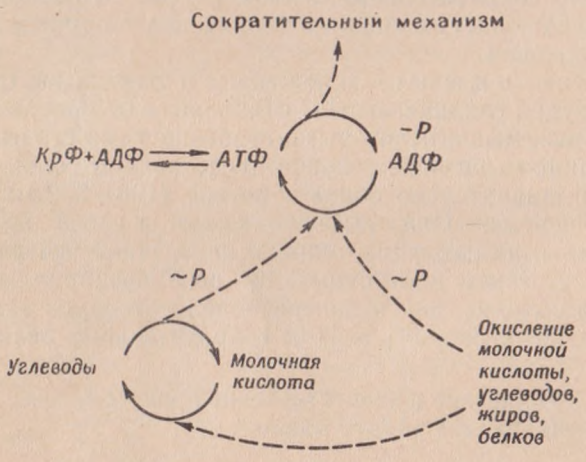


Рис. 52. Схема передачи энергии, освобождающейся при окислительных процессах, на рабочий механизм мышечного волокна

нии углеводов накапливается молочная кислота. Сдвиг реакции в кислую сторону нарушает ферментативные реакции и может привести к угнетению и дезорганизации обмена веществ. Такие условия возникают в организме человека при работе максимальной, субмаксимальной и большой интенсивности, например при беге на короткие, средние и некоторые длинные дистанции. В связи с высокой интенсивностью напряжения мышцам требуется большое количество кислорода, которое сердечно-сосудистая и дыхательная системы не способны доставить во время работы. Из-за гипоксии не полностью восстанавливается АТФ; возникает «кислородный долг» и накапливается молочная кислота.

Образование тепла при работе мышцы. В отличие от паровой машины или иного теплового двигателя, где потенциальная химическая энергия сжигаемых веществ сначала превращается в тепло, за счет которого и совершается работа, *в мышечном двигателе происходит непосредственное превращение химической энергии в механическую.* Мышца является двигателем не тепловым, а химическим. Правда, при деятельности мышцы образуется и тепло (см. рис. 51). Так, при одиночном максимальном сокращении мышцы лягушки при 20° С выделяется около 0,0001 кал. при расчете на 1 г мышцы. При этом температура мышцы повышается на 0,003°. При работе мышц теплокровного животного выделяется несколько больше тепла. Однако тепло, появляющееся в мышце, не служит для приведения ее в действие. Оно представляет собой неизбежную потерю, или утечку, энергии, происходящую при превращении потенциальной химической энергии в механическую. Некоторое количество тепла образуется вторично за счет механической энергии при сокращении и расслаблении мышцы. Исследование теплопродукции дало важные сведения об обмене веществ и энергии, лежащем в основе механической деятельности мышцы.

Тепло, образующееся в мышце, не пропадает даром; оно поддерживает ее температуру на достаточно высоком уровне, необходимом для нормального протекания физических и химических процессов. Мышцы служат важным источником тепла, согревающим организм.

§ 13. Теория мышечного сокращения

Во время сокращения происходят характерные изменения поперечной полосатости мышечного волокна. При небольших степенях укорочения саркомеров наблюдается уменьшение длины дисков; величина дисков *A* остается без изменения. При большом укорочении диски *I* исчезают, мембраны *Z* подходят вплотную к диску *A*. Эти данные, а также электронно-микроскопические наблюдения за толстыми и тонкими протофибриллами позволили обосновать следующую теорию сокращения, получившую название *теории скольжения.* Сокращение каждого саркомера осуществляется вследствие втягивания тонких актиновых протофибрилл в промежутки между толстыми миозиновыми протофибриллами (рис. 53). Это «скольжение» производится благодаря работе поперечных мостиков, действующих подобно грейферному механизму и втягивающих тонкие протофибриллы внутрь диска *A*. Вследствие этого происходит уменьшение и исчезновение дисков *I*.

Для втягивания тонких протофибрилл в промежутки между толстыми, т. е. для сокращения саркомера (миофибриллы, мышечного волокна, мышцы в целом), требуется энергия. Она черпается в процессе ферментативного расщепления аденозинтри-

фосфата. Как показали М. Н. Любимова и В. А. Энгельгардт, ферментом, расщепляющим АТФ, является сократительный белок миозин. В условиях покоя этот фермент не активен; для его активации необходимы ионы кальция. При покое почти весь ионизированный кальций мышечного волокна находится в полостях саркоплазматического ретикулюма. При возбуждении потенциал действия увеличивает проницаемость стенок ретикулюма для ионов кальция, которые и выходят из него к сократительному аппарату, активируют ферментные свойства миозина и дают тем самым начало процессу сокращения.

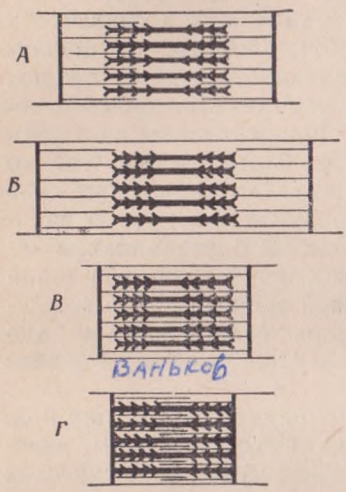


Рис. 53. Схема скольжения протофибрилл:

А — расположение толстых и тонких протофибрилл в покое при нормальной длине саркомера; *Б* — то же при растяжении саркомера; *В* — втягивание тонких протофибрилл в промежутки между толстыми благодаря работе поперечных мостиков при возбуждении; *Г* — то же при большей степени сокращения саркомера

Расслабление мышечного волокна происходит не просто потому, что кончилось возбуждающее влияние потенциала действия. Для того чтобы исчезли связи между миозиновыми и актиновыми протофибриллами, должны произойти определенные изменения в самом сократительном аппарате. Весьма существенным является устранение ионов кальция из миофибрилл. Это устранение производится благодаря работе специального *кальциевого насоса*, который пускается в ход автоматически при увеличении концентрации кальция вне полостей саркоплазматического ретикулюма. Насос «перекачивает» кальций из миофибрилл в ретикулюм, ферментные свойства миозина инактивируются, поставка энергии прекращается, волокно расслабляется.

§ 14. Формы механической реакции возбужденной мышцы при разных режимах ее деятельности

Механическая реакция мышцы при возбуждении, т. е. ее сократительный акт, выражается в двух формах — в развитии *напряжения и укорочения*. Как следует из теории мышечного сокращения (§ 13), при возбуждении мышца укорачивается. Однако при наличии какого-либо сопротивления ее укорочению в ней как в эластическом теле возникает напряжение. В эксперименте можно создать условия, при которых в мышце проявляется лишь одна

из этих форм реакции — напряжение или укорочение. В естественных условиях деятельности в организме мышца развивает обычно обе формы в разных соотношениях. Степень проявления каждой из этих форм зависит от условий, в которых находится мышца, от режима ее деятельности. Различают изотонический, изометрический и ауксотонический режимы деятельности мышцы.

Изотонический режим мышцы. В этом режиме деятельности мышца может при возбуждении свободно укорачиваться. Термин *«изотонический»* подчеркивает отсутствие изменений в напряжении (тонусе) мышцы при ее возбуждении; изменяется лишь ее длина. Изотонический режим можно создать в эксперименте, укрепив мышцу одним концом и оставив второй свободным. В этом режиме в естественных условиях сокращаются мышцы языка и некоторые другие, закрепленные только одним своим концом. Скелетные мышцы, как известно, прикрепляются к костям скелета обоими концами. Поэтому их укорочению всегда в какой-то степени препятствует вес той части тела, которую они должны при этом привести в движение. Это сопровождается развитием непрерывно изменяющегося напряжения, что в естественных условиях исключает возможность работы скелетных мышц в изотоническом режиме.

Изометрический режим мышцы. В данном режиме деятельности мышца при своем возбуждении не укорачивается. Термин *«изометрический»* подчеркивает отсутствие изменений в длине мышцы при возбуждении; изменяется лишь ее напряжение. Такие условия возникают, например, при некоторых статических положениях тела, неподвижном удержании груза, при попытках поднять непосильную тяжесть (без подтягивания к нему частей собственного тела) и т. п. Напряжение, развиваемое мышцей при возбуждении, измеряется весом груза, который она при этом уравновешивает.

Ауксотонический режим мышцы. В этом режиме развиваются обе формы механической реакции мышцы — напряжение и укорочение. Именно так чаще всего протекает деятельность скелетных мышц в организме. Например, при ходьбе, беге, гимнастических и других упражнениях при работе мышц конечностей отсутствуют условия, характерные для изотонии и изометрии. При выполнении этих движений изменяется и напряжение мышц и их длина.

Следует отметить, что в литературе часто ауксотонический режим, при котором происходит изменение напряжения мышц, неправильно называется изотоническим.

В ауксотоническом режиме деятельности протекает работа мышц как в преодолевающей (концентрической), так и в уступающей (эксцентрической) фазах движения.

В сложной двигательной деятельности организма различные мышцы функционируют одновременно в разных режимах дея-

тельности. Одни из них производят динамическую работу, при которой сокращения чередуются с расслаблением, другие же поддерживают определенное положение некоторых частей тела. Например, при беге мышцы конечностей осуществляют динамическую работу (ауксотонический режим), мышцы же, поддерживающие в определенном положении голову, длительно находятся в напряжении без выраженного укорочения (изометрический режим).

§ 15. Одиночная волна напряжения и сокращения

В ответ на нервный импульс, или на однократное раздражение, в мышце и в изолированном мышечном волокне возникает одна волна напряжения или сокращения. Ее легко зарегистрировать и подвергнуть анализу.

На рис. 54 представлена кривая одиночного сокращения подошвенной мышцы (m. plantaris) кролика. При анализе этого элементарного сократительного акта можно обнаружить, что между моментом нанесения раздражения и началом сокращения проходит некоторый промежуток времени, который получил название *латентного периода сокращения*. Во время латентного периода в мышечных волокнах протекают процессы (подготавливающие механическую реакцию мышцы), которые обнаруживаются лишь при помощи особых методов исследования. За этот период возникает и заканчивается потенциал действия, происходит передача возбуждения по мышечному волокну, из полостей саркоплазматического ретикулюма выходят ионы кальция, которые и активируют ферментативные свойства миозина, происходит расщепление аденозинтрифосфорной кислоты.

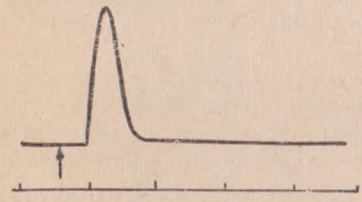


Рис. 54. Одиночное сокращение подошвенной мышцы кролика. Стрелка — отметка раздражения двигательного нерва. Внизу — отметка времени 0,1 сек.

Механическая реакция мышцы, возникающая вслед за периодом скрытого возбуждения, имеет характер волны. Восходящее колено этой волны, или *фаза укорочения* (напряжения), в подошвенной мышце кролика длится 0,02 сек. Нисходящее колено волны, или *фаза расслабления,* продолжается дольше, в данном случае — 0,05 сек. Длительность всей одиночной волны мышечного сокращения и расслабления вместе со скрытым периодом равна около 0,1 сек.

Во время напряжения или сокращения в мышце продолжается интенсивный обмен веществ и энергии. Особое значение приобретают восстановительные, в том числе окислительные, процессы;

происходит образование тепла. Схема основных процессов при возбуждении мышцы с электрическими, температурными и механическими реакциями приведена на рис. 51.

Длительность одиночного сокращения мышц различного типа у разных животных варьирует в значительных пределах (табл. 13). Она зависит от особенностей строения и химического состава мышечной ткани, от скорости протекания обменных процессов, от температурных и других условий. Так, например, мышцы теплокровных животных сокращаются быстрее, чем мышцы холоднокровных; поперечнополосатые мышцы сокращаются значительно быстрее, чем гладкие.

Таблица 13

Некоторые данные о длительности одиночного сокращения разных мышц

Мышцы	Длительность фазы укорочения (сек.)
Мышцы крыла насекомых	0,003—0,04
Скелетные мышцы человека	0,01—0,07
Икроножная мышца лягушки	0,05
Икроножная мышца черепахи	0,3
Гладкие мышцы	Несколько секунд



Рис. 55. Увеличение длительности волны сокращения мышцы по мере утомления.

Запись одиночных волн сокращения при многократных раздражениях электрическим током с частотой 1 раз в 1 сек.

Продолжительность одиночного сокращения и отдельных его фаз не является постоянной. В одной и той же мышце она может изменяться в зависимости от ряда условий, влияющих на функциональное состояние мышцы. Различные воздействия, повышающие функциональную подвижность, приводят к ускорению сокращения. Это можно наблюдать: а) при некотором повышении температуры окружающей мышцу среды, б) под влиянием умеренных раздражений, применяемых в экспериментальной обста-

новке, в) по ходу деятельности, если нагрузка и темп работы не чрезмерны (явление врабатывания). Утомление приводит, наоборот, к удлинению одиночного сокращения мышцы. Особенно затягивается при этом фаза расслабления (рис. 55). Иногда при утомлении возникает особого рода длительное укорочение мышцы, называемое *контрактурой*.

§ 16. Образование длительных сокращений и напряжений. Тетанус

В естественных условиях длительность фазного движения, как и длительность статического напряжения, намного превышает длительность одиночной волны сокращения. В основе динами-

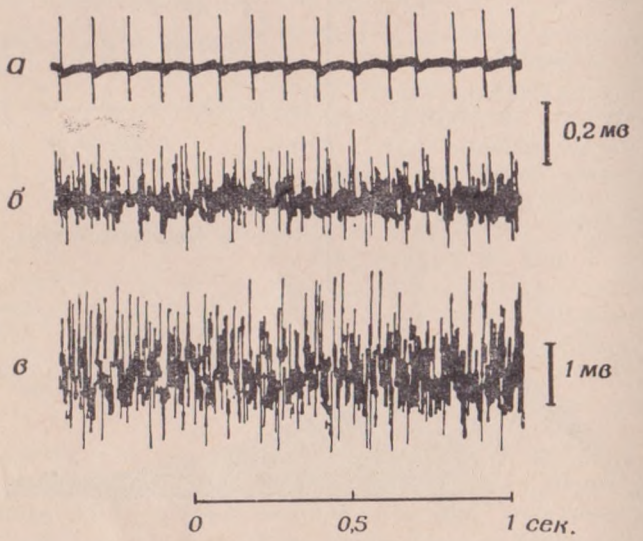


Рис. 56. Электромиограмма скелетной мышцы человека при разной силе сокращения:

а — потенциалы действия, генерируемые одной двигательной единицей; *б* — потенциалы действия, генерируемые несколькими двигательными единицами при небольшом напряжении мышцы; *в* — увеличение числа работающих единиц при увеличении напряжения

ческой и статической деятельности (см. § 20) лежат более сложные и длительные состояния сокращения и напряжения, образующиеся путем суммации одиночных волн.

Суммация деятельности разных двигательных единиц. Длительное сокращение (напряжение) может

образовываться, во-первых, путем суммации асинхронных сокращений мышечных волокон, относящихся к разным двигательным единицам (см. § 1 данной главы). Нервные клетки, иннервирующие каждую мышцу, посылают свои импульсы, как правило, не одновременно, а попеременно, асинхронно. В связи с этим двигательные единицы мышцы сокращаются также асинхронно. Это можно видеть на электрограмме скелетной мышцы при произвольном ее сокращении. Как следует из рис. 56, такая электромиограмма представляет собой асинхронные, меняющиеся по амплитуде, электрические колебания — продукт суммации потен-

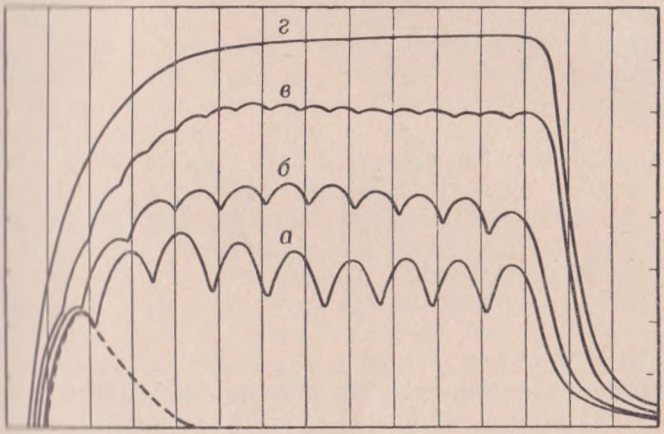


Рис. 57. Накладывание волн сокращения друг на друга и образование тетануса при раздражении:
а — 20 раз в 1 сек.; *б* — 25 раз в 1 сек.; *в* — 35 раз в 1 сек.; *г* — 115 раз в 1 сек. Пунктир — одиночное сокращение

циалов действия мышечных волокон, работающих вразнобой. При малом числе функционирующих мотонейронов и при малой частоте их разрядов сокращение мышцы носит толчкообразный характер. Оно получило название клонического сокращения, или клонуса. Когда же в работу включается значительная часть двигательных единиц, сменяющих друг друга с достаточно высокой частотой, то сокращение мышцы становится устойчивым, слитным и большим. Такого рода длительное сокращение называется тетанусом. В данном случае основой тетануса является суммация асинхронных посменных сокращений мышечных волокон, образующих мышцу.

Суперпозиция сократительных волн в двигательной единице. Суммация волн сокращения в тетаническое сокращение может происходить и в одиночном мышечном во-

локне. Для этого нужно, чтобы каждое следующее раздражение приходилось на волну сокращения, вызванную предыдущим раздражением. Такое накладывание волн сокращения друг на друга, или *суперпозицию*, в экспериментальных условиях легко получить на целом нервно-мышечном препарате. Для этого нерв препарата нужно раздражать с такой частотой, чтобы нервные импульсы приходили к мышце через интервалы, меньшие, чем длительность одиночной волны сокращения. Тогда в зависимости от

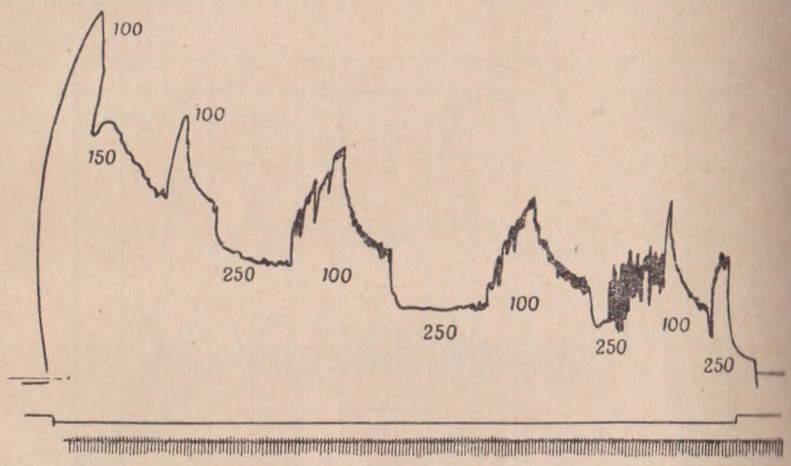


Рис. 58. Оптимум и пессимум частоты раздражения.
Сокращение скелетной мышцы лягушки при раздражении нерва с частотой, указанной на рисунке

частоты раздражения можно получить зубчатый тетанус или гладкий тетанус (рис. 57).

С увеличением частоты раздражения возрастает и высота сокращения. Однако, как показали исследования Н. Е. Введенского (1886), чрезмерно частые раздражения приводят к снижению величины сокращения мышцы. Так, например, раздражая седалищный нерв нервно-мышечного препарата лягушки, можно увидеть, что гладкий тетанус икроножной мышцы получается уже при 20 раздражениях в 1 сек. С увеличением частоты раздражений до 50—100—150 в 1 сек. тетанус возрастает. Однако при дальнейшем учащении раздражения (200—250 в 1 сек.) можно наблюдать, как возникающий в первые мгновения высокий тетанус очень быстро начинает падать; мышца расслабляется, несмотря на продолжающееся раздражение (рис. 58). Если в это время снизить частоту раздражений, тетанус мышцы снова возрастает.

В связи с описанными особенностями реакции нервно-мышечного аппарата Н. Е. Введенский ввел понятие об оптимуме и пессимуме раздражения. Частота и сила раздражения, вызывающие максимальную сократительную реакцию мышцы, получили название оптимальных. Чрезмерные частота и сила раздражения, вызывающие снижение сократительной реакции мышцы, названы *пессимальными*.

Явления оптимума и пессимума, как показал Н. Е. Введенский, связаны с изменчивостью функционального состояния ткани по ходу деятельности, с развитием фазовых изменений возбудимости (абсолютной рефрактерной, относительной рефрактерной и экзальтационной, или супернормальной, фаз — см. § 7 данной главы). Находясь, например, в экзальтационной фазе, мышца наиболее подготовлена к восприятию нового раздражения и способна к более сильному сокращению, чем в состоянии покоя. Частота раздражений, при которой каждое последующее застает мышцу в экзальтационной фазе после предыдущего, будет, следовательно, оптимальной. При этих условиях одиночные сокращения, образующие тетанус, прогрессивно (до известного предела) повышаются, обусловливая наиболее эффективный тетанус.

При чрезмерной частоте некоторые из раздражений застают ткань в фазе относительной и даже абсолютной рефрактерности. В этих условиях волны возбуждения ослабляют друг друга. Частота раздражения, при которой каждое последующее застает ткань в состоянии большей или меньшей рефрактерности после предыдущего, является для данной ткани пессимальной.

Частота нервных импульсов, которая обеспечивает гладкий тетанус, различна для разных мышц. Она зависит от длительности одиночной волны сокращения (напряжения) мышцы. Если одиночная волна протекает медленно, то и при больших интервалах между раздражениями каждое последующее застает мышцу в состоянии активности. В этом случае сочетание отдельных волн

Таблица 14

Длительность одиночной волны сокращения и минимальная частота возбуждений, при которой получается гладкий тетанус

Мышцы	Длительность фазы укорочения (мсек.)	Частота возбуждений в 1 сек.
Внутренняя прямая мышца глаза	7,5	300
Икроножная	20	100
Камбаловидная	100	30

в тетанус наступает уже при малых частотах раздражения. Чем быстрее протекает одиночное сокращение мышцы, чем более она лабильна, тем бóльшая частота импульсов потребуется, чтобы получить ее гладкий тетанус (табл. 14).

При тетанусе мышцы способны к значительно большему напряжению и сокращению, чем при одиночной волне возбуждения. *Тетанический процесс*, таким образом, значительно *эффективнее одиночного*.

В естественных условиях мотонейроны посылают свои импульсы к иннервируемому пучку мышечных волокон с частотой 5—50 в 1 сек. При максимальном произвольном усилии (подъем больших тяжестей, большое статическое усилие) частота разрядов мотонейронов в мышцах возрастает до 80 в 1 сек., а иногда и больше. Следовательно, и в естественных условиях в формировании длительных тетанических сокращений могут принимать участие процессы суперпозиции сократительных волн в мышечных волокнах. Обычно естественное сокращение скелетной мышцы представляет собой продукт сложной суммации процессов, происходящих как в отдельных двигательных единицах по механизму суперпозиции, так и при асинхронной деятельности разных двигательных единиц, образующих данную мышцу.

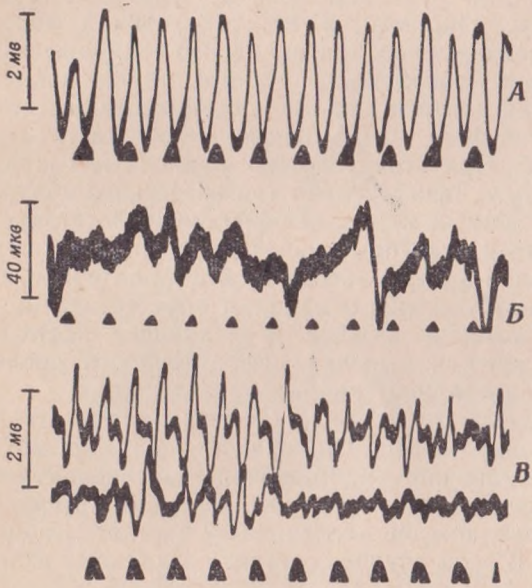


Рис. 59. Потенциалы действия в мышцах человека при различных формах деятельности:
А — при большом статическом усилии (ЭМГ двуглавой мышцы плеча во время упражнения на кольцах упор руки в стороны); *Б* — при тоническом напряжении (ЭМГ длинной мышцы спины во время поддержания стойки тела); *В* — при обычном тетаническом сокращении (ЭМГ среднего пучка дельтовидной мышцы и двуглавой мышцы плеча во время выжимания в стойку на кистях): слева — калибровка усилия; внизу — отметка времени 20 мсек.

Поскольку и при высокой частоте разрядов мотонейроны посылают импульсы не одновременно, то потенциалы действия, отводимые от целой мышцы даже при сильном тетанусе, идут асинхронно, отображая картину переменчивых процессов суммации (рис. 59, *В*). Лишь при очень больших мышечных усилиях мотонейроны начинают разряжаться синхрон-

но; при этом на электромиограмме появляется ряд однообразных потенциалов действия, идущих на равном расстоянии друг от друга с частотой 40—80 в 1 сек. (рис. 59, *А*).

§ 17. Сила мышцы

Двигательная деятельность происходит в результате взаимодействия внутренних и внешних сил. К внутренним силам относятся силы, возникающие в самом организме и действующие внутри него. Они могут быть пассивными и активными. Первые представляют собой сопротивление мышц, сухожилий, связок, костей деформирующему действию внешних сил. При растяжении упругих частей двигательного аппарата, в особенности мышц, возникают силы упругого напряжения, противодействующие растяжению и ограничивающие его. Наличие этих сил может быть легко выявлено: при устранении растяжения мышца укорачивается. Основное значение в деятельности двигательного аппарата имеют активные силы, возникающие при возбуждении мышц.

Активная сила мышцы характеризуется величиной максимального напряжения, которое она способна развить при возбуждении. Для измерения силы мышцы требуется выяснить вес груза, который мышца при своем максимальном возбуждении способна удержать, не сокращаясь при этом и не растягиваясь.

Сила, проявляемая мышцей, зависит от: 1) *сократительной силы* входящих в ее состав *одиночных мышечных волокон,* 2) *количества волокон в мышце,* 3) исходной *длины мышцы,* 4) *характера нервных воздействий на нее,* 5) *механических условий действия мышцы на кости скелета.*

Как показали исследования, одиночное поперечнополосатое волокно может развить напряжение в 100—200 мг. Чем большее количество волокон входит в состав мышцы, тем больше ее сила. Одиночная двигательная единица, состоящая, например, из 100 волокон, может развивать силу уже в 10—20 г. Многие скелетные мышцы обладают силой, превышающей вес тела. Все мышцы человека содержат около 300 млн. волокон; если бы все эти волокна действовали в одну сторону, они могли бы развить силу в 25 тонн. Толстые волокна развивают большее напряжение, чем тонкие. В процессе спортивной тренировки происходит утолщение мышечных волокон и увеличение их энергетических ресурсов. В связи с этим сила волокон, а следовательно, и сила мышцы в целом возрастает.

Для характеристики сократительной способности большое значение имеет определение *абсолютной силы мышцы.* Так называется сила, приходящаяся на 1 см^2 поперечного сечения мышечных волокон. Чтобы определить ее, нужно величину силы, развиваемой мышцей в целом, разделить на величину ее *физиологиче-*

ского поперечника. Необходимо иметь в виду, что физиологический поперечник (т. е. площадь поперечного сечения всех волокон мышцы в целом) часто не совпадает с анатомическим поперечником (т. е. с площадью поперечного сечения мышцы). Это совпадение есть только у параллельноволокнистых и веретенообразных мышц, построенных из длинных мышечных волокон, которые иногда тянутся по всей длине мышцы. У перистых же мышц, по типу которых построено большинство скелетных мышц высших животных и человека, физиологический поперечник несколько больше анатомического (рис. 60). Благодаря этому перистые мышцы являются относительно более сильными, чем параллельноволокнистые или веретенообразные.

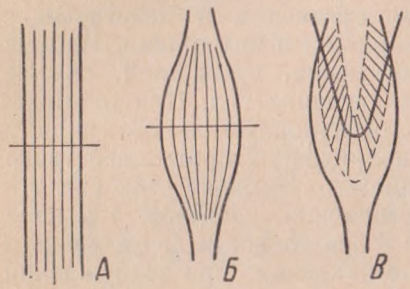


Рис. 60. Физиологический и анатомический поперечники в параллельноволокнистой (*А*), веретенообразной (*Б*) и перистой (*В*) мышцах

Абсолютная сила разных мышц человека выражается в среднем следующими величинами (в килограммах на 1 см²): икроножная + камбаловидная — 6,24, разгибатели шеи — 9,0, жевательные — 10,0, двуглавая плеча — 11,4, плечевая — 12,1, трехглавая плеча — 16,8. Центральная нервная система может варьировать силу сокращений мышцы как посредством вовлечения в работу разного количества двигательных единиц, так и путем *изменения частоты посылаемых импульсов.* Чем большее количество мотонейронов, иннервирующих данную мышцу, возбуждено, тем больше двигательных единиц приведено в действие, тем, очевидно, больше суммарная величина напряжения, или сокращения, мышцы. Увеличение количества работающих волокон при произвольном усилении сокращения хорошо видно на электромиограмме (см. рис. 56). При усилении сокращения увеличивается суммарная амплитуда потенциалов действия, а иногда и их частота.

При учащении нервных импульсов, приходящих к мышце, ее напряжение, т. е. сократительная сила, возрастает. Это объясняется тем, что с повышением частоты вспышек возбуждения величина и слитность тетануса возрастают; вместе с тем возрастает и напряжение. Сравнение напряжения, развиваемого при одиночном сокращении и при оптимальном тетанусе различных мышц млекопитающего (кошка), дано в табл. 15.

Вариации силы сокращения посредством изменения величины нервных импульсов, посылаемых к мышце, у высших животных и человека, по-видимому, не происходит. Величина импульсов, бегущих по нервному волокну, не зависит от силы вызвав-

Таблица 15

Напряжение (г) при одиночном сокращении и при тетанусе мышц у кошки

Мышцы	Напряжение при сокращении всей мышцы		Число двигательных единиц	Среднее напряжение двигательной единицы	
	одиночное сокращение	тетанус		одиночное сокращение	тетанус
Икроножная	2500	9080	393	6,4	23,1
Камбаловидная	580	2230	233	2,5	9,6
Полусухожильная	1020	3310	549	1,8	6,0
Длинный разгибатель пальцев	710	2010	247	2,8	8,1

шего их возбуждения нервной клетки. Следовательно, нервные клетки не могут варьировать величину посылаемых ими импульсов, если только частота их не становится столь большой, что начинает сказываться влияние рефрактерной фазы.

Большое влияние на силу мышц и их работоспособность оказывает симпатическая нервная система. Л. А. Орбели и его сотрудники установили, что импульсы, приходящие к мышце по симпатическим нервным волокнам, повышают ее возбудимость и функциональную подвижность, усиливают обмен веществ в ней и ее питание. Все это вместе взятое приводит к увеличению мышечной силы.

Сила, развиваемая мышцей, зависит от исходной ее длины. Если предварительно сблизить концы мышцы, то она при прочих равных условиях будет развивать меньшее напряжение. Напротив, если мышцу предварительно растянуть, как это делается при многих физических упражнениях, то она становится способной к более высокому напряжению и сокращению. Однако при чрезмерном растяжении работоспособность ее снова падает.

§ 18. Величина и скорость сокращения мышцы

Величина сокращения. Величина пути перемещающихся звеньев двигательного аппарата прежде всего определяется анатомическими особенностями того или иного звена или их системы. Большое значение имеет длина мышцы, производящей перемещение звеньев. При прочих равных условиях *величина укорочения* пропорциональна длине мышечных волокон. К наибольшему по величине сокращению способны мышцы, построенные из длинных волокон, — параллельноволокнистые и веретенообразные. Величина сокращения мышцы, а значит, и перемещение зве-

на двигательного аппарата зависит также от силы, возникающей в ней при возбуждении, и от величины внешних сопротивлений движению (например, от величины поднимаемого груза). Чем больше активная сила мышцы и чем меньше внешняя противодействующая сила, тем больше величина сокращения мышцы.

Скорость сокращения. Деятельность двигательного аппарата происходит не только в пространстве, но и во времени. Поэтому всякое движение должно быть оценено как величиной пройденного пути, так и скоростью, с которой оно совершалось, и теми изменениями скорости, т. е. ускорениями, которые имели место по ходу движения.

Скорость движения тех или иных частей тела в значительной мере определяется скоростью сокращения их мышц. Уже указывалось, что мышцы разных животных могут сокращаться с разной скоростью. У одного и того же животного мышцы тоже могут сокращаться с разной скоростью, что ясно видно из табл. 16.

Таблица 16

Длительность одиночного изометрического сокращения в мышцах млекопитающих при 37° (мсек.)

Мышцы	Животное	Время сокращения до максимума	Время расслабления до $^1/_2$ величины, достигнутой при сокращении
Длинный разгибатель пальцев	Кошка	17	13
Камбаловидная	»	75	92
Длинный разгибатель пальцев	Крыса	12,5	
Камбаловидная	»	36	
Подошвенная	Кролик	23	9
Камбаловидная	»	68	57

Хронаксия *быстро* сокращающихся мышц («быстрых мышц») значительно меньше, чем *медленно* сокращающихся («медленных мышц»). Потенциалы действия первых в 3 раза больше, чем вторых, и вдвое короче. Проведение возбуждения в них происходит в 2 раза быстрее (6 м/сек по сравнению с 3 м/сек), что обеспечивает большую скорость их сокращения. Существенное значение для этого имеет также меньшая вязкость, или «внутреннее трение», в их мышечных волокнах. Быстрые мышцы приспособлены главным образом к анаэробной деятельности, медленные же — к аэробной. Последние у многих животных содержат запасы кислорода в виде оксимиоглобина, который придает им более красный цвет. Благодаря большим энергетическим ресурсам медленные мышцы могут поддерживать напряжение или сокращение более длительное время, так как отличаются большей выносливостью, чем быстрые мышцы.

В двигательном аппарате человека также есть мышцы, отличающиеся разной скоростью сокращения, но не различимые по цвету. Так, например, портняжная, или икроножная, мышца может сокращаться значительно быстрее, чем средняя головка четырехглавой или камбаловидная, а по цвету они одинаковы. Однако большинство мышц являются смешанными: они содержат как быстрые, так и медленно сокращающиеся волокна («быстрые и медленные волокна»), сгруппированные, по-видимому, в различные двигательные единицы. Нервные центры, приводя в действие то быстрые, то медленные двигательные единицы мышцы, могут *варьировать скорость сокращения.*

Как было сказано выше, когда шла речь об образовании тетануса, скорость достижения максимума сокращения зависит не только от длительности слагающихся одиночных сокращений, но и от частоты раздражения. В известных пределах чем чаще производится раздражение, тем быстрее достигается максимум. В естественных условиях нервные центры могут варьировать скорость сокращения и путем изменения частоты посылаемых нервных импульсов.

Скорость сокращения зависит также от силы, развиваемой мышцей, и от величины сопротивления движению. Чем больше сила мышцы и чем меньше сила, противодействующая ее сокращению, тем больше скорость сокращения (при прочих равных условиях). Определенное влияние на скорость сократительного акта оказывает строение мышц: наиболее быстрыми являются перистые мышцы.

В процессе тренировки может изменяться не только сила, но и скорость сокращения мышц. Исследования показали, что в мышцах, тренируемых с целью развития быстроты, происходит перестройка обмена веществ, морфологических и функциональных свойств на быстрый темп деятельности.

§ 19. Работа мышцы

Понятие о работе. Мышца является органом, служащим для превращения потенциальной химической энергии в потенциальную механическую энергию напряжения и в кинетическую энергию движения. В процессе превращения энергии происходит преодоление различных противодействующих сил, т. е. производится работа. Эти противодействующие силы могут быть внутренними, т. е. присущими самой мышце, и внешними. Соответственно этому различают *внутреннюю и внешнюю работу.*

Внутренняя работа производится, например, при преодолении внутреннего трения в мышечном волокне в процессе его сокращения; перемещении катионов и анионов во время возбуждения и восстановления; превращении бедной энергией фосфатной связи в богатую ею и при других эндотермических ресинтезах. *Внеш-*

няя работа осуществляется, например, при поднятии какого-либо груза. В этом случае превращение энергии сокращения в потенциальную энергию поднятого груза идет с преодолением силы земного притяжения. Работа производится и тогда, когда энергия сокращающейся мышцы превращается в кинетическую энергию движимого ею тела; при этом происходит преодоление сопротивлений в виде трения о почву, воду, воздух и т. п.

Механическая работа мышцы. Обычно при оценке деятельности мышцы учитывают только производимую ею внешнюю механическую работу. В наиболее простом случае — при подъеме груза — работа мышцы (A), согласно законам механики, может быть измерена произведением веса груза (P) на высоту подъема (h) и выражена в килограммометрах:

$$A = P \cdot h \text{ кгм}.$$

Так, например, если штанга весом 100 кг поднимается на высоту 2 м, то механическая работа, производимая мышцами, равна 200 кгм.

Расход энергии и коэффициент полезного действия при работе мышцы. Величина внешней механической работы не может дать точных представлений об общем расходе энергетических ресурсов мышцы, происходящем при ее выполнении. Как указывалось выше, потенциальная химическая энергия при возбуждении превращается не только в потенциальную механическую энергию поднятого груза, но и в тепло. При выполнении любой работы, как внутренней, так и внешней, часть энергии неизбежно превращается в тепловую. Вследствие этого общий расход энергии (G) есть сумма расхода, идущего на механическую работу (W), и расхода на образование тепла (H): $G = W + H$.

Очень важно выяснить, какая часть общих энергетических трат идет на выполнение работы и какая теряется в виде тепла, т. е. выяснить *коэффициент полезного действия* (КПД) мышечного двигателя. КПД есть *отношение величины производимой работы к общим энергетическим тратам:*

$$\text{КПД} = \frac{N}{W + \text{H}}.$$

Измерения показывают, что КПД мышц человека может достигать 25—30%. Это значит, что только $^1/_4$ всех энергетических трат мышцы идет на выполнение внешней механической работы, остальные же $^3/_4$ теряются в виде тепла. Следует сказать, что КПД мышцы сравнительно высок (КПД даже самых совершенных паровых машин намного ниже).

Условия, влияющие на КПД мышцы. Коэффициент полезного действия не является величиной постоянной; он зависит от условий деятельности мышцы, в частности от *величины*

нагрузки и от *скорости сокращения*. От величины нагрузки зависят высота сокращения мышцы и величина производимой ею работы. Эту зависимость легко обнаружить в простом опыте на изолированной мышце лягушки. Приводим данные одного из таких опытов. Изолированная скелетная мышца лягушки сокращается при раздражении одним и тем же тетанизирующим током, поднимая при этом разные грузы:

Груз (г)	0	50	100	150	200	250
Сокращение (мм)	14	9	7	5	2	0
Работа (гмм)	0	450	700	750	400	0

С увеличением нагрузки напряжение, развиваемое мышцей, естественно, возрастает, высота же сокращения падает. Наибольшее напряжение в этом опыте возникает при нагрузке 250 г. Этот груз мышца уже не в состоянии поднять, сокращение равно нулю. Внешняя механическая работа, измеряемая произведением груза на высоту его подъема, претерпевает более сложные изменения. По мере увеличения груза работа сначала возрастает, достигает максимальной величины и затем уменьшается. При этом мышцы по мере увеличения нагрузки переходят от изотонического режима деятельности (когда груз отсутствует) к изометрическому режиму (когда сокращение становится равным нулю). Как в первом, так и в последнем случаях внешняя механическая работа мышцы равна нулю. Между этими крайними состояниями есть ряд промежуточных, при которых мышца, развивая одновременно напряжение и сокращение, производит механическую работу. Наибольшую внешнюю работу она способна произвести при некоторых средних нагрузках. Это явление получило название *закона средних нагрузок*. Очевидно, и КПД мышцы будет наиболее высоким при средних нагрузках, при которых внешняя механическая работа, совершаемая ею, является наибольшей.

КПД в значительной мере зависит и от скорости сокращения. *Наибольшая внешняя работа* и наиболее высокий КПД получаются при некоторых *средних скоростях работы*. Эти скорости могут быть различными в зависимости от функционального состояния мышцы и от других условий. Особенно снижают КПД чрезмерно высокие скорости сокращения. Понижение производительности работы при увеличении скорости сократительного акта связано главным образом с тем, что мышцы обладают инерцией и внутренним трением (вязкостью). Чем быстрее совершается сокращение, тем сильнее внутреннее трение, тем большая часть энергии идет на его преодоление, тем ниже КПД. При слишком медленном сокращении КПД снижается в связи с тем, что часть энергии идет не на сокращение, а на поддержание достигнутой степени укорочения мышцы.

Закон средних нагрузок и средних скоростей сокращения, в значительной степени определяющий производительность двига-

тельного аппарата и энергетические расходы при динамической работе, имеет большое значение для трудовой деятельности, а иногда и для спортивной практики. Абсолютные величины как средних нагрузок, так и средних скоростей, несомненно, различны для разных мышц, обладающих разной силой, быстротой и выносливостью, а также для разных движений. В каждом отдельном случае их нужно находить экспериментально. В процессе спортивной тренировки увеличивается сила мышц, соответственно чему возрастают абсолютные величины оптимальных нагрузок, повышаются лабильность нервно-мышечного аппарата и быстрота движений, соответственно чему возрастают и оптимальные скорости сокращения мышц.

§ 20. Динамическая и статическая деятельность

Понятие о динамической и статической деятельности. Мышечный аппарат животных и человека выполняет две основные функции — *движение и удержание определенного положения.*

Первая функция состоит в том, что мышцы производят перемещение тела в пространстве или частей тела друг относительно друга. При этом сила мышц, действуя через костные рычаги, либо преодолевает внешние силы, либо уступает им, смягчая резкость деформирующего воздействия. Такого рода деятельность мышц получила название *динамической.*

Вторая функция заключается в том, что мышцы удерживают кости скелета или части тела в определенном положении друг относительно друга. Этим обеспечиваются определенная поза тела и противодействие внешним силам, стремящимся эту позу изменить. Такого рода деятельность получила название *статической.*

При физических упражнениях статическая и динамическая деятельность редко встречается в чистом виде. Примерами статической деятельности могут быть разнообразные упоры и висы, удержание штанги на вытянутых руках и т. п. Примерами преимущественно динамической работы — плавание, бег, прыжки и т. п. Как правило, статическая и динамическая деятельность протекает в разнообразных, меняющихся сочетаниях; статический компонент обычно обеспечивает позу тела, на основе которой и совершаются те или иные движения.

Физиологическая характеристика динамической деятельности мышц была дана в предыдущих параграфах. Ниже будут рассмотрены особенности статической деятельности.

Работа мышц при статической деятельности. При статической деятельности не происходит ни перемещения внешних объектов, ни перемещения тела человека. С точки зрения механики, при статической деятельности не производится ни-

какой работы, поскольку в данном случае h, входящее в уравнение работы $A = Ph$, равно нулю; здесь можно говорить лишь о статическом усилии. Однако, с точки зрения физиологии, при статической деятельности в мышце совершается большая внутренняя работа, связанная с возникновением и поддержанием напряжения. Таким образом, правомерно говорить и о *статической работе*, величина которой может характеризоваться развиваемым *напряжением и длительностью его поддержания.*

При статической деятельности нет условий для превращения энергии напряжения в потенциальную энергию поднятого тела или в кинетическую энергию движимого объекта. По прекращении возбуждения энергия напряжения целиком превращается в тепло.

Тоническая и тетаническая формы статической деятельности. Статическая деятельность обеспечивается более или менее длительным напряжением скелетных мышц. В зависимости от позы тела и величины внешних сил это напряжение может быть различным. При поддержании многих поз тела, например стояния, противодействие внешним силам (в данном случае силе тяжести) в значительной мере оказывается пассивными силами костного аппарата. Во время стояния многочисленные мышцы шеи, туловища и ног фиксируют кости скелета так, что они опираются друг на друга и образуют прочную колонну. При такой статической деятельности напряжение, развиваемое мышцами, может быть небольшим, но должно поддерживаться длительно без утомления. Длительное напряжение, обеспечивающее поддержание естественного положения тела в поле силы тяжести, или поддержание определенной позы тела, на фоне которой совершается динамическая деятельность, получило название *мышечного тонуса.* Физиологические механизмы тонуса будут рассмотрены несколько ниже.

При большой величине внешних сил, например когда к силе тяжести, действующей на тело, добавляется действие веса штанги, удерживаемой на груди или на вытянутых руках, для сохранения стойки тела требуется значительно большее напряжение мышц. При некоторых других физических упражнениях, таких, например, как упор руки в стороны на кольцах, удержание принятой позы тела возможно лишь при чрезвычайном напряжении мышечного аппарата — в данном случае из-за большого момента силы тяжести, действующей на длинное плечо рычагов, которые образуются вытянутыми вперед или в стороны конечностями. В связи с большой трудностью, а также из-за некоторых физиологических особенностей поддержания статических усилий такая работа утомительна и не может продолжаться долго.

Электромиографические исследования показали, что высокое напряжение, развиваемое при такой статической деятельности, по своему физиологическому механизму является тетанусом, ко-

торый образуется путем складывания элементарных волн напряжения, возникающих на каждый нервный импульс. При этом часто происходит мобилизация всех двигательных единиц, входящих в состав мышцы. На осциллограмме можно видеть появление больших, правильных по форме, равномерно идущих потенциалов действия в ритме 40—80 в 1 сек. (рис. 59, *А*). Это указывает на *синхронизацию* работы двигательных единиц, благодаря чему все волокна мышцы начинают возбуждаться одновременно в общем темпе и развивать максимальное напряжение.

§ 21. Физиологические механизмы тонуса скелетных мышц

Как показали электрофизиологические и иные исследования, в поддержании длительного неутомимого тонического напряжения главную роль играет *посменная работа* двигательных единиц. Потенциалы действия, записанные во время поддержания тонуса, очень малы и не регулярны по величине и ритму (см. рис. 59, *Б*). Нерегулярность суммарных потенциалов, отводимых от целой мышцы, указывает на асинхронную (неодновременную) работу входящих в ее состав мышечных волокон. Очевидно, что при этой форме деятельности мышца не возбуждается целиком; в каждый данный момент одни двигательные единицы возбуждены, другие отдыхают; в следующий момент приступают к деятельности другие единицы, а работавшие ранее переходят на время в состояние покоя. Путем такой посменной работы своих частей мышца в целом может поддерживать напряжение очень долго. Правда, это напряжение будет значительно меньше максимального.

Экономичности и слитности тонического напряжения благоприятствует наличие в мышцах *медленно работающих волокон*. Так, например, мышцы-разгибатели спины и ног (четырехглавая бедра, камбаловидная и др.), обеспечивающие стояние, очень богаты медленными волокнами. В связи с растянутостью волны механических изменений эти волокна способны к длительному слитному сокращению уже при малых частотах возбуждения. Так, если для получения слитного тетануса быстрой внутренней прямой мышцы глаза требуется 350 возбуждений в 1 сек., а икроножной — 100, то для медленной камбаловидной — всего лишь 30. Работа в относительно редком ритме и большие энергетические ресурсы медленных мышечных волокон обеспечивают их длительное сокращение *без видимого утомления*.

Значительно отличается от тетануса тонус, осуществляемый *специализированными тоническими волокнами*. В отличие от обычных тетанических волокон, которые растягивающему усилию противопоставляют активное напряжение, тоническое волокно сопротивляется растяжению главным образом путем возрастания

вязкости своих коллоидов (может быть, белков протоплазмы), сохраняющейся долгое время по прекращении возбуждения. При ритмическом возбуждении вязкость тонического волокна вскоре становится настолько значительной и стабильной, что оказывается в состоянии обеспечивать сопротивление растяжению уже при очень редких вспышках возбуждения. Поддержание повышенной вязкости в отличие от поддержания повышенного напряжения не требует больших энергетических расходов. Вследствие этого статическая деятельность тонического волокна сопровождается очень малым расходованием веществ и энергии и может продолжаться долго без утомления.

В мышцах низших позвоночных, например лягушки, специализированных тонических волокон очень много. В скелетных мышцах человека их значительно меньше, чем тетанических. Гладкие мышечные волокна внутренних органов (кишечника, мочевого пузыря, кровеносных сосудов и др.) по своим свойствам являются тоническими.

§ 22. Деятельность мышц при движениях в суставах

В реальных условиях работы двигательного аппарата динамическая работа мышц и статическая деятельность тесно связаны друг с другом. *Одна и та же мышца может работать то в динамическом режиме, то в статическом*, обеспечивая или движение в суставе, или сохранение определенного положения костей друг относительно друга.

Согласно анатомическим данным, большинство суставов человеческого тела позволяет перемещаться соприкасающимся костям друг относительно друга не в одном каком-либо направлении, а в нескольких — в двух или даже в трех. Иными словами, *большинство суставов обладает не одной «степенью свободы» движения, а несколькими.* Например, тазобедренный сустав — тремя степенями свободы, так как он допускает следующие три рода движений: 1) поворот выпрямленной ноги, 2) приведение и отведение во фронтальной плоскости и 3) сгибание и разгибание в сагиттальной плоскости. Наличие трех степеней свободы практически обеспечивает любое движение в трехмерном пространстве. Однако при выполнении того или иного рабочего движения суставы с несколькими степенями свободы функционируют как суставы с одной степенью свободы. Благодаря использованию лишь одной степени и исключению других создается возможность определенно направленного движения. Вместе с тем сустав с несколькими степенями свободы может последовательно участвовать в образовании стольких рабочих механизмов, сколько в нем степеней свободы — при условии исключения в каждом отдельном случае всех прочих свобод движения, кроме одной.

Например, плечевой сустав, также имеющий три степени свободы, может участвовать в: 1) механизме подъема и опускания рук во фронтальной плоскости (отведение и приведение), 2) механизме подъема и опускания рук в сагиттальной плоскости (сгибание и разгибание) и 3) механизме поворота рук.

Вариации рабочего применения сустава достигаются посредством изменения деятельности его мышц. Роль мышц сустава, как было сказано выше, двояка. Во-первых, благодаря их напряжению происходит *фиксация (удержание)* костей в определенном положении друг относительно друга. Эта статическая деятельность особенно наглядно проявляется во время стояния. Во-вторых, мышцы производят *движение в суставе.* Использование сустава для получения направленного движения осуществляется путем *определенного сочетания деятельности связанных с ним мышц.* Мышцы, обеспечивающие тягу в сторону необходимой степени свободы, приходят в состояние тетанического сокращения. Мышцы, противодействующие движению в ненужных направлениях, усиливают тоническое напряжение. Антагонистические мышцы, препятствующие движению в нужную сторону, уменьшают свое тоническое напряжение.

Динамическая и статическая деятельность этих мышц не является заданной раз и навсегда. Мышца, производящая движение, очень быстро может стать в положение фиксирующей, а мышца фиксирующая — в положение движущей. Этим изменением рабочего применения мышц и достигается переход к использованию другой степени свободы. В целом получается огромная выгода: один и тот же сустав может последовательно выполнять функции нескольких механизмов.

Перераспределение динамической и статической деятельности, стимуляция и торможение тетануса и тонуса производятся центральной нервной системой, которая регулирует работу двигательного аппарата.

Глава X
ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

§ 1. Основные функции центральной нервной системы

Живой организм находится в неразрывном единстве с окружающей средой. Он приспосабливается к меняющимся условиям существования и в той или иной мере приспосабливает их к своим потребностям.

Взаимодействие животного организма со средой осуществляется центральной нервной системой. В этом взаимодействии организм выступает как единое целое, что также обеспечивается

центральной нервной системой, которая согласует деятельность органов и систем тела. Таким образом, к основным функциям центральной нервной системы относится *объединение (интеграция) деятельности* различных систем организма в единое целое и взаимодействие организма с внешней средой. Эти функции центральная нервная система осуществляет через посредство периферических нервов, которые связывают ее, с одной стороны, со специальными приборами, воспринимающими воздействия внешней и внутренней среды, — рецепторами, с другой — с органами тела, отвечающими на эти воздействия той или иной реакцией, — эффекторами.

На высшем этапе своего развития центральная нервная система приобрела еще одну особенность: она стала органом, функция которого обусловливают психическую деятельность, возникновение на основе физиологических процессов ощущений, восприятий и мышления. Тем самым деятельность мозга обусловливает общение людей друг с другом, познание законов природы и общества и их использование в общественной практике.

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

§ 2. Рефлекторный механизм деятельности центральной нервной системы

Функции центральной нервной системы протекают по механизму рефлекса. *Рефлекс* — это реакция организма на раздражения из внешней или внутренней среды, осуществляемая при посредстве центральной нервной системы.

И. П. Павлов разделил все рефлексы высших животных и человека на две группы: *безусловные и условные.*

Рефлексы этих обеих групп можно еще классифицировать по разным признакам. Во-первых — по *их биологическому значению.* Так, например, безусловные и условные рефлексы могут быть направлены: на обеспечение организма пищей, переваривание ее и усвоение (пищевые рефлексы); на защиту его от повреждающих факторов среды (оборонительные рефлексы); на ознакомление с меняющимися условиями окружающей среды (ориентировочные рефлексы); на поддержание рода (половые рефлексы). Во-вторых, рефлексы различаются *по виду рецепторов*, раздражение которых приводит к их осуществлению. В соответствии с имеющимися в организме экстерорецепторами (т. е. рецепторами, воспринимающими раздражения из внешней среды) и интерорецепторами (рецепторами, воспринимающими раздражения из внутренней среды) рефлексы могут быть экстероцептивными (зрительные, слуховые, тактильные и т. п.) и интероцептивными (с баро- и хеморецепторов сосудов, с рецепторов внутренних ор-

ганов и т. п.). Рефлексы с проприорецепторов (с рецепторов мышц, сухожилий, суставных сумок и связок) называются проприоцептивными. В-третьих, рефлексы классифицируются *по роду эффекторной реакции*. По этому признаку различают рефлексы двигательные, секреторные, сосудистые, трофические (последние выражаются в изменениях обмена веществ в органе или во всем организме).

§ 3. Проведение нервных импульсов по рефлекторной дуге

Нейроны рефлекторной дуги и их соединения. В основе всякого рефлекса лежит деятельность системы соединенных друг с другом нейронов, образующих так называемую *рефлекторную дугу*. Она состоит из *афферентных* (рецепторных, центростремительных), *вставочных* (промежуточных) и *эфферентных* (центробежных, эффекторных) нейронов (рис. 61). Не-

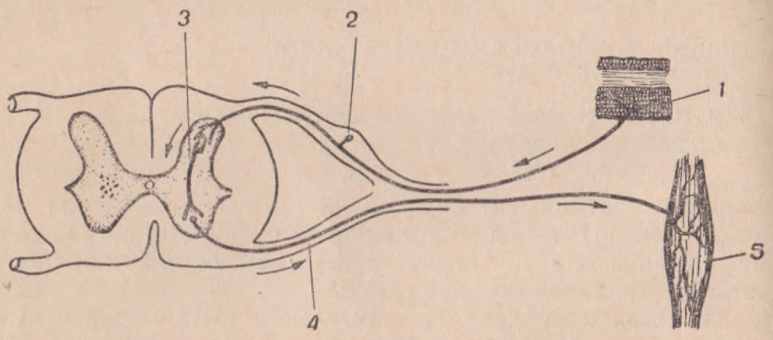


Рис. 61. Схема спинномозгового рефлекса:
1 — рецептор; *2* — афферентный нейрон; *3* — вставочный нейрон; *4* — волокно эфферентного нейрона; *5* — эффектор

которые дуги (сухожильных рефлексов) могут состоять лишь из афферентных и эфферентных нейронов. Система нейронов рефлекторной дуги передает возбуждение от рецепторов, воспринимающих воздействия среды, к эффекторам — органам, реагирующим на эти воздействия. Следует иметь в виду, что осуществление рефлекторных реакций связано не только с возбуждением, но и с другим нервным процессом — торможением.

В морфологическом отношении каждый нейрон представляет собой самостоятельную единицу. Взаимодействие отдельных нейронов происходит в местах их соприкосновения — синапсах. Конечные нервные волоконца — окончания аксона одной нервной клетки — образуют на теле и дендритах другой нервной клетки

маленькие утолщения — синаптические пуговки (рис. 62). Каждая синаптическая пуговка покрыта мембраной, получившей название *пресинаптической*. На прилежащей к ней поверхности тела другой нервной клетки или какого-либо из ее дендритов также находится мембрана, называемая *постсинаптической*. Между этими мембранами имеется узкая *синаптическая щель*.

Возбуждающие нейроны и синапсы. Механизм передачи возбуждения через синапсы. Под влияни-

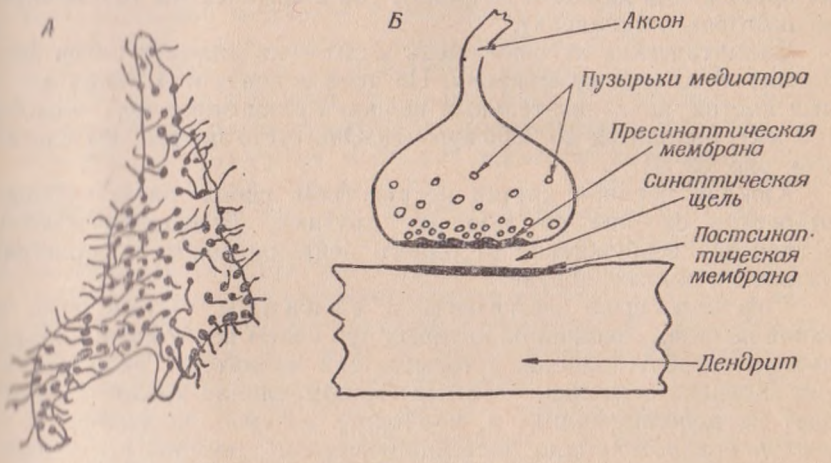


Рис. 62. Межнейронные синапсы:
А — расположение синапсов на теле нейрона и его дендритах (по Хаачу и Барру); *Б* — схема синапса

ем нервного импульса в синаптических пуговках образуется некоторое количество медиатора — химического вещества, которое диффундирует через синаптическую щель к постсинаптической мембране и вызывает в ней ряд изменений. Окончания многих нейронов (возбуждающих) выделяют возбуждающий медиатор. Таким для целого ряда синапсов является ацетилхолин. Под влиянием возбуждающего медиатора происходит *деполяризация* постсинаптической мембраны, развивается ее *электроотрицательность* и возникает так называемый *возбудительный постсинаптический потенциал* (сокращенно — *ВПСП*). ВПСП, возникающий под влиянием одиночного нервного импульса, доставляемого к нервной клетке, оказывается недостаточным, чтобы ее возбудить, т. е. подпороговым. Он представляет собой *местную* электрическую реакцию (местное возбуждение), отличающуюся от *потенциала действия*, который обеспечивает *распространение* возбуждения (нервный *импульс*). ВПСП способен к суммации. Если возбуждение, достигающее нервной клетки, повторяется через короткие интервалы или доставляется сразу по многим волокнам,

то в состояние активности приходит значительное число синаптических пуговок, выделяется больше медиатора и ВПСП увеличивается. Достигая порогового значения, он становится способным возбудить нервную клетку. В ней возникает при этом потенциал действия, и возбуждение с одного нейрона рефлекторной дуги оказывается переданным на другой.

Таким образом, возбуждение по рефлекторной дуге проводится как электрическим путем (через посредство токов действия на протяжении каждого нейрона), так и химическим (с помощью медиаторов в синапсах).

Синаптические пуговки очень малы — их диаметр равен приблизительно одному микрону. На теле и дендритах таких крупных клеток, как двигательный нейрон (поперечник тела — около 100 мк), находится до 2000 пуговок. Они густо покрывают клетку (см. рис. 62, *А*).

Каждая нервная клетка посредством своих разветвленных отростков связана со многими другими. Благодаря такому устройству возбуждение от одного нейрона может распространяться на многие другие.

Тормозящие нейроны и синапсы. Существуют и такие нейроны, окончания которых при своем возбуждении выделяют не возбуждающий, а тормозящий медиатор. Такой медиатор (предположительно — гамма-аминомасляная кислота) вызывает не деполяризацию, а, наоборот, *гиперполяризацию*, т. е. *увеличение потенциала* постсинаптической мембраны (положительный электрический заряд на ее поверхности возрастает). При этом возникает так называемый *тормозной постсинаптический потенциал* (сокращенно ТПСП), который также способен возрастать путем суммации.

Существуют, таким образом, возбуждающие и тормозящие нейроны и синапсы. На теле и дендритах нервной клетки оканчиваются аксоны тех и других нейронов, могут одновременно выделяться разные медиаторы. При этом происходит взаимодействие возбуждения и торможения, определяющее характер деятельности клетки. Возникающий в ней нервный импульс является результатом интеграции этих процессов.

§ 4. Особенности проведения возбуждения через нервные центры

Проведение возбуждения через центральную нервную систему отличается от проведения по нервному волокну рядом особенностей. Многие из них обусловлены передачей возбуждения с нейрона на нейрон.

1. Одностороннее проведение возбуждения. В отличие от нервного волокна, которое может проводить возбуждение в обе стороны от места его возникновения, нервные центры проводят возбуждение лишь в одном направлении — *от*

афферентных путей к эфферентным. Одностороннее проведение через центры обусловлено особенностями передачи возбуждения через синапсы. Медиатор образуется лишь в синаптических пуговках, но не в теле нервной клетки, вследствие чего возбуждение может быть передано лишь с окончаний афферентного нейрона на тело вставочного, а с окончаний вставочного — на тело эфферентного, но не в обратном порядке.

2. Замедление проведения возбуждения. На выделение нервным окончанием медиатора, диффузию его к постсинаптической мембране и возникновение ВПСП требуется около 0,5 мсек. Если учесть малые размеры пути, по которым передается возбуждение, то становится ясным, что скорость проведения в синапсе в тысячи раз меньше, чем в нервном волокне. Это замедление получило название *синаптической задержки.*

Наличие синаптической задержки вызывает замедление проведения возбуждения при передаче его по центральному звену рефлекторной дуги. *Скрытый период рефлекторной реакции,* т. е. промежуток времени, протекающий между раздражением и началом ответной реакции, называемый еще *латентным периодом рефлекса,* обусловлен осуществлением следующих основных процессов: а) возбуждением рецептора и проведением импульсов по афферентным путям до центра, б) проведением возбуждения через центры *(«центральное время рефлекса»),* в) распространением импульсов по эфферентным путям и возбуждением рабочего органа. Оказалось, что в двухнейронных (моносинаптических) дугах центральное время рефлекса равно 2—3 мсек. (0,5 мсек. — до возникновения ВПСП и 1,5—2,0 мсек.— на нарастание ВПСП до пороговой величины и возникновение потенциала действия), в многонейронных же (полисинаптических) оно выше (рис. 63).

Скрытый период элементарной реакции человека, какой является, например, коленный рефлекс, составляет 20—24 мсек. (центральное время его — около 3 мсек.). Скрытый период сложной условнорефлекторной реакции, например реакции на стартовый сигнал, равен десятым долям секунды.

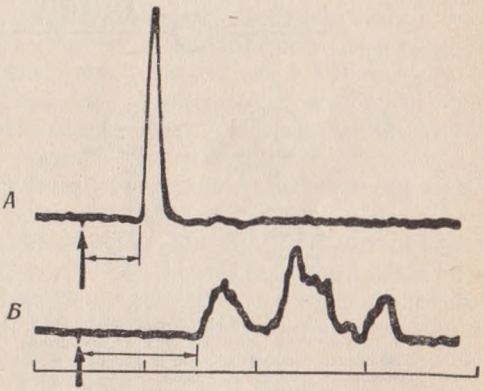


Рис. 63. Различия в длительности латентного периода рефлексов при передаче возбуждения через моносинаптические (*А*) и полисинаптические (*Б*) рефлекторные дуги.
Стрелка — момент раздражения

3. Суммация возбуждения. Рефлекторную реакцию может вызвать лишь раздражение, достигшее пороговой силы. Однако, как впервые показал И. М. Сеченов (1863), и подпороговые раздражения вызывают при известных условиях рефлекс

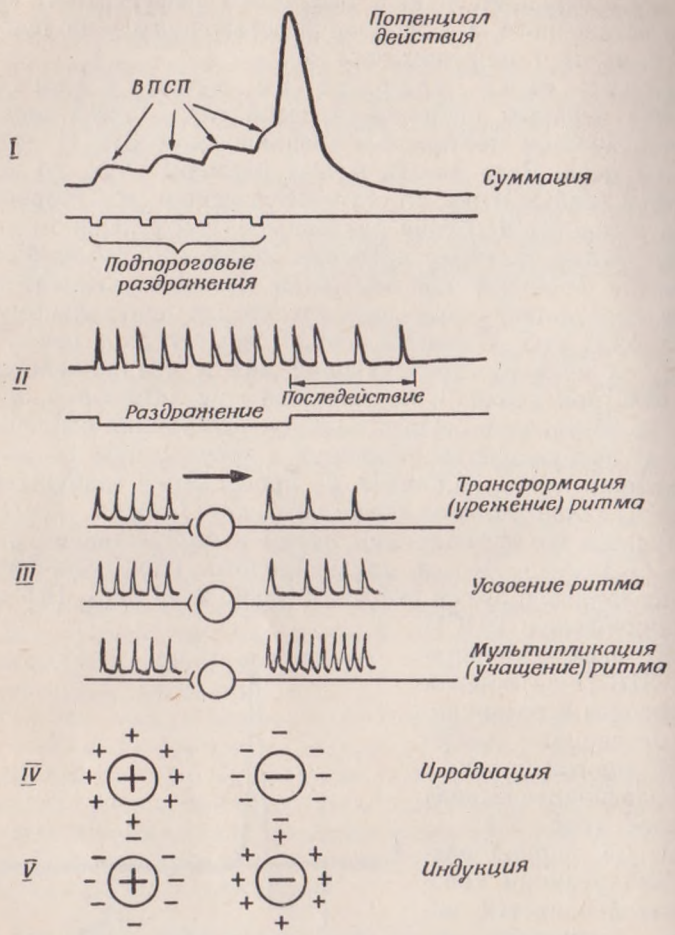


Рис. 64. Основные свойства нервных центров:
I — суммация возбуждения (временная); *II* — потенциалы действия во время раздражения и после него (последействие); *III* — трансформация и усвоение ритма; *IV* — иррадиация возбуждения (плюс) и торможения (минус); *V* — индукция (одновременная)

Рефлекторная реакция возникает: а) если подпороговое раздражение повторяется многократно через короткие интервалы времени (рис. 64) или действует длительно и б) если два или несколько подпороговых раздражений действуют одновременно на разные

рецепторы (например, на несколько участков кожи). Это явление получило название *суммации*. Различают суммацию *временну́ю* (при повторном действии на одни и те же рецепторы) и *пространственную* (при одновременном действии на разные рецепторы). Ряд рефлексов высших животных и человека в естественных условиях обычно осуществляется в результате суммации слабых раздражений. Таковы, например, рефлексы чихания, кашля.

Явление суммации связано с особенностями проведения возбуждения через синапсы. Как было показано в § 3 этой главы, чтобы возбудить нервную клетку, т. е. вызвать в ней процесс распространяющегося возбуждения, требуется либо многократная активация синаптических пуговок, принадлежащих одному и тому же волокну, либо одновременная активация пуговок, принадлежащих нескольким нервным волокнам. В первом случае происходит суммация возбуждающего действия во времени, во втором — пространственная суммация возбуждающего действия.

4. Трансформация ритма возбуждений. Частота импульсов, посылаемых нервными центрами к исполнительным органам, в известной мере определяется силой и частотой раздражения рецепторов. Однако равенства ритмов возбуждений, приходящих к нервным центрам и посылаемых ими, обычно нет. Нервные центры способны трансформировать ритм приходящих импульсов в собственный ритм.

Даже при одиночном раздражении афферентного нерва рефлекторное сокращение мышцы может иметь характер тетануса. В этом случае нервные клетки отвечают на одиночный залп приходящих импульсов длительным разрядом (учащение ритма — см. рис. 64). С другой стороны, явление трансформации может выражаться в уменьшении частоты посылаемых к мышце импульсов по сравнению с частотой раздражения (урежение ритма — см. рис. 64). Так, например, одиночный мотонейрон млекопитающих отвечает на приходящие к нему импульсы собственным ритмом деятельности не свыше 60 импульсов в 1 сек. (см. рис. 59). Трансформация ритма обусловлена процессами передачи импульсов в синаптическом поле клетки.

При синхронной (одновременной) деятельности мотонейронов в мышце обычно регистрируется до 60 потенциалов действия в 1 сек. Однако чаще на электромиограмме отмечается более высокая частота потенциалов, нерегулярных по величине (см. рис. 59). Это объясняется тем, что обычно синхронности в работе мотонейронов нет и импульсы в разных аксонах возникают не кучно, а рассредоточенно.

5. Усвоение ритма. В процессе деятельности происходит изменение функциональных свойств нервных процессов — возбудимость и лабильность нервных образований могут в зависимости от условий раздражения повышаться и понижаться. Даже в тех случаях, когда в связи с недостаточно высокой лабильностью

нервные центры не способны вначале отвечать на частые раздражения соответствующим ритмом импульсов, они начинают воспроизводить его в процессе работы. Это явление получило название *«усвоения ритма»* (А. А. Ухтомский). Оно происходит в центральной нервной системе под влиянием периферических воздействий и в процессе осуществления межцентральных отношений. В результате повышения лабильности одних нейронов и понижения лабильности других происходит их сонастраивание на общий ритм деятельности (см. рис. 64).

6. Иррадиация возбуждения. Импульсы, пришедшие в центральную нервную систему по какому-либо афферентному волокну, могут возбудить не только нейроны данной рефлекторной дуги. Через сеть вставочных нейронов они могут распространиться на большое число эфферентных путей и даже захватить соседние рефлекторные дуги. Это явление получило название *иррадиации* (см. рис. 64).

Иррадиацию возбуждения легко наблюдать на лягушке, лишенной головного мозга. При слабом раздражении пальцев лапки возникает движение стопы — местный рефлекторный ответ. По мере усиления раздражения в реакцию вовлекается все большее число мышц — происходит сгибание в коленном и тазобедренном суставах данной конечности, затем возбуждение иррадиирует на центры другой лапки. Наконец, при большой силе раздражения вся лягушка начинает двигаться.

Область, которая охватывается возбуждением, зависит от силы раздражения и от функционального состояния нервных центров. Чем сильнее раздражение и чем выше возбудимость, тем на большее расстояние иррадиирует возбуждение.

В естественных условиях, несмотря на возможность широко иррадиировать по центральной нервной системе, возбуждение фактически распространяется по *определенным направлениям* и приводит к возникновению определенных *упорядоченных рефлекторных реакций*. Сдерживание потока импульсов в определенном русле достигается: 1) наличием путей наиболее легкого проведения через центральную нервную систему; 2) постепенным затуханием возбуждения, растекающегося по вставочным нейронам; 3) активным ослаблением действия иррадиирующих импульсов посредством торможения.

7. Изменчивость функциональных свойств нервных центров. Возбудимость, проводимость и лабильность нервных центров не являются постоянными. Они могут изменяться даже в нормальных физиологических условиях, под влиянием текущей деятельности. В процессе оптимальной работы функциональные свойства нервных центров возрастают. При относительно высоких ритмах деятельности или большой ее длительности возбудимость и лабильность нервных клеток могут, наоборот, понижаться. При этом проведение импульсов через

нервные клетки затрудняется, возникает трансформация их ритма, развивается пессимальное торможение.

Подъем работоспособности организма в оптимальных условиях работы отражает общую биологическую закономерность, согласно которой необходимым условием поддержания жизни является деятельность. Бездеятельность нейронов рефлекторной дуги, например, приводит к резкому снижению их работоспособности главным образом из-за ослабления функции синаптического механизма и понижения деятельности нервных клеток. В связи с этим пониженная двигательная деятельность *(гиподинамия)* ведет к неблагоприятным изменениям в нервной системе.

8. Следовые явления в центральной нервной системе. Последействие. Возбуждение в нервном волокне прекращается сразу же после прекращения раздражения. *Возбуждение в нервных центрах может продолжаться и после прекращения действия раздражителя.* Величина и длительность последействия зависят от силы раздражения и от функционального состояния нервных центров. Последействие имеет сложную природу. С одной стороны, оно обусловлено тем, что после прекращения раздражения, особенно сильного или длительного, постсинаптическая мембрана нейрона еще в течение некоторого времени оказывается деполяризованной и, следовательно, способной посылать импульсы. С другой стороны, оно связано с движением импульсов по замкнутой кольцевой цепи нейронов (рис. 65). Во время раздражения импульсы передаются не только по прямому пути — от афферентных нейронов через вставочные к эфферентным. Через коллатерали нейронов импульсы направляются также по кольцевому возвратному пути, который образован цепью вставочных нейронов. По прекращении раздражения возбуждение некоторое время продолжает циркулировать по этому кольцу, становясь источником эфферентных импульсов и поддерживая, таким образом, рефлекторную реакцию (см. рис. 65).

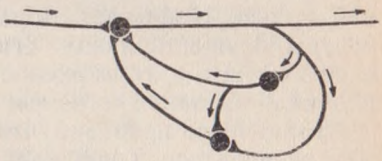


Рис. 65. Движения импульсов по цепи нейронов (по Лоренто де Но)

Способность к сохранению изменений в виде следов. Изменения функциональных свойств нервных центров и характера их работы, возникшие под влиянием деятельности, могут сохраняться в виде следов и по прекращении ее. Длительность этих следов в разных случаях различна — от нескольких секунд до многих лет. *Способность к сохранению следов* играет важную роль в образовании новых двигательных навыков в процессе тренировки. Длительные, длящиеся иногда годами, следовые изменения в коре больших полушарий являются *физиологическим механизмом памяти.*

§ 5. Торможение в центральной нервной системе

Торможением в физиологии называют активную задержку деятельности периферических органов или нервных центров. В деятельности центральной нервной системы этот процесс имеет не меньшее значение, чем процесс возбуждения.

Явление торможения в центральной нервной системе было открыто И. М. Сеченовым в 1863 г. Одновременно раздражая у лягушки область зрительных бугров промежуточного мозга кристаллом поваренной соли и кожу задних лапок кислотой, он наблюдал удлинение времени сгибательного рефлекса. Очаг возбуждения, возникающий в промежуточном мозге при раздражении солью, оказывает тормозящее действие на спинальные центры, осуществляющие сгибательный рефлекс. Этот опыт стал классическим, а торможение рефлексов, наблюдаемое при этом, получило название *«сеченовского торможения»*.

Далее было показано, что торможение в нервных центрах может развиваться и под влиянием периферических раздражений. Так, у лягушки сгибательный рефлекс, возникающий при раздражении кожи задних лапок кислотой, может быть заторможен посредством сдавливания передних лапок.

Примером торможения в центральной нервной системе является угнетение деятельности нервных центров одних мышц при возбуждении центров их антагонистов. Это угнетение может быть выявлено в следующем опыте. При умеренном электрическом раздражении малоберцового нерва возникает устойчивое рефлекторное сокращение полусухожильной мышцы (сгибателя). Если, не прекращая этого раздражения, нанести более сильное на кожный нерв бедра, относящийся к антагонистической рефлекторной дуге, то одновременно с возникновением сокращения четырехглавой мышцы (разгибателя) расслабляется полусухожильная (рис. 66), несмотря на продолжающееся раздражение малоберцового нерва. *При возбуждении центра разгибателя тормозится, подавляется возбуждение, происходившее в центре сгибателя.*

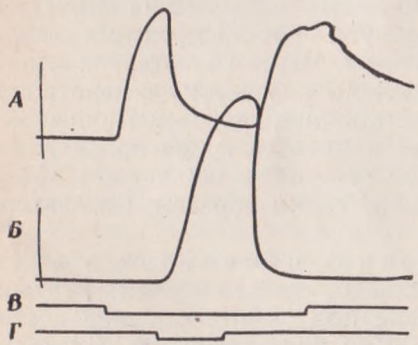


Рис. 66. Реципрокная иннервация:
торможение сокращения полусухожильной мышцы (*А*) при одновременном сокращении ее антагониста — четырехглавой мышцы (*Б*), *В* — раздражение малоберцового нерва, *Г* — раздражение кожного нерва бедра

По прекращении раздражения кожного нерва четырехглавая

мышца расслабляется. Одновременно прекращается торможение в центре сгибателей и сокращение полусухожильной мышцы восстанавливается.

И. П. Павлов развил учение о торможении в центральной нервной системе и показал огромное значение этого процесса для высшей нервной деятельности. Природа торможения и связь его с возбуждением углубленно изучались Н. Е. Введенским. Многочисленные исследования торможения были выполнены и за рубежом.

Роль торможения в работе нервных центров исключительно велика. *Торможение ограничивает иррадиацию возбуждения* по центральной нервной системе; при его посредстве вместо разлитой судорожной реакции всего организма возникают определенные рефлексы. Торможение является *важным механизмом координации рефлексов*, образующих целостный рабочий акт. Оно принимает непосредственное участие в выработке *новых, условных, рефлексов* и во всей высшей нервной деятельности животных и человека. Наконец, торможение играет *охранительную роль*, защищая нервные клетки от истощения.

Физиологическая природа торможения. Торможение не является результатом истощения или паралича нервных клеток из-за чрезмерной работы. Напротив, *торможение представляет собой своеобразное деятельное состояние, часто вызываемое возбуждением и с ним сопряженное.* Существуют различные формы торможения. Одни развиваются после предварительного возбуждения *(пессимальное, или парабиотическое, торможение)*, другие — без него *(прямое торможение)*. Они имеют разные механизмы возникновения: *первые связаны с деполяризацией мембраны* и переходом ее через ряд стадий от возбуждения к торможению, *вторые — с гиперполяризацией мембраны.*

По локализации процесса торможения, т. е. по месту его возникновения, различают постсинаптическое и пресинаптическое торможение.

Пессимальное торможение. Идея о том, что торможение может возникать в результате понижения функциональной подвижности (лабильности) ткани при определенных условиях раздражения, была впервые высказана Н. Е. Введенским в его классических исследованиях об оптимуме и пессимуме сокращения мышцы. В центральной нервной системе торможение этого вида является *важным механизмом координации.*

Эта форма торможения обычно не связана с деятельностью каких-либо специальных тормозящих образований. Она возникает под влиянием очень частых или длительно действующих раздражений. Лабильность нервных клеток при этом уменьшается, цикл восстановления возбудимости в них после каждого раздражения затягивается, что приводит (через ряд переходных стадий) к развитию торможения. Таким образом, импульсы, вызы-

вавшие вначале рефлекторный ответ, в дальнейшем могут оказывать тормозящее действие. Закономерности развития этого вида торможения были представлены Н. Е. Введенским в его теории парабиоза.

Парабиоз — это *состояние ткани, характеризующееся сниженной лабильностью и наличием местного (нераспространяющегося) слитного возбуждения.* Такое состояние наступает под влиянием частых или длительных раздражений, а также при других воздействиях, изменяющих (альтерирующих) функциональные свойства ткани (например, под влиянием постоянного электрического тока, высокой и низкой температуры, различных химических веществ и т. п.). Термин парабиоз (*пара* — около, *биос* — жизнь) характеризует состояние, как бы пограничное между жизнью и смертью. Если прекратить действие раздражителя, вызвавшего этот процесс, то ткань возвращается к исходному состоянию. Когда возбуждение приобретает такой застойный (неколебательный) характер, то создаются условия, препятствующие дальнейшему распространению волн возбуждения, вследствие чего в участке пониженной лабильности возникает торможение волн возбуждения.

В центральной нервной системе торможение такого рода может возникать, в частности, в том случае, когда на нервную клетку, возбужденную под влиянием одного потока импульсов, начинает действовать другой поток, передающийся по другим нервным волокнам. При совместном действии разных рядов импульсов нервная клетка подвергается более частым раздражениям. Понижение лабильности, происходящее при этом, приводит к развитию парабиотического торможения. Это состояние может иметь форму «функционального парабиоза» — кратковременного торможения. Иногда же парабиоз приобретает форму очага застойного возбуждения (и, вместе с тем, торможения), нарушающего нормальную деятельность нервной системы.

Прямое торможение. Эта форма связана с деятельностью тормозящих нейронов и синапсов. Как уже указывалось в § 3, в пресинаптической мембране таких синапсов образуется не возбуждающий, а тормозящий медиатор, который выделяется в синаптическую щель и вызывает гиперполяризацию мембраны следующего нейрона и его торможение. По механизму своего развития к форме прямого торможения относятся постсинаптическое торможение и его разновидность — возвратное торможение.

Постсинаптическое торможение названо так в связи с тем, что оно возникает в постсинаптической мембране. Медиатор, выделяемый в тормозящих синапсах, вызывает в постсинаптической мембране (т. е. в мембране тела и дендритов нервной клетки, с которой тормозящий нейрон образует синапс) тормозной постсинаптический потенциал, способный путем суммации (пространственной и временно́й) возрастать.

Поскольку на теле (и дендритах) каждой нервной клетки имеются возбуждающие и тормозящие синапсы, то конечный характер ее деятельности зависит *от соотношения между возбудительным и тормозным потенциалами.* При этом имеют значение время их возникновения и достигаемая величина, т. е. факторы, зависящие, в свою очередь, от условий раздражения и функционального состояния нейрона.

Возвратное торможение осуществляется клетками Реншоу, образующими тормозящие синапсы на мотонейронах спинного

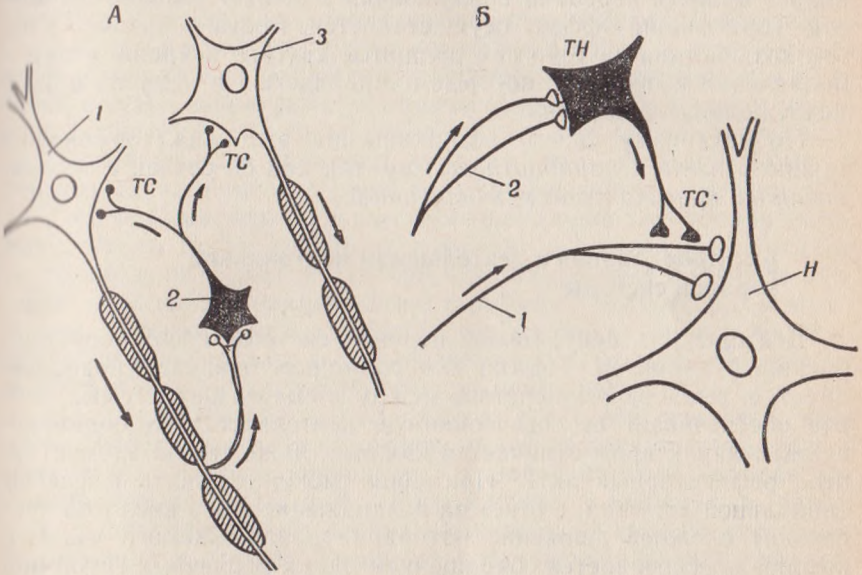


Рис. 67. Схемы постсинаптического — возвратного (*А*) и пресинаптического (*Б*) торможения (по Е. Б. Бабскому):

А: коллатерали аксона мотонейрона (*1*) контактируют с телом клетки Реншоу (*2*), короткий аксон которой образует тормозные синапсы (*ТС*) на мотонейронах (*1* и *3*); *Б*: *Н* — нейрон, возбуждаемый афферентными импульсами, приходящими по волокну *1*; *ТН* — нейрон, образующий тормозные синапсы (*ТС*) на пресинаптических разветвлениях волокна *1*; *2* — афферентные волокна, вызывающие активность тормозного нейрона *ТН*

мозга. Подобные этим нейроны имеются и в других отделах мозга. Когда мотонейрон возбуждается и импульсы по его аксону направляются на периферию — к скелетным мышцам, то по коллатералям этого аксона они передаются и к расположенным поблизости клеткам Реншоу, аксоны которых «возвращаются» к мотонейронам (рис. 67). Возбуждаясь, клетки Реншоу подавляют через свои тормозящие синапсы мотонейроны данного сегмента мозга. Чем сильнее возбуждаются мотонейроны, тем больше выражен и тормозящий эффект. Происходит как бы *саморегуляция деятельности нейрона.*

Пресинаптическое торможение. И эта форма торможения может осуществляться специальными тормозящими нейронами, но локализация и механизм возникновения его иные. В данном случае тормозящие нейроны образуют синапсы на пресинаптических терминалях возбуждающего нейрона, т. е. на конечных разветвлениях аксона, до перехода этих разветвлений в синаптические приборы (см. рис. 67). Выделяемый окончаниями этих тормозящих нейронов медиатор подавляет проведение импульсов по пресинаптическим разветвлениям к синапсам, т. е. *блокирует процесс передачи возбуждения с одного нейрона на другой.* Тормозящий эффект осуществляется, таким образом, не путем воздействия на тело или дендриты другого нейрона, а путем подавления импульсов, которые направляются к нему по аксону возбуждающего нейрона.

По механизму своего возникновения этот вид торможения можно отнести к *парабиотическому,* так как он связан с *деполяризацией пресинаптических окончаний.*

§ 6. Координация в деятельности центральной нервной системы

Деятельность центральной нервной системы носит координированный характер. Термин *«координация»* означает упорядочение, т. е. такое взаимодействие между элементами системы, которое обеспечивает ее согласованную деятельность. Координированным характером отличается каждый, даже самый элементарный, рефлекторный акт. Примером могут служить рефлексы спинальной лягушки: в ответ на раздражение кожи кислотой происходит сложное движение потирания раздражаемого участка, которое обеспечивается сокращением одних мышечных групп при расслаблении других. В более сложной форме явление координации наблюдается в целостном организме при выполнении рабочих актов, требующих *согласования множества отдельных рефлексов.* В условиях физиологической нормы работа всех органов и систем тела является согласованной: на воздействие из внешней и внутренней среды *организм реагирует как единое целое.*

Явление координации играет важнейшую роль в деятельности двигательного аппарата, в частности при выполнении физических упражнений. Координация таких двигательных актов, как ходьба или бег, обеспечивается главным образом сложившимися в филогенезе связями между нервными центрами. В процессе индивидуального развития и приобретения различных двигательных навыков врожденные связи «обрастают» множеством новых и могут значительно видоизменяться. *Основное значение* в деятельности центральной нервной системы *имеют координации, возникающие по ходу работы,* изменяющиеся и приспосабливающиеся к текущим условиям внешней и внутренней среды.

Роль иррадиации возбуждения в координации нервной деятельности. Большое значение для целостной деятельности центральной нервной системы имеет процесс иррадиации возбуждения (см. § 4 этой главы). Он обеспечивает связь между центрами. Иррадиирующие волны возбуждения изменяют функциональное состояние нервных центров, в частности повышают их возбудимость и функциональную подвижность. Преодолевая при известных условиях «препятствия» своему распространению, они приводят к формированию *новых связей* в центральной нервной системе. Процесс иррадиации возбуждения играет, таким образом, важную роль при образовании условных рефлексов.

Взаимная индукция возбуждения и торможения. Координация рефлекторных процессов обеспечивается в основном путем взаимодействия процессов возбуждения и торможения. Выше (§ 3 и 4) было показано, что эти процессы взаимодействуют на теле каждого нейрона, где возбудительные и тормозные постсинаптические потенциалы влияют друг на друга. При определенном уровне функционального состояния нервной системы могут возникать и такого рода отношения между процессами возбуждения и торможения, которые получили название *взаимной индукции*. Этим термином, заимствованным из физики и означающим наведение, выражают явления *взаимного усиления* возбуждения и торможения (см. рис. 64). Различают *одновременную и последовательную индукцию*.

Одновременная индукция. Взаимное усиление процессов возбуждения и торможения, протекающих одновременно в различных участках центральной нервной системы, называется одновременной индукцией. Возбуждение, возникнув в одном пункте, ослабляет возбуждение и может даже вызвать состояние торможения в другом. Такое же усиливающее влияние на возбуждение одних нейронов может оказать процесс торможения, возникающий в это время в других.

Последовательная индукция. Взаимное усиление процессов возбуждения и торможения, которые протекают в одних и тех же нейронах, но в последовательные промежутки времени, называется последовательной индукцией. В участках центральной нервной системы, которые в течение некоторого времени были заторможены, легко развивается процесс возбуждения. В связи с этим раздражитель вызывает более сильный процесс возбуждения в нервных центрах, если он действует после протекавшего в них процесса торможения (*«возбуждение вслед за торможением»*). Такая же закономерность существует и для процесса торможения, следующего за возбуждением (*«торможение вслед за возбуждением»*).

Явление индукции представляет собой общую закономерность, которая наблюдается в деятельности всех отделов центральной нервной системы.

Взаимосочетанная (реципрокная) иннервация мышц-антагонистов. Координированный характер нервной деятельности с особой наглядностью проявляется на примере нервных связей между центрами мышц-антагонистов. При одновременной регистрации деятельности антагонистических мышц можно наблюдать, что рефлекторное сокращение одной из них сопровождается расслаблением ее антагониста (см. рис. 66). Из этого следует, что при возбуждении центров одних мышц в центрах их антагонистов возникает торможение. Такая взаимосочетанная иннервация антагонистических мышц получила название *реципрокной (взаимообратной)*. Это явление легко наблюдать на животном, у которого удален головной мозг и двигательный аппарат находится под влиянием только спинного. (При целости головного мозга этот механизм осложняется и в ряде случаев, в связи с возникающими ситуациями, может изменяться и подавляться.) Если на кожу лапы такой (спинальной) собаки или кошки нанести болевое раздражение, то возникает сгибательный рефлекс. Работа мышц-антагонистов оказывается при этом координированной — они не мешают друг другу; напротив, при сокращении сгибателей разгибатели расслабляются, тонус их снижается. Это явление объясняется следующим образом. Возбуждение, вызванное раздражением рецепторов, направляется по афферентным нервным волокнам одновременно к мотонейронам сгибателей и к промежуточным нейронам, которые образуют тормозящие синапсы на мотонейронах разгибателей. В связи с этим возбуждение центров сгибателей сопровождается торможением центров разгибателей, что обеспечивает координированный характер сгибательного рефлекса.

Перекрестный разгибательный рефлекс. Взаимосочетанная иннервация мышц-антагонистов относится к мышцам не только одной стороны тела, но охватывает и противоположную. В том же опыте на спинальном животном можно наблюдать, что одновременно со сгибанием раздражаемой конечности происходит разгибание симметричной, которая как бы принимает на себя тяжесть тела. Возникает так называемый *«перекрестный разгибательный рефлекс»*. Следовательно, одновременно с деятельностью центров раздражаемой конечности возникают нервные процессы и в центрах симметричной конечности, но распределение их оказывается *противоположным* — возбуждаются центры разгибателей и тормозятся центры сгибателей (табл. 17).

Рефлексы отдачи. Двигательный акт не заканчивается на описанной фазе движения. Она сменяется противоположной фазой — согнутая конечность выпрямляется, а разогнутая — сгибается, осуществляется так называемый *«рефлекс отдачи»*. Эта вторая фаза движения может, в свою очередь, смениться третьей, которая повторяет первую, третья — четвертой, повторяющей вторую, и так далее. Возникает, таким образом,

шагательный рефлекс», напоминающий естественный акт ходьбы животного. Рефлексы отдачи возникают в связи с раздражением проприорецепторов мышц и сухожилий. Они представляют собою *рефлексы на растяжение (миотатические)*. В первой фазе движения, когда возникает сгибательный рефлекс в ответ на болевое раздражение кожи, *разгибатели* раздражаемой конечности *оказываются растянутыми*. При этом происходит возбуждение их проприорецепторов. Импульсы с последних поступают к центрам разгибателей и вызывают вслед за торможением их *возбуждение*. В центрах сгибателей, которые были до этого возбуждены, возникает *торможение*. Аналогичная смена нервных процессов происходит и в симметричной конечности, в которой в связи с перекрестным разгибательным рефлексом растянутыми оказываются сгибатели (см. табл. 17).

Таблица 17

Реципрокная иннервация мышц-антагонистов

Рецепторы, вызывающие рефлекс	Правая лапа		Левая лапа	
	центры сгибателей	центры разгибателей	центры сгибателей	центры разгибателей
Болевые рецепторы кожи правой лапы	+	—	—	+
Проприорецепторы разгибателей правой лапы и сгибателей левой	—	+	+	—
Проприорецепторы сгибателей правой лапы и разгибателей левой	+	—	—	+

Цепные рефлексы. Возникшая вторая фаза движения сменяется по тому же механизму противоположной — третьей (см. табл. 17) и так далее. Таким образом формируется сложный двигательный акт, в котором одна фаза движения — один рефлекс — подготавливает и вызывает другую фазу — другой рефлекс. Такого рода сложные рефлекторные акты носят название *цепных рефлексов*. Описанная выше цепь рефлексов характеризуется чередованием в определенной последовательности одних и тех же отдельных фаз. Такие цепные рефлексы можно назвать *ритмическими*.

Важную роль в осуществлении цепных ритмических рефлексов играют явления взаимной индукции возбуждения и торможения в нервных центрах. Явление одновременной индукции способствует тому, что возбуждение в центрах одних мышц сопровождается торможением в центрах их антагонистов (см. табл. 17). Явление последовательной индукции обусловливает предрасположение возбужденных ранее нервных центров к развитию тор-

можения и заторможенных ранее нервных центров — к развитию возбуждения, т. е. способствует смене нервных процессов и тем самым — осуществлению ритмических рефлексов.

Цепные ритмические рефлексы, основанные на реципрокной иннервации, обеспечивают такие циклические движения, как ходьба, бег и многие другие. Они играют важную роль и в ритмике дыхательных движений, в продвижении пищи по пищеводу и т. п. Однако в целом ряде движений требуется одноименная работа мышц-антагонистов каждой и даже обеих конечностей. В этих случаях явления реципрокности, наиболее закономерно осуществляемые спинным мозгом, изменяются и подавляются центрами головного.

Физические упражнения, в которых нет чередования одних и тех же фаз движения, т. е. упражнения неритмического типа (например, ациклические — различные гимнастические комбинации и т. п.), также представляют собой цепные рефлексы, где каждая фаза движения подготовлена предыдущей и, в свою очередь, подготавливает и вызывает последующую. Эта сложная цепь рефлексов основана уже не на элементарных реципрокных отношениях, а представляет собой целостный двигательный навык, образующийся по механизму условных рефлексов в процессе обучения.

Принцип общего конечного пути. В установлении координаций по ходу работы основное значение имеет взаимодействие импульсов на так называемых общих путях. Принцип общего пути, выявленный Шеррингтоном, связан с важной особенностью строения центральной нервной системы. Она состоит в том, что афферентных нейронов в несколько раз больше, чем эфферентных. В связи с этим к одним и тем же эфферентным нейронам могут приходить импульсы из различных источников, иными словами, эфферентные нейроны представляют собой *общий конечный путь* для рефлекторных реакций на раздражение различных рецепторов тела. (Общими путями могут быть не только эфферентные нейроны, но и вставочные, так как их количество тоже меньше, чем афферентных.)

В тех случаях, когда импульсы, сходящиеся в общем пути, *усиливают* друг друга, происходит суммация возбуждений эфферентных нейронов и рефлекторная реакция при одновременном раздражении разных рецепторов оказывается повышенной. Это *союзные, или аллированные, рефлексы.* Если же при одновременном раздражении разных рецепторов, требующих различных рефлекторных реакций, импульсы как бы *«конкурируют»* друг с другом за *обладание общим конечным путем,* то это будут *антагонистические рефлексы.* В конкретных условиях преобладающими оказываются потоки импульсов то от одних рецепторов (или нервных центров), то от других. Влияние же остальных потоков импульсов тормозится. Так достигается упорядочение

рефлекторного ответа, соподчинение рефлексов друг с другом, пуск в ход реакций, наиболее важных в данных условиях, и затормаживание менее существенных. Вместе с тем организм получает возможность реагировать на различные раздражения из внешней и внутренней среды при помощи сравнительно небольшого числа исполнительных органов.

Поясним сказанное примером. Конечными общими путями, ведущими к скелетным мышцам, являются мотонейроны спинного мозга. К этим клеткам сходятся импульсы: 1) от различных нейронов спинного мозга, 2) от разнообразных центров ствола головного мозга и 3) от коры больших полушарий. Предположим, что в результате местного спинального рефлекса на внезапное болевое раздражение должно произойти сгибание ноги. Однако если сигналы с вестибулярного аппарата указывают, что такое движение может привести к падению, то импульсы, приходящие к мотонейронам от ствола мозга, затормаживают местную реакцию и «организуют» другое сочетание работы мышц, предотвращающее падение.

§ 7. Доминанта

В естественных условиях деятельность животного является целостной, представляющей собой ту или иную биологически целесообразную реакцию на воздействие из внешней и внутренней среды. К числу таких реакций относятся, например, поиски пищи, нападение, защита и т. п. При этом все функции организма являются увязанными и направленными на решение стоящей перед ним жизненной задачи. Важную роль в этой высшей координации играет состояние доминанты, изученное А. А. Ухтомским.

Доминантой называется временно господствующий очаг возбуждения, определяющий характер ответной реакции на внешние и внутренние раздражители. Исследования показали, что при определенных условиях в центральной нервной системе образуются такие господствующие очаги возбуждения, которые обладают способностью как бы привлекать к себе импульсы, приходящие к другим нервным центрам, усиливать свое возбуждение за их счет и вместе с тем тормозить рефлекторные реакции, вызываемые обычно этими импульсами. Так, например, при повышении возбудимости центров мышц-сгибателей раздражение нерва, вызывающее обычно рефлекс разгибания, приводит к неожиданной реакции — сгибанию.

Доминантные установки определяются возбуждением не одного какого-либо центра, а *системы нервных центров,* расположенных в разных этажах нервной системы и работающих согласованно в результате усвоения общего ритма деятельности.

Эта господствующая система нервных центров обладает большой инерцией, т. е. может длительно сохраняться, поддержи-

вая в течение большого периода времени определенное направление в деятельности организма. В виде следов такие доминанты могут существовать долгие годы, являясь физиологической основой ряда важных факторов поведения.

Физиологический механизм доминанты играет важную роль в координации функций организма. Так, например, в процессе обучения физическим упражнениям образуется *двигательная доминанта,* способствующая мобилизации и организации сил организма на выполнение работы. Одно из внешних выражений двигательной доминанты — длительно поддерживаемая работа, в частности циклическая работа бегуна, пловца, велосипедиста и т. п., в которой так отчетливо выявляется стереотипно и стойко воспроизводящееся управление работой мышц тела. Типичной доминантой является также поддержание определенного положения тела в пространстве, настойчиво сохраняемого, несмотря на непрерывные воздействия, которые могли бы его нарушить. Ярко выраженная *«доминанта готовности к действию»* — состояние спортсмена на старте.

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Функции центральной нервной системы осуществляются при тесном взаимодействии всех отделов мозга. Однако для изучения сложной нервной деятельности необходимо рассмотреть работу каждого отдела, выделяя его из всей системы. Каждый из отделов мозга имеет свои специфические особенности строения и деятельности. При их изучении следует исходить из некоторых общих закономерностей, характеризующих развитие нервной системы и формы взаимоотношений между ее отделами.

§ 8. Понятие о сегментарных и надсегментарных образованиях центральной нервной системы и о кортикализации функций

Отношения между различными отделами мозга определяются закономерностью, характеризующей процесс эволюции центральной нервной системы. Нервные образования, возникающие на какой-либо ступени филогенеза, формируются у переднего, головного конца мозга. Это значит, что чем выше расположен отдел мозга, тем позже он возник в процессе эволюции, тем «моложе» он в филогенетическом отношении. При этом непосредственные связи с периферическими органами имеют лишь низшие отделы мозга, развившиеся на ранних ступенях филогенеза. Выше расположенные отделы получают информацию с периферии и влияют на деятельность периферических органов не непосредственно, а через свои связи с нижележащими отделами.

Нервные центры могут быть сегментарными и надсегментарными. *Сегментарные* нервные центры состоят из нейронов, непосредственно связанных с рецепторами и эффекторами тех или иных сегментов тела. Они расположены в спинном, продолговатом и среднем мозгу. *Надсегментарные* аппараты непосредственной связи с периферией не имеют. Они связаны с ней через сегментарные аппараты, деятельностью которых управляют. Надсегментарные нервные центры расположены в головном мозгу, наиболее широко они представлены в его высших отделах. Высшие отделы мозга устроены сложнее и обладают более широкими функциональными возможностями. Так, например, высшие надсегментарные сенсорные (чувствительные) центры у млекопитающих находятся в коре больших полушарий. К ним стекаются сигналы от всех рецепторов тела, в то время как сегментарные центры получают их лишь от рецепторов, расположенных в иннервируемых этими центрами участках тела. Оценка сигналов от разных рецепторов, производимая порознь, недостаточна для анализа среды. Сигналы эти должны быть сопоставлены друг с другом, сравнены по их относительному биологическому значению. Это сопоставление оказывается возможным благодаря развитию высших надсегментарных центров. Таким путем обеспечивается *высший анализ раздражений среды,* и на его основе — *координированная ответная деятельность организма.* При этом надсегментарные аппараты организуют сложные реакции, осуществляемые при участии многих сегментарных центров.

Высшие центры не только влияют на рефлекторную деятельность нижележащих, но и берут на себя непосредственное управление функциями, которые были присущи «старым» центрам. Развитие мозга представляет собой не простую надстройку одного этажа над другим, а скорее постепенную перестройку всей системы. С образованием нового, высшего, этажа функция старого, низшего, не остается неизменной, а перестраивается. Нижележащий отдел теряет при этом свое самостоятельное значение; его функция включается как элемент в более сложную деятельность либо заменяется новой. Этот процесс постепенного перемещения управления функциями в высшие этажи центральной нервной системы называется *церебрацией,* а на поздних стадиях развития, в связи с преобладающим значением коры головного мозга, — *кортикализацией* функций.

Процесс кортикализации функций делает понятным то обстоятельство, что самостоятельное функциональное значение низших отделов мозга (например, спинного) у позвоночных животных, находящихся на разных ступенях филогенетического развития, не совсем одинаково. Чем выше развита центральная нервная система, тем в большей степени нарушается деятельность организма при выключении вышележащих отделов мозга, т. е. тем меньше возможность низших отделов ее поддерживать. Так, на-

пример, спинальная акула продолжает плавать так же, как неповрежденное животное, при помощи волнообразных изгибов тела. На спинальной обезьяне можно получить лишь самые элементарные рефлексы, вроде миотатического и сгибательного. Нормальная двигательная деятельность этого животного возможна лишь при наличии коры больших полушарий.

§ 9. Специфические и неспецифические отделы центральной нервной системы

Рассматривая центральную нервную систему в общем плане, можно выделить *два основных отдела — специфический,* располагающийся в наружных и боковых частях центральной нервной системы, и *неспецифический,* занимающий срединную ее часть (рис. 68). Эти отделы отличаются по своему строению и функциональным особенностям. К *специфическому отделу* относятся все пути и нервные центры, проводящие *определенную афферентную импульсацию* от различных рецепторов тела и *эфферентную импульсацию к рабочим органам.* Это известные пути анализаторов и нисходящие пути.

Афферентные пути этой системы проводят сигналы какой-либо специфической чувствительности, например мышечно-суставной, тактильной, слуховой, зрительной и др., от рецепторов, воспринимающих раздражения определенного качества, к соответствующим нервным центрам, где происходит анализ этих сигналов и возникают *ощущения и восприятия.*

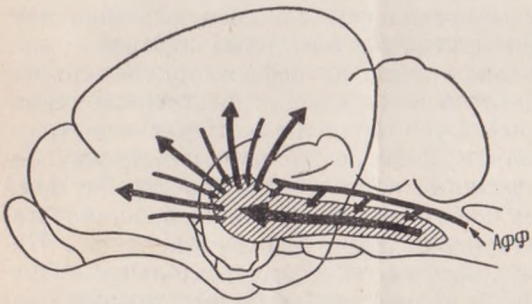


Рис. 68. Схема связей ретикулярной формации ствола мозга с корой больших полушарий.

Восходящие влияния — жирные стрелки; нисходящие влияния — полужирные стрелки; *Афф* — специфическая афферентная импульсация

Эфферентные импульсы от нервных центров к исполнительным органам тела — мышцам и железам — направляются по специфическим нисходящим путям, образующим проводящие пути, или тракты (как, например, пирамидный тракт), и служат для управления определенными функциями на периферии, например движениями скелетных мышц, изменением просвета сосудов, работой желез и т. д. Это эфферентные отделы, обеспечивающие различные рефлекторные реакции, описание которых дано в соответствующих разделах учебника.

Следовательно, деятельность специфической системы связана с анализом различных раздражителей и определенным характером ответных реакций организма. В этой деятельности неотъемлемое участие принимает также *неспецифическая* система организма, регулирующая и изменяющая как восприятие организмом специфических раздражений, так и его эфферентную деятельность.

Неспецифическая система не связана с анализом какой-либо специфической чувствительности или с выполнением определенных рефлекторных реакций. Импульсация поступает в эту систему через боковые ответвления от специфических путей, несущих проприоцептивные, слуховые и другие специфические сигналы. К одному и тому же нейрону могут приходить импульсы различного происхождения и от разных рецепторов тела. В результате такого схождения *(конвергенции)* импульсов создаются широкие возможности для их взаимодействия. Вследствие этого неспецифическая система играет большую роль в процессах *интеграции функций в организме.*

Характерной особенностью нейронов неспецифической системы является также *обилие и разнообразие их отростков.* Такое обилие отростков обеспечивает широкую циркуляцию импульсов в неспецифической системе. Благодаря этому здесь возможно взаимодействие одной клетки почти с 30 000 других нейронов. По характеру расположения нейронов и обилию их связей неспецифические отделы ствола головного мозга получили также название сетевидного *образования (или ретикулярной формации).*

Различают два основных типа влияния неспецифической системы на работу других нервных центров — *активирующее и тормозящее.* Оба типа влияния клеток неспецифической системы могут адресоваться как к вышележащим центрам *(восходящие влияния),* так и к нижележащим центрам *(нисходящие влияния).*

Восходящие влияния. Было показано, что из сетевидного образования среднего мозга исходит мощное *активирующее влияние* на кору больших полушарий. Электрические раздражения этих отделов неспецифической системы через вживленные электроды вызывали пробуждение спящего животного. У бодрствующего животного подобное раздражение повышало уровень корковой активности. Эти опыты показали большое значение импульсов среднемозговых отделов неспецифической системы в повышении функционального состояния нейронов коры больших полушарий. Восходящие влияния из этих областей охватывают *диффузно* всю кору, вызывая *общее изменение* ее функционального состояния (см. рис. 68). Они особенно усиливаются при действии *новых* раздражений, сигнализируя о новизне сигнала и подготавливая организм к реакции на неожиданные ситуации. Это всегда имеет место при ориентировочных реакциях и в начальных стадиях выработки условного рефлекса.

Активирующие влияния, исходящие из промежуточного мозга (неспецифические ядра таламуса), в отличие от среднемозговых, влияют лишь на *ограниченные области* коры. Считают, что такое избирательное повышение активности небольшой территории коры имеет значение в организации внимания, так как позволяет выделить на общем фоне работу небольшого числа корковых клеток.

Неспецифическая система способна оказывать на кору помимо активирующих и тормозящие влияния. Эти тормозящие влияния различны по характеру: локальные — из области промежуточного мозга и общие — из задних отделов ствола мозга. Первые имеют большое значение в создании «рабочей мозаики» в коре, разделяя ее на более активные и менее активные участки, вторые — в диффузном угнетении корковых функций, особенно в случае длительной и монотонной циклической работы.

В электрической картине мозга активирующие влияния выражаются в появлении частой асинхронной активности (явление *десинхронизации*), а тормозящие влияния — в появлении медленных ритмичных колебаний (явление *синхронизации*).

Нисходящие влияния. Помимо восходящих все отделы неспецифической системы оказывают значительные нисходящие влияния. Неспецифические отделы ствола мозга оказывают регулирующие воздействия (активирующие или угнетающие) на нейроны спинного мозга и проприорецепторы мышц (мышечные веретена). Эти влияния совместно с воздействиями из экстрапирамидной системы и мозжечка играют большую роль в регуляции тонуса мышц и позы человека.

Таким образом, в формировании целостных актов организма принимают участие обе системы головного мозга—специфическая и неспецифическая, Проведение и обработку специфической информации, а также управление ответными реакциями осуществляет специфическая система. На эти процессы значительно влияет неспецифическая система. В свою очередь, деятельность этого неспецифического отдела мозга контролируется специфическими системами. *В объединении деятельности обеих систем и общем контроле над их активностью важная роль принадлежит коре больших полушарий.*

§ 10. Функции спинного мозга

Спинной мозг является наиболее древним в филогенетическом отношении отделом центральной нервной системы. В нем имеются только сегментарные центры. Связи его с периферией тела и с отделами головного мозга очень богаты. *Серое вещество* образует в спинном мозге выступы — *задние, передние* и *боковые рога*. Тела афферентных нейронов, несущих импульсы с периферии к спинному мозгу, расположены за его пределами — в прилежа-

щих спинальных ганглиях. Их отростки входят в спинной мозг; одни из них заканчиваются у клеток задних рогов, другие направляются к продолговатому мозгу, образуя ответвления к клеткам серого вещества спинного мозга. Эфферентные нервные клетки расположены в передних рогах *(мотонейроны)* и в боковых *(клетки вегетативной нервной системы)*. В сером веществе спинного мозга находятся также многочисленные *вставочные нейроны. Белое вещество,* образующее наружный слой спинного мозга, состоит из нервных волокон *восходящих и нисходящих путей,* соединяющих различные участки спинного мозга друг с другом, а также спинной мозг с головным.

Рефлекторная и проводниковая функции спинного мозга. Спинной мозг принимает важное участие в рефлекторной деятельности. В него вступают афферентные пути от рецепторов кожи, от проприорецепторов двигательного аппарата, от интерорецепторов кровеносных сосудов, пищеварительного тракта, выделительных и половых органов. Афферентные нейроны посредством сети вставочных связываются с эфферентными. Двигательные нейроны спинного мозга иннервируют все скелетные мышцы (за исключением мышц лица), в том числе дыхательные — межреберные и диафрагму. Специальные вегетативные нейроны иннервируют все внутренние органы, кровеносные сосуды, потовые железы и т. д.

Кроме рефлекторной, спинной мозг выполняет также и важную проводниковую функцию. Афферентные импульсы, пришедшие в спинной мозг с периферии, по восходящим путям передаются в головной мозг. По нисходящим путям импульсы от головного мозга идут к конечным эфферентным нейронам спинного мозга.

Рефлекторная деятельность спинального животного. В естественных условиях спинной мозг функционирует в единстве с головным, который регулирует и подчиняет его деятельность своему влиянию. Поэтому *спинальные рефлексы,* т. е. рефлексы, присущие самому спинному мозгу, можно изучить в чистом виде только после отделения спинного мозга от головного. В зависимости от уровня развития центральной нервной системы последствия такой операции бывают очень различными.

Первым следствием перерезки между продолговатым и спинным мозгом является *шок* (потрясение), который длится от нескольких минут (у рыб, земноводных) до нескольких недель (у млекопитающих). Во время шока все спинальные рефлексы исчезают, животные не отвечают ни на какие раздражения. Происходит падение кровяного давления и расстройство ряда вегетативных функций. Шок является следствием нарушения целостной работы центральной нервной системы и парабиотического торможения, возникающего в связи с повреждением мозга. Постепенно явления шока проходят.

В клинике были проведены многочисленные наблюдения над больными людьми, у которых в результате военных или иных травм имелся перерыв спинного мозга. При должном уходе такие больные в большинстве случаев постепенно поправлялись и даже возвращались к производственной деятельности. Однако произвольное управление органами, которые иннервируются сегментами спинного мозга, находящимися ниже перерыва, не восстанавливалось. Спинальный шок у человека продолжается 1—2 недели. Одним из первых появляется коленный рефлекс (рефлекс на растяжение четырехглавой мышцы бедра), несколько позже — сгибательный рефлекс. Примерно через 3 месяца восстанавливаются рефлекторное мочеиспускание и опорожнение прямой кишки, рефлекторное потоотделение и поддержание кровяного давления на достаточно высоком уровне. Очень часто рефлекторная деятельность принимает иррадиированный, массированный, характер. Например, на раздражение ступни одной ноги происходит сгибание обеих ног, сопровождаемое потоотделением и сокращением мочевого пузыря и прямой кишки. Спинальный тонус у человека выражен слабо.

Таким обрязом, у человека спинальные двигательные рефлексы очень элементарны, они не могут идти ни в какое сравнение с той разнообразной рефлекторной деятельностью, которая осуществляется при посредстве спинного мозга, находящегося в связи с головным. В процессе филогенеза кора больших полушарий и другие отделы головного мозга полностью подчинили себе рефлекторный аппарат спинного мозга. Они приобрели способность затормаживать местные спинальные рефлексы, пускать в ход эфферентный аппарат спинного мозга и таким путем комбинировать деятельность мышц в разнообразных двигательных актах.

§ 11. Функции продолговатого и среднего мозга

Продолговатый и средний мозг, образующие значительную часть ствола головного мозга, по своему строению и функции представляют единое целое. В этом небольшом по размерам образовании сосредоточен ряд чрезвычайно важных рефлекторных центров, обеспечивающих многие сложнокоординированные жизненно важные рефлекторные акты.

В стволе мозга, так же как и в спинном мозгу, серое вещество находится внутри, а белое — снаружи. Однако серое вещество подразделяется здесь на отдельные скопления, или ядра, содержащие нервные клетки со специализированной функцией. Во-первых, здесь имеются *сенсорные и моторные ядра III—XII черепно-мозговых нервов,* обслуживающих главным образом рецепторные и эффекторные органы головы (рис. 69). Во-вторых, в стволе мозга находится *сетевидное образование* — диффузная сеть нервных клеток, принимающая важное участие в координа-

ции работы нервной системы. В-третьих, здесь располагаются *ядра экстрапирамидной двигательной системы* (см. § 16 этой главы) — красное ядро и ряд других.

Продолговатый мозг через восходящие пути спинного мозга получает импульсы от всех рецепторов туловища и конечностей. Через черепномозговые нервы к нему идут сигналы от рецепторов кожи лица, слизистых оболочек глаз, носовой и ротовой полостей (включая вкусовой рецептор), от органа слуха и

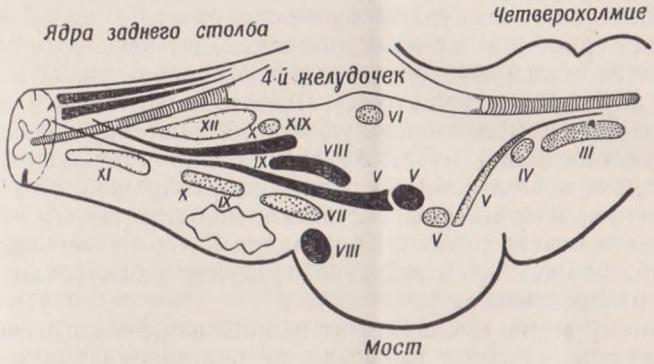


Рис. 69. Ядра черепномозговых нервов в стволе мозга

вестибулярного аппарата, от рецепторов гортани, трахеи и легких, от интерорецепторов сердечно-сосудистой системы и пищеварительного тракта. Кроме того, на работу продолговатого мозга оказывают влияние импульсы, поступающие от коры больших полушарий, мозжечка и от ядер экстрапирамидной системы.

В продолговатом мозгу находится автоматически работающий *дыхательный центр,* обеспечивающий акт вдоха и выдоха. Центры продолговатого мозга, иннервирующие дахательные мышцы, мышцы голосовых связок, языка и губ, играют важную роль в физиологическом механизме речи. Через продолговатый мозг осуществляются: *защитные рефлексы* (мигание и слезоотделение, чихание и кашель), *рефлекс глотания, рефлекторное отделение пищеварительных соков, рефлекторная регуляция работы сердца и просвета кровеносных сосудов.* Наконец, продолговатый мозг принимает значительное участие в *регуляции тонуса скелетных мышц.*

Помимо рефлекторной функции продолговатый мозг выполняет важную *проводниковую* функцию. Через него проходит кортикоспинальный тракт и осуществляется замыкание разнообразных путей, соединяющих центры переднего мозга, мозжечка и промежуточного мозга со спинным. Отсюда ясна та огромная роль, которую играет продолговатый мозг в жизни организма;

малейшее его повреждение представляет большую опасность и часто приводит к смерти.

Средний мозг состоит *из четверхолмия и ножек мозга.* В ножках проходят восходящие и нисходящие пути и расположены *ядра глазодвигательного и тройничного нервов.* Кроме того, там находятся *красные ядра, черная субстанция* и другие скопления нервных клеток. Передние холмы четверохолмия получают сигналы от сетчаток глаз. В ответ на эти сигналы средний мозг осуществляет *регуляцию зрачка и аккомодацию глаза.* В задние холмы поступают импульсы из продолговатого мозга от ядер слуховых нервов; при их помощи происходят рефлекторная регуляция натяжения мышц среднего уха и поворот ушной раковины к источнику звука (у животных). Внезапные звуковые и световые раздражения вызывают сложную *реакцию настораживания.* При этом животное вздрагивает, зрачки расширяются, ушные раковины и глаза поворачиваются в сторону раздражения. Аналогичный ориентировочный рефлекс можно наблюдать и у человека. Он лежит в основе реакций, благодаря которым человек может мгновенно включаться в действие, требующее быстроты при внезапных раздражениях.

Среднему мозгу принадлежит важнейшая роль в иннервации движений глаз. Поворот глазных осей при рассматривании предметов, сведение и разведение их при переносе взора с удаленных предметов на близкие и обратно и все другие разнообразные движения, обеспечивающие видение и лежащие в основе глазомера, иннервируются через средний (отчасти продолговатый) мозг посредством III, IV, VI пар черепномозговых нервов. Наконец, средний мозг имеет важное значение в *регуляции мышечного тонуса и в осуществлении установочных рефлексов*, обеспечивающих сохранение правильного положения тела в пространстве.

В *стволе мозга* расположено так называемое *сетевидное образование*, или ретикулярная формация,— сеть разнообразных по своему строению нервных клеток, собирающихся во многих местах в отдельные ядра серого вещества. Сетевидное образование представляет собою место схождения потоков импульсов и оказывает значительное влияние на деятельность различных отделов мозга (см. § 9 этой главы).

Красные ядра. Аналогичным местом схождения и координации эфферентных импульсов от различных отделов головного мозга являются красные ядра, расположенные в центральной части среднего мозга. К этим крупным парным скоплениям серого вещества подходят нервные пути от коры больших полушарий, от подкорковых ядер и особенно мощные — от мозжечка.

Аксоны нервных клеток красных ядер образуют рубро-спинальный путь, по которому передаются импульсы к мотонейронам спинного мозга. Красные ядра играют важную роль в регуляции тонуса скелетных мышц.

§ 12. Функции промежуточного мозга

Промежуточный мозг является частью переднего мозга. Главные составные части промежуточного мозга — *зрительные бугры (таламус) и подбугровая область (гипоталамус)*. Между зрительными буграми и подбугровой областью лежит хорошо очерченное тело Льюиса, относящееся к экстрапирамидной системе. Зрительные бугры совершенствуются в процессе эволюции и наибольшего развития достигают у человека.

Зрительные бугры представляют собой промежуточный нервный узел, куда поступают и где взаимодействуют афферентные импульсы от всех рецепторов организма, прежде чем они направляются в кору больших полушарий. Зрительные бугры — это сложные образования, состоящие из многих ядер. Часть этих ядер является передающими или переключающими (релейными) ядрами специфической афферентной системы. Волокна от них идут к высшим центрам двигательного, зрительного, звукового и других анализаторов. Другие ядра относятся к неспецифической системе и осуществляют неспецифические воздействия (активирующие и угнетающие) на ограниченные участки коры.

Между корой больших полушарий и таламусом существует тесное взаимодействие, кортикоталамические связи лежат в основе возникновения условных рефлексов. Совместно с подкорковыми ядрами и гипоталамусом таламус участвует в сложных безусловных реакциях.

Промежуточный мозг осуществляет весьма сложные рефлексы. Зрительные бугры, являясь тем местом, куда поступают импульсы от всех рецепторов, дают определенную *эмоциональную окраску* поведению человека. Целый ряд выразительных (мимических) движений является следствием взаимодействия зрительных бугров, подбугровой области и коры больших полушарий.

Подбугровая область расположена под зрительными буграми. Она занимает часть основания мозга, от которого на тонкой ножке свисает мозговой придаток — *гипофиз*. В подбугровой области обнаружено несколько групп обособленных друг от друга ядер, от которых отходят нервные пути, связывающие подбугровую область с различными отделами мозга и с гипофизом.

В подбугровой области расположены важные центры вегетативной нервной системы. *Гипоталамус* участвует в регуляции химизма внутренней среды, жирового, углеводного и водно-солевого обмена. При заболевании различных отделов подбугровой области происходит нарушение того или иного обмена. Так, нарушение регуляции водно-солевого обмена выражается в виде заболевания, известного под названием несахарного диабета. Это заболевание характеризуется весьма значительным выделением воды из организма (мочи с пониженным содержанием солей).

В подбугровой области помещается также *центр теплорегуляции*. При разрушении этой области поддержание постоянства температуры тела у теплокровных нарушается. Гипоталамус имеет отношение к двигательной функции.

§ 13. Функции подкорковых узлов

Подкорковыми узлами называют группу ядер серого вещества, расположенных во внутренней части переднего мозга. К ним относятся парные образования: хвостатое тело и скорлупа, составляющие вместе *полосатое тело (стриатум)* и *бледное ядро (паллидум)*. Подкорковые ядра получают сигналы от рецепторов тела при посредстве зрительных бугров. Эфферентные импульсы подкорковых ядер направляются к нижележащим центрам экстрапирамидной системы. Подкорковые узлы функционируют в единстве с корой больших полушарий, промежуточным мозгом и другими отделами мозга. Это обусловлено наличием кольцевых связей между ними. Так, например, кора посылает импульсы к подкорковым ядрам, они же — в кору. Через подкорковые ядра могут соединяться между собой разные отделы коры больших полушарий; по современным данным, они *принимают участие в образовании условных рефлексов*. Совместно с промежуточным мозгом подкорковые ядра участвуют в осуществлении сложных безусловных рефлексов — оборонительных, пищевых и др.

Представляя собой высший отдел мозгового ствола, подкорковые узлы объединяют деятельность нижележащих образований, регулируя мышечный тонус и обеспечивая должное положение тела во время физической работы. *Бледное ядро* выполняет *моторную функцию*. Оно обеспечивает проявление древних автоматизмов — ритмических рефлексов. С его деятельностью связано также выполнение некоторых характерных движений: содружественных (например, движения туловища и рук при ходьбе), мимических и других. При заболеваниях бледного ядра происходит некоторое усиление мышечного тонуса и ослабление двигательной активности. Походка таких больных замедлена, лишена содружественных движений рук, все движения затруднены, лицо неподвижно, напоминает маску, в голосе отсутствуют интонации (эта бедность двигательной деятельности называется гипокинезом).

Полосатое тело непосредственно моторной функцией не обладает. Оно оказывает *тормозящее*, регулирующее влияние на двигательную деятельность, подтормаживая бледное ядро, а также моторную область коры больших полушарий. При заболевании полосатого тела возникают непроизвольные неупорядоченные сокращения мышц (гиперкинезы). Они обусловливают толчкообразные движения головы, рук и ног, представляющие собой как бы карикатуру на произвольные движения, резко отличаясь

от них не только несоответствующими амплитудами, но и недостаточностью целесообразности их и неподчиняемостью воле больного. Нарушения возникают также и в сфере анализаторов — понижается болевая чувствительность, расстраиваются внимание и восприятие.

§ 14. Функции мозжечка

Мозжечок представляет собой отдел головного мозга, который возник и совершенствовался в процессе эволюции в связи с развитием проприоцепции и вестибулярного аппарата. Являясь надсегментарным сенсорным центром, мозжечок интегрирует приходящие к нему от проприорецепторов мышц, сухожилий и суставов импульсы с импульсами от вестибулярного аппарата. На основании результатов этой аналитико-синтетической деятельности мозжечок оказывает регулирующее влияние на центры экстрапирамидной системы, а через них и на конечные двигательные нейроны. Кроме того, результат этой первичной обработки сигналов передается в кору больших полушарий, что играет важную роль в ее двигательной функции.

Связи мозжечка с другими отделами центральной нервной системы очень обширны. К мозжечку идут пути, приносящие импульсы от спинного мозга — с проприорецепторов мышц, сухожилий и связочного аппарата, от вестибулярного аппарата, от вестибулярных ядер продолговатого мозга, от коры (корковомостомозжечковый путь).

Проводящие пути, несущие импульсы от мозжечка, начинаются от его центральных ядер. Как надсегментарное образование мозжечок не имеет прямой связи с исполнительными мотонейронами. От ядер мозжечка пути идут к сетевидному образованию и вестибулярным ядрам продолговатого мозга и к красным ядрам. Кроме того, через зрительные бугры мозжечок посылает сигналы в кору больших полушарий.

Функции мозжечка весьма сложны. Он участвует как в *регуляции двигательной деятельности организма*, так и в *регуляции его вегетативных функций* (деятельности многих внутренних органов).

Исследование функций мозжечка велось методом его частичного (одностороннего) или полного удаления и методом его раздражения. После удаления мозжечка наблюдается ряд значительных расстройств в двигательной деятельности животного. Возникают изменения мышечного тонуса, нарушается акт стояния: животное стоит на широко расставленных конечностях, совершая непрерывные качательные движения *(астазия)*, нарушается координация движений (рис. 70), походка становится шаткой, неравномерной *(атаксия)*, наблюдается повышенная утомляемость *(астения)*.

Безмозжечковое животное отличается необычным распределением мышечного тонуса и неспособностью его регулировать. Мозжечок участвует, следовательно, в регуляции тонуса и распределении его между отдельными мышечными группами. Осуществление этой функции мозжечка возможно через влияние его на красные ядра, вестибулярные ядра и сетевидное образование.

Астазия усиливается при движениях животного, особенно при приеме пищи. Попытка животного опустить голову, чтобы взять пищу с пола, вызывает обратное движение — откидывание голо-

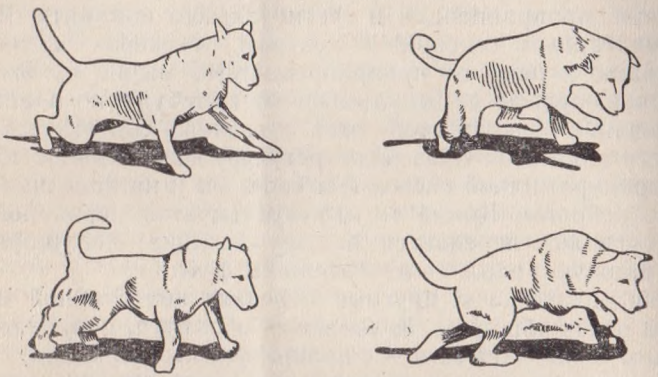


Рис. 70. Походка собаки с удаленным мозжечком.
Кадры из фильма

вы кверху, которое снова сменяется опусканием и снова отбрасыванием ее. Эти качательные движения из стороны в сторону связаны с чрезмерно сильным проявлением некоторых проприоцептивных рефлексов — так называемых рефлексов отдачи. Мозжечок регулирует протекание проприоцептивных рефлексов, обеспечивает соответствие величины рефлекторной реакции степени раздражения рецепторов.

Атаксия вызвана неправильным распределением мышечного тонуса и теми явлениями, которые лежат в основе астазии. У человека при заболеваниях мозжечка атаксия проявляется и в ряде дополнительных двигательных расстройств — несоразмерности движений *(дисметрии)*, отсутствии слитности, плавности их. Сложное движение расчленяется на отдельные звенья, что можно обнаружить, например, при попытке поднести палец к носу. У здорового человека это движение совершается в едином слитном акте, а у больного с поражением мозжечка происходит сначала движение в плечевом суставе, затем — в локтевом, далее — лучезапястном и, наконец,— в фаланговом суставе указательного пальца. Если такому больному завязать глаза, то иногда он вообще не может решить эту двигательную задачу, что указывает

на поражение восприятия и анализа проприоцептивных сигналов. У больного с поражением мозжечка может нарушаться и речь, что связано с расстройством координации в деятельности мышц, осуществляющих ее.

Астения связана с ухудшением функционального состояния нервных центров и самого нервно-мышечного аппарата и проявляется в виде повышенной утомляемости.

Как показали исследования Л. А. Орбели с сотрудниками, мозжечок участвует в регуляции и вегетативных функций. Он оказывает влияние на протекание сосудистых рефлексов, на состав крови, на работу желудочно-кишечного тракта и другие функции.

Итак, многочисленные исследования показали, что мозжечок — это важный регулятор функций различных систем организма. Не являясь центральным органом равновесия и мышечного тонуса, как это думали ранее, мозжечок, тем не менее, оказывает значительное влияние на эти функции, регулируя деятельность систем, которые их выполняют.

Деятельность мозжечка протекает в тесной связи с функциями коры больших полушарий. Мозжечок является как бы помощником коры больших полушарий по управлению скелетной мускулатурой и деятельностью вегетативных органов.

§ 15. Вегетативная нервная система

В организме животных и человека обычно выделяют две системы иннервации — анимальную (соматическую) и вегетативную. К *анимальной нервной системе* относятся все центральные и периферические нервные образования, которые обеспечивают деятельность органов чувств и скелетных мышц, к *вегетативной* — те нервные образования, которые иннервируют внутренние органы (т. е. функции питания, дыхания, выделения и др.). По современным данным, вегетативная нервная система имеет также отношение к анимальным органам: скелетным мышцам, рецепторам, различным образованиям центральной нервной системы (Л. А. Орбели с сотр.).

Морфологические особенности вегетативной нервной системы. Вегетативная нервная система представляет собой систему *эфферентных нейронов.* Поэтому лишь в этой — эфферентной — части вегетативные рефлекторные дуги отличаются от соматических. Рецепторами и афферентными нервами для вегетативных рефлексов служат те же образования, которые обеспечивают осуществление соматических рефлексов. Центры вегетативных рефлексов расположены в спинном и различных отделах головного мозга в непосредственном соседстве с соматическими центрами.

Основными морфологическими и функциональными отличиями вегетативной иннервации от эфферентной части соматической являются следующие: а) путь вегетативной иннервации от центральной нервной системы к периферическому органу состоит из *двух нейронов*, т. е. прерывается в одном из *периферических узлов*, где имеется синапс между этими двумя нейронами. Поэтому в вегетативных нервах различают *предузловые* (преганглионарные) и *послеузловые* (постганглионарные) нервные волокна. Соматический же путь иннервации от центральной нервной системы к периферическому органу, как известно, однонейрон-

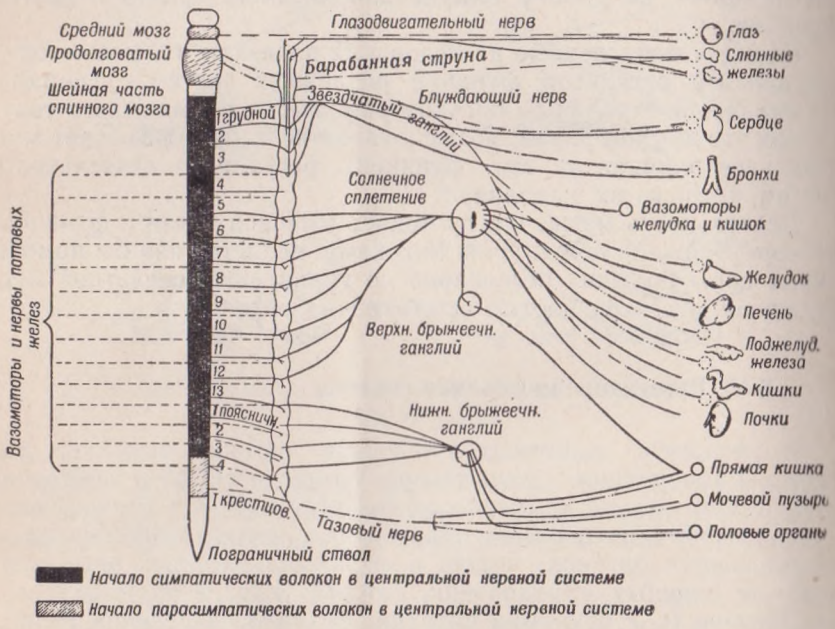


Рис. 71. Схема вегетативной нервной системы.
Симпатические нервные волокна — сплошная линия, парасимпатические — прерывистая

ный: он образован отростком нервной клетки, тело которой находится в центральной нервной системе; б) вегетативные нервы обладают более *низкой лабильностью*, чем соматические, и значительно *медленнее проводят возбуждение*.

Вегетативная нервная система состоит из двух отделов — *симпатического и парасимпатического* (рис. 71).

Передача возбуждения с одного нейрона вегетативной системы на другой и с вегетативных нервных волокон на иннервируемые органы осуществляется с помощью химических веществ, вырабатываемых нервными окончаниями,— *медиаторов*. Пере-

датчиком возбуждения в синапсах с предузлового симпатического волокна на клетки узла является медиатор *ацетилхолин*. С окончаний послеузлового волокна на иннервируемый орган возбуждение передается через посредство медиатора *норадреналина*, сходного по своему составу и свойствам с адреналином.

Передача возбуждения с окончаний парасимпатических нервов на иннервируемые органы происходит через посредство *ацетилхолина*.

Трофическая иннервация органов. Для понимания функций вегетативной нервной системы большое значение имеет теория трофической иннервации органов, в развитии которой большое участие принимали И. П. Павлов и Л. А. Орбели. Согласно этой теории, центральная нервная система может оказывать на периферические органы, с одной стороны, воздействия *пусковые*, т. е. вызывающие деятельность органов (сокращение мышцы, секрецию железы и т. п.), с другой стороны — *трофические*, регулирующие протекание процессов обмена веществ органа и его функциональное состояние.

Советские физиологи (Л. А. Орбели и др.) экспериментально доказали, что центральная нервная система действительно оказывает трофические влияния на все системы организма. Они осуществляются через посредство различных нервов, но особое значение при этом имеют вегетативные нервы.

Функции симпатической нервной системы. Под влиянием импульсов, приходящих по симпатическим нервным волокнам, происходит: расширение зрачка (в связи с сокращением радиальной мышцы радужной оболочки глаза); расширение бронхов; учащение и усиление сердечных сокращений, расширение сосудов сердца, что очень важно для обеспечения его повышенной работоспособности; расширение сосудов легких; сужение сосудов кожи и внутренних органов брюшной полости; уменьшение размеров печени и селезенки, сопровождающееся перемещением депонированной крови в общее кровяное русло. Усиление работы сердца и сужение сосудов внутренних органов сопровождаются повышением кровяного давления. Симпатические нервы стимулируют также гликогенолиз (расщепление гликогена до глюкозы) в печени, обеспечивая мобилизацию углеводных запасов; стимулируют секрецию адреналина и некоторых других гормонов, а также секрецию потовых желез. Они повышают обмен веществ, улучшают функциональное состояние и работоспособность скелетных мышц и центральной нервной системы, включая кору больших полушарий, угнетают движения желудочно-кишечного тракта, расслабляют мышцу стенки мочевого пузыря и вызывают сокращение его сфинктера.

Некоторые из перечисленных влияний симпатической нервной системы являются пусковыми. Таковы, например, воздействия на мышцы глаза, на потовые железы, на сосуды. Большинство же

этих влияний носит трофический характер. Так, например, симпатический нерв не вызывает сокращений сердца — оно работает автоматически и без его воздействия. Усиление же сердечных сокращений под влиянием симпатического нерва связано с повышением функционального состояния сердечной мышцы — ее возбудимости и сократительных свойств; последнее происходит в результате повышения эффективности процессов обмена веществ.

С особой наглядностью трофическая роль симпатической нервной системы была показана в опытах со скелетными мышцами (Л. А. Орбели и А. Г. Гинецинский). Работающая под влиянием раздражения двигательного нерва скелетная мышца доводится до утомления; величина сокращений постепенно снижается (рис. 72). Если в это время раздражать симпатический нерв (см. рис. 72), то происходит повышение работоспособности мышцы — она снова начинает отвечать на раздражения двигательного нерва высокими сокращениями. Под влиянием импульсов симпатических нервов повышается сила сокращений и неутомленной мышцы (Я. Б. Лехтман). Таким образом, симпатический нерв, неспособный вызывать сокращение скелетных мышц, т. е. оказывать на них пусковое действие, повышает их работоспособность, как бы приспосабливает (адаптирует) их к работе в создавшихся условиях. Такого же рода, т. е. трофические, воздействия оказывает симпатическая нервная система на рецепторы и на различные отделы центральной нервной системы.

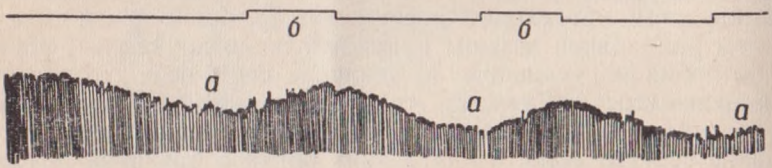


Рис. 72. Влияние раздражения симпатических волокон (*б*) на кривую утомления (*а*) изолированной икроножной мышцы лягушки (феномен Орбели — Гинецинского)

На основании этих исследований Л. А. Орбели было создано учение об адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы. Эта система приспосабливает функциональное состояние и работоспособность органов к условиям деятельности.

Роль симпатической нервной системы при осуществлении мышечной деятельности очень велика; *она мобилизует все ресурсы организма для наилучшего выполнения двигательной деятельности.*

Функции парасимпатической нервной системы. При раздражении парасимпатических нервов можно наблюдать: сужение зрачка (в связи с сокращением круговой мышцы радужной оболочки глаза); сокращение ресничной мышцы глаза,

вызывающее его аккомодацию; сужение бронхов (в связи с сокращением гладких мышечных волокон, содержащихся в их стенках); торможение деятельности сердца — снижение частоты и силы его сокращения; сужение сосудов сердца; секрецию всех желез пищеварительного тракта — слюнных, желез желудка и поджелудочной железы; повышение двигательной деятельности желудочно-кишечного тракта; сокращение мышцы мочевого пузыря и расслабление его сфинктера; синтез гликогена в печени из сахара (глюкозы) крови и ряд других изменений.

В противоположность симпатической системе большинство воздействий парасимпатических нервов являются пусковыми (например, воздействия на мышцы глаза, гладкие мышцы бронхов, пищеварительные железы) и лишь некоторые влияния этих нервов носят трофический характер.

Путем стимулирования пищеварительного процесса и отложения углеводов в печени парасимпатическая нервная система способствует пополнению энергетических ресурсов организма и восстановлению его работоспособности.

Деятельность вегетативной нервной системы в целостном организме осуществляется рефлекторным путем. При мышечной работе в различные отделы мозга притекают импульсы от проприорецепторов мышц, от рецепторов внутренних органов и множества других. Они вызывают наряду с двигательными и сложно-координированные вегетативные рефлексы. Наиболее тонкое согласование в деятельности соматических и вегетативных центров обеспечивается благодаря образованию временных нервных связей между ними. Так происходит процесс развития тренированности под влиянием систематических физических упражнений.

§ 16. Строение и функции коры больших полушарий головного мозга

Общий план организации коры. Кора больших полушарий представляет собою высший отдел центральной нервной системы, который позже всего появился в процессе филогенетического развития и позже других отделов мозга формируется в ходе индивидуального (онтогенетического) развития. Кора представляет собой слой серого вещества толщиной 2—3 мм, содержащий в среднем около 14 млрд. (от 10 до 18 млрд.) нервных клеток, нервные волокна и межуточную ткань (нейроглию). На поперечном ее срезе по расположению нейронов и их связей различают 6 горизонтальных слоев (рис. 73). Благодаря многочисленным извилинам и бороздам поверхность коры достигает по площади 2 кв. м. Непосредственно под корой находится белое вещество, состоящее из нервных волокон, которые передают возбуждение в кору и из коры, а также от одних участков коры другим.

Корковые нейроны и их связи. Несмотря на огромное число нейронов в коре, разновидностей их известно очень много. Основными типами корковых клеток являются *пирамидные* и *звездчатые нейроны* (см. рис. 73). Вариации их числа и густоты расположения обусловливают различия корковых слоев и полей.

В *афферентной функции коры* и в процессе переключения возбуждения на соседние нейроны основная роль принадлежит *звездчатым* нейронам. Они составляют у человека более полови-

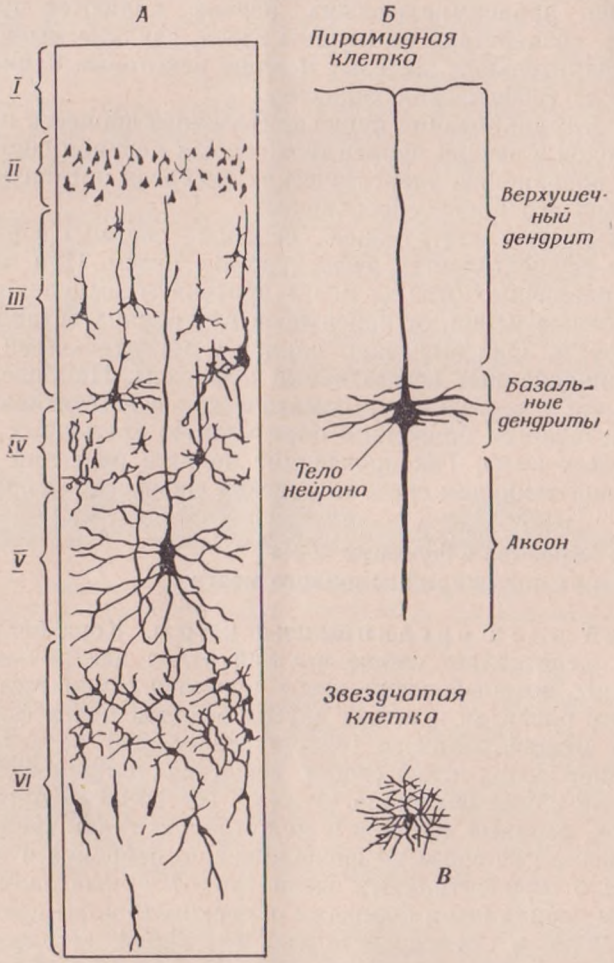


Рис. 73. Схемы строения коры и корковых нейронов:
А — расположение нейронов (цифры слева — номера слоев коры); *Б* — пирамидная клетка; *В* — звездчатая клетка

ны всех клеток коры. Эти клетки (см. рис. 73) имеют короткие ветвящиеся аксоны, не выходящие за пределы серого вещества коры, и короткие ветвящиеся дендриты. Звездчатые нейроны связаны с процессами восприятия раздражений и синтезированием деятельности различных пирамидных нейронов.

Пирамидные нейроны имеют тело клетки в виде пирамиды, обращенной верхушкой к поверхности коры, и длинный отросток — аксон, выходящий из коры в белое вещество (см. рис. 73). Крупные пирамидные клетки дают начало волокнам, идущим к подкорковым образованиям *(проекционные, эфферентные пути коры)*, а более мелкие пирамиды — волокнам, идущим к другим отделам коры *(ассоциативные пути)*. Наиболее крупные пирамидные клетки — гигантские пирамиды Беца — находятся в передней центральной области коры *(моторная зона)*. Афферентные влияния пирамидные клетки получают через систему отростков — дендритов, среди которых следует отметить характерный толстый верхушечный дендрит. Он поднимается в поверхностный слой коры, где имеет многочисленные контакты с волокнами других нейронов. *Пирамидные нейроны* осуществляют *эфферентную функцию коры и внутрикорковые процессы взаимодействия* между удаленными друг от друга нейронами.

Для коры больших полушарий характерно обилие *межнейронных связей*. По мере развития мозга человека после его рождения происходит формирование межцентральных взаимосвязей, развитие которых происходит особенно интенсивно до 18 лет.

Различные влияния передаются на корковые нейроны через *синапсы*, количество которых очень велико. Например, только на дендритах крупной пирамиды их от 2 до 5 тыс. Такое большое число контактов обеспечивает возможность широкой регуляции деятельности этих пирамидных клеток со стороны множества других нейронов. Это позволяет координировать ответные реакции коры (в первую очередь ее моторную функцию) с разнообразными воздействиями из внешней и внутренней среды организма.

В целостной работе коры головного мозга большое участие принимают *клетки межуточной ткани (глии)*, окружающие корковые нейроны. Они служат для питания нейронов и играют большую роль в процессе обмена веществ. Содержание белков и нуклеиновых кислот в нейроне при его активной деятельности и в процессе восстановления увеличивается за счет клеток межуточной ткани.

Для коры характерны высокая скорость обмена и преобладание аэробных процессов. Уровень окислительных процессов в мозгу очень высок. При относительно небольшом его весе (всего 2% от веса тела) мозг потребляет значительное количество кислорода (18% от всего кислорода, поступающего в организм человека в покое). Корковые нейроны больше, чем все другие

нервные клетки, чувствительны к изменению постоянства внутренней среды, особенно к содержанию кислорода в крови. В связи с этим даже очень кратковременное (на несколько секунд) прекращение кровообращения приводит к потере сознания, а через 5—6 мин. после обескровливания мозг погибает.

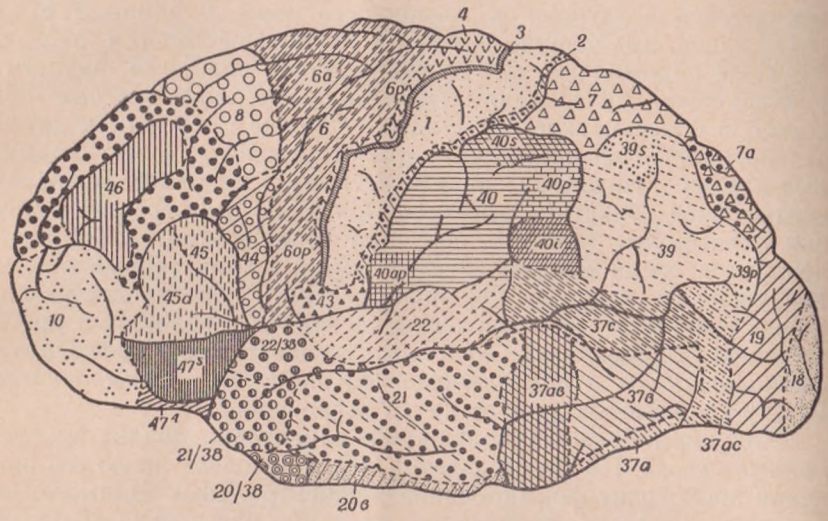


Рис. 74. Карта цитоархитектонических полей мозга человека

Первичные, вторичные и третичные поля коры. Особенности строения и функционального значения отдельных участков коры позволяют выделить отдельные корковые поля (рис. 74 и 75).

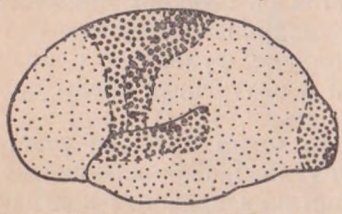


Рис. 75. Расположение на поверхности коры больших полушарий первичных (крупные точки), вторичных (средние точки) и третичных (мелкие точки) полей

В общем плане вся кора подразделяется на три основные группы полей — первичные, вторичные и третичные (рис. 75). *Первичные* поля связаны с органами чувств и органами движения на периферии, они раньше других созревают в онтогенезе, имеют наиболее крупные клетки. Это так называемые *ядерные зоны анализаторов* по И. П. Павлову (например, поле кожной и мышечно-суставной чувствительности в задней центральной извилине коры, зрительное поле в затылочной области, слуховое поле в височной области и двигательное поле в передней центральной извилине коры). Эти поля осуществляют *анализ* отдельных раз-

дражений, поступающих в кору от разных рецепторов. Рядом с ними расположены *вторичные поля,* или *периферические зоны анализаторов,* которые связаны с отдельными органами только через первичные поля. Они служат для *обобщения* и дальнейшей обработки поступающей информации. Первичные и вторичные поля имеются и у человека, и у животных.

Наиболее удалены от непосредственных связей с периферией *третичные* поля, или *зоны перекрытия анализаторов.* Эти поля есть только у человека. Они занимают почти половину территории коры и имеют обширные связи с другими отделами коры и с неспецифическими системами мозга. Клеточное их строение весьма тонко, здесь преобладают наиболее мелкие и разнообразные клетки. Основным клеточным элементом здесь являются *звездчатые нейроны.* Третичные поля находятся на границах теменных, височных и затылочных областей коры (поля 21, 37 и 39) и в передних частях лобных областей (поля 9, 10, 11, 45 и 46). В этих зонах оканчивается наибольшее число нервных волокон, соединяющих левое и правое полушария, поэтому их роль особенно велика в организации согласованной работы обоих полушарий. Третичные поля созревают у человека позже других корковых полей. Эти поля осуществляют наиболее сложные функции коры. Здесь идут процессы высшего анализа и синтеза.

На внутренней поверхности коры имеются области (поясная извилина, гиппокампова извилина и др.), которые с некоторыми ближайшими к коре образованиями (миндалевидными ядрами) составляют так называемую *лимбическую систему.* Эта система благодаря тесным связям с рядом корковых областей, неспецифическими системами ствола мозга и гипоталамусом осуществляет *регуляцию эмоциональных и вегетативных реакций организма.*

Основные функции коры. Кора больших полушарий прежде всего выполняет функцию высшего анализа сигналов от всех рецепторов тела и синтеза ответных реакций в биологически целесообразный акт. В связи с этим кора больших полушарий является высшим органом координации рефлекторной деятельности.

Благодаря способности к выработке временных связей кора больших полушарий представляет собою *орган приобретения и накопления индивидуального жизненного опыта.* Процессы, протекающие в коре, являются физиологической основой сознания и субъективно переживаются человеком как ощущения, восприятия, память, мышление, воля и т. д. Таким образом, кора больших полушарий есть *орган сознания и произвольных действий человека.*

Анализаторная деятельность коры заключается в восприятии и анализе тех сигналов, которые поступают к ней по афферентным путям. Кора получает импульсы от всех рецепторов внешней и внутренней среды. Нервные волокна, несущие сигналы от

разных рецепторов, направляются к соответствующим первичным полям коры больших полушарий, в которых расположены высшие отделы различных анализаторов (органов чувств).

Восприятие сигналов от *проприорецепторов мышц, суставов и связок* происходит в основном в задней центральной извилине — поля 1, 2 и 3 (здесь около 80% нейронов являются чувствительными), частично в передней центральной извилине — поле 4 (около 25% нейронов являются чувствительными), а также в других отделах коры. Функция *зрения* связана с затылочной долей больших полушарий. Здесь в области шпорной борозды (поле 17) находится ядро зрительного анализатора. Функция *слуха* связана с височными долями больших полушарий. Ядро слухового анализатора находится в первой височной извилине (поле 22). В височных долях анализируются и сигналы от *вестибулярного аппарата*. Функция *осязания*, *температурной* и *болевой чувствительности* связана с задней центральной извилиной (поля 1—3). Функция *обоняния* осуществляется грушевидной извилиной внутренней поверхности коры.

Во всех упомянутых областях находятся ядра соответствующих анализаторов. При разрушении этих областей возникают так называемые корковая слепота, корковая глухота и т. д. Иная картина наблюдается при разрушении вторичных полей, где отдельные ощущения синтезируются в комплексы, обусловливающие процессы восприятия. Так, при поражениях вторичных полей зрительного анализатора видение предметов хотя и сохраняется, но предметы не узнаются. Больной не может, например, ориентироваться в собственной квартире или на улице, хотя при хождении ни на что не натыкается. При повреждении периферических областей слухового анализатора происходит забывание значения слышимых звуков, особенно смысла слов.

Еще более сложные процессы анализа и дальнейшего синтеза происходят в третичных полях — зонах перекрытия анализаторов. В этих зонах деятельность отдельных анализаторов интегрируется в высшие формы поведения организма. Только при совместной деятельности анализаторов возможны процессы мышления.

Синтезирующая, или интегративная, деятельность коры больших полушарий. К числу интегративных процессов, происходящих в коре, относится способность к образованию временных связей. Благодаря процессам замыкания *временных связей* достигается чрезвычайная изменчивость в деятельности мозга и обеспечивается приспособление организма к меняющимся условиям среды. Огромное разнообразие новых связей позволяет коре очень гибко управлять движениями.

Существенную роль в анализаторной и интегрирующей деятельности коры играет чрезвычайно высокая способность корковых клеток к *сохранению следов* прежних раздражений.

Эфферентная деятельность коры. Во всех обла-

стях коры больших полушарий расположены эфферентные нейроны, передающие возбуждение к другим отделам центральной нервной системы. Наряду с регуляцией деятельности различных других систем организма кора выполняет важную двигательную функцию, обеспечивая *осуществление произвольных движений.* К первичным двигательным полям относят поле 4 в передней центральной извилине *(моторная область коры)* и частично поле 6 в *премоторной области* коры. В моторной области находятся гигантские пирамидные нейроны, управляющие *движениями отдельных мышц* или даже изолированных двигательных единиц противоположной стороны тела (см. рис. 73).

Объединение деятельности отдельных мышечных групп *в целостные двигательные акты* осуществляют вторичные двигательные поля — поля 6 и 8 премоторной области. При электрическом раздражении отдельных участков первичного поля 4 возникают изолированные сокращения отдельных мышц, а при раздражении вторичного поля 6 — координированные движения конечностей и туловища.

Координация двигательных актов и их использование *в целостном поведении* осуществляются при совместной деятельности различных корковых областей.

Импульсы, управляющие движением и позой человека, направляются из коры и подкорковых образований в спинной мозг по двум эфферентным путям — *пирамидному и экстрапирамидному.*

Пирамидная и экстрапирамидная системы. *Пирамидный путь, или пирамидный тракт,* представляет собой прямой путь от коры к моторным ядрам ствола мозга (корково-ядерный путь) и к моторным и вставочным нейронам спинного мозга (кортикоспинальный путь). Это основной путь *управления произвольными движениями человека.* Он начинается от пирамидных нейронов коры больших полушарий. Наиболее толстые и быстропроводящие его волокна идут от гигантских пирамидных клеток Беца, расположенных в передней центральной извилине коры. От этих гигантских пирамид начинаются 3—4% волокон пирамидного пути, 23—37% волокон идут от более мелких пирамидных клеток прецентральной области, 20% берут начало в теменных областях, а происхождение остальных волокон неизвестно. Бóльшая часть (85%) волокон пирамидного тракта перекрещивается на уровне продолговатого мозга. В результате этого корковые клетки левого полушария управляют работой мышц на правой половине тела, а правого полушария — на левой половине тела. Через пирамидный тракт передаются влияния, обеспечивающие быстрое перемещение тела или его частей в пространстве — локомоцию человека. Более медленные влияния, служащие для поддержания тонуса мышц и обеспечения позы человека, передаются через более древнюю — экстрапирамидную систему.

Экстрапирамидная система представляет собой многоэтажную систему центров, надстраивающихся друг над другом. Импульсы, передающиеся по этой системе из коры к мотонейронам спинного мозга, проходят через множество синапсов, что замедляет проведение возбуждения и обусловливает сравнительно медленный характер реакций.

В этой системе каждый более высоко лежащий отдел оказывает регулирующее (в первую очередь тормозящее) влияние на нижележащий отдел. Непосредственные влияния на нейроны спинного мозга исходят из ядер продолговатого мозга (вестибулярные ядра Дейтерса) и красных ядер среднего мозга. Выше расположены некоторые образования промежуточного мозга (тело Льюиса) и подкорковые ядра (бледное ядро и полосатое тело). Активность всех этих отделов находится под контролем коры больших полушарий, главным образом ее премоторных областей.

Объединяя деятельность различных отделов экстрапирамидной системы, а также мозжечка и сетевидного образования ствола мозга, кора больших полушарий обеспечивает как *поддержание нормальной вертикальной позы тела*, так и *организацию специальных форм рабочей позы человека* при его различной по характеру двигательной активности.

Кора, воздействуя на нижележащие отделы центральной нервной системы (сетевидное образование, гипоталамус, таламус, мозжечок и др.), регулирует их деятельность. При этом она может активно влиять на приток импульсов с периферии, изменяя пропускную способность различных афферентных каналов.

В свою очередь, состояние самой коры, а следовательно, и всего организма зависит от поступающих по разным каналам афферентных раздражений. Если у животного искусственно разрушить органы чувств или прекратить от них приток импульсов, то такое животное засыпает и просыпается в течение суток только во время еды или дефекации. То же наблюдалось и в клинике у человека, у которого были поражены основные анализаторы.

53 Изменения функционального состояния коры проявляются в характере ее электрической активности. Регистрация потенциалов коры — *электроэнцефалограммы* (ЭЭГ) — производится непосредственно с ее обнаженной поверхности (в опытах на животных и при операциях на человеке) или через неповрежденные покровы головы (в естественных условиях на животных и человеке). Современные электроэнцефалографы усиливают эти потенциалы в 2—3 млн. раз и дают возможность исследовать ЭЭГ от многих точек коры одновременно.

В ЭЭГ различают определенные диапазоны частот, называемые *ритмами ЭЭГ: альфа-ритм* — 8—12 колебаний в 1 сек., *бета-ритм* — выше 13 колебаний в 1 сек., *тета-ритм* — 4—7 колебаний в 1 сек. и *дельта-ритм* — 1—3 колебаний в 1 сек. (рис. 76). В ЭЭГ при состоянии активного внимания регистрируется бе-

та-ритм. В состоянии покоя при расслабленных мышцах и закрытых глазах наблюдается альфа-ритм.

Объединяя всю информацию из внешней и внутренней среды организма, кора больших полушарий осуществляет *высшую регуляцию поведения человека*, в том числе *регуляцию его двигательной деятельности*. В коре сохраняется и используется по мере необходимости огромный запас информации в виде следов прежних раздражений. Сопоставляя его с характером текущих раздражений, кора производит оценку внутреннего состояния организма и внешней ситуации, а также выработку прогнозов будущего. На основании всех этих процессов *программируется поведение* всего организма, разрабатывается конкретная программа двигательных действий. Большую роль в поведении играет эмоциональная его мотивация.

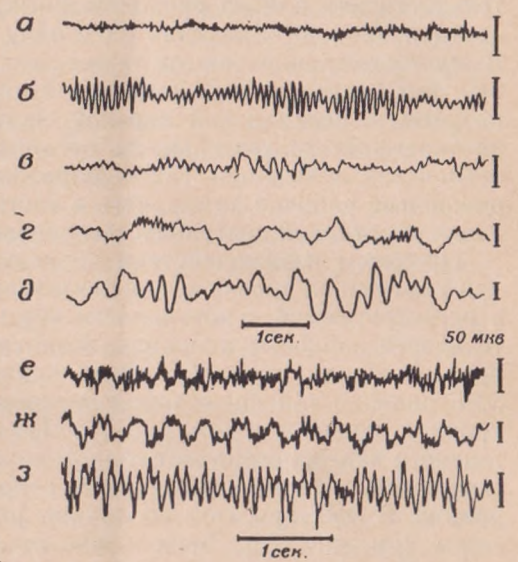


Рис. 76. Электроэнцефалограмма затылочной (*а—д*) и моторной (*е—з*) областей коры больших полушарий человека при различных состояниях и во время мышечной работы:

а — при открытых глазах (видны по преимуществу бета-волны); *б* — при закрытых глазах (хорошо выражены альфа-волны); *в* — при дремоте; *г* — при засыпании; *д* — при глубоком сне; *е* — асинхронная частая активность при выполнении непривычной или тяжелой работы (явление десинхронизации); *ж* —*з* — различные формы синхронизации: медленные потенциалы в темпе движения при выполнении циклических движений (*ж*) и появление альфа-ритма при выполнении освоенного движения (*з*)

Для осуществления целостных действий организма формируется специальная система из множества разнообразных нейронов. Такие комплексы, или констелляции, нейронов, временно объединенных для осуществления координированных актов, называются *функциональными системами*. Образование функциональных систем связано с объединением активности различных по строению и функциональным свойствам нейронов. В коре больших полушарий имеются особенно благоприятные условия для межнейронных взаимодействий. Подсчитано, что одна звездчатая клетка может одновременно охватить своим влиянием до 9000 нейронов, ассоциативное волокно пирамидной клетки способно передавать импульсы большому числу нейронов (до 5000). Понятно поэтому, что чаще всего нейроны функционируют не изолированно, а комплексно.

Большую роль в организации функциональной системы играют процессы *сонастраивания* активности отдельных нейронов на общий ритм деятельности — так называемое *усвоение ритма* (см. § 4 данной главы). Эти процессы приводят к синхронизации деятельности как близко расположенных, так и удаленных друг от друга нейронов, объединяя их в одну функциональную систему. В эту систему включаются также различные подкорковые нейроны. Чем более мощный комплекс взаимосвязанных нейронов образуется в центральной нервной системе, тем большее влияние он оказывает на деятельность организма, становясь доминирующим в его поведении. Таким образом, например, формируются различные рабочие доминанты, в частности доминанты, управляющие спортивной деятельностью человека.

Процессы взаимодействия корковых нейронов, возникающие при умственной и физической деятельности человека, отражаются в регистрируемой с поверхности черепа ЭЭГ. Изменения в деятельности корковых нейронов, возникающие при выполнении непривычной или тяжелой работы, приводят к возникновению в ЭЭГ явления так называемой *десинхронизации* — быстрой асинхронной активности (см. рис. 76). По мере формирования двигательного навыка возникает сонастраивание активности отдельных связанных с данным движением нейронов и отключение посторонних. В ЭЭГ при этом возникают различные формы *синхронизации* (см. рис. 76). Выполнение освоенного движения может протекать при незначительной активности небольшого числа корковых нейронов, находящихся в ограниченных областях коры. При этом почти на всей поверхности коры восстанавливается исходный ритм колебаний — альфа-ритм (см. рис. 76).

При нормальном состоянии мозга человека *значение* его *левого и правого полушарий неодинаково*. Обычно левое полушарие (у правшей) имеет более тонкое клеточное строение, более развитые взаимосвязи нейронов и более совершенные функции. В левом полушарии находятся двигательные центры правой руки, которая в большинстве случаев у человека является ведущей. Кроме того, здесь находится также моторный центр речи. Все это делает левое полушарие ведущим или доминирующим. Однако деятельность левого и правого полушарий тесно связана между собой. Многие функции регулируются симметричными зонами обоих полушарий. По электроэнцефалографическим данным, при устойчивом состоянии во время физической работы *ведущим является левое полушарие*, которое обеспечивает наибольшую эффективность движений. Но в периоды врабатывания и утомления, особенно у малоподготовленных спортсменов, функцию ведущего полушария в регуляции движений берет на себя правое полушарие (эффективность работы при этом снижается). Все это дает основание говорить о *парной (согласованной) деятельности обоих полушарий.*

§ 17. Организация двигательной деятельности

Программирование. Важной чертой активного поведения целого организма является *способность вырабатывать программы двигательных действий* для решения поставленных задач. Программы двигательных действий у человека разнообразны и обеспечивают его бытовую, производственную и спортивную деятельность. При этом команды к действию (например, выстрел стартового пистолета, команда «Марш!» и т. п.) являются лишь сигналами о начале работы, сама же мышечная работа развертывается по ранее сформировавшейся программе. В ряде случаев программирование протекает в очень ограниченном интервале времени, например при спортивных играх, фехтовании, борьбе и т. д. Здесь требуется высокая скорость переработки поступающей информации и выполнения ответных действий.

Циклическая многоуровневая система регуляции движений. Двигательный акт как сложный процесс формируется в результате взаимодействия различных отделов нервной системы. Работа периферических элементов двигательного аппарата регулируется обширным комплексом нервных центров, расположенных в различных этажах центральной нервной системы. Каждый из нервных центров, входящих в данный комплекс, может воздействовать как на нижележащие, так и на вышележащие центры. Между ними при этом могут возникать циклы взаимных влияний от высших центров к низшим и обратно. Например, очень часто наблюдается циркуляция импульсов между корой и промежуточным мозгом; импульсы из коры больших полушарий могут влиять на активность нейронов промежуточного мозга, а те, в свою очередь, — на корковые нейроны. В каждом подобном цикле роль задающих звеньев принадлежит преимущественно вышележащим центрам, а активность нижележащих центров является регулируемым звеном. Эта активность поддерживается на заданном уровне в зависимости от потребностей организма.

Наличие циклических взаимосвязей между различными отделами нервной системы позволяет говорить о *замкнутой системе регулирования,* или замкнутом цикле регулирования.

В процессе двигательной деятельности одновременно возникает множество замкнутых циклов регулирования — например, между корой и промежуточным мозгом, между корой и мозжечком, между мотонейронами спинного мозга и мышцей и др.

Таким образом, система регуляции движения является *многоуровневой* (многоэтажной) системой. Решающую роль в этой сложной функциональной системе играет кора больших полушарий, которая управляет процессами, протекающими в этих циклах регулирования, и направляет их на решение общей задачи — достижение рабочего эффекта, или цели движения.

Обратные связи. Для системы регуляции движений недостаточно наличия лишь программирующих и управляющих нервных центров. Характерной особенностью подобных систем регуляции является наличие обратной сигнализации, или так называемой *обратной связи,* от рабочего органа к регулирующим нервным центрам. Осведомление центральной нервной системы о деятельности, вызванной на периферии ее эфферентными управляющими импульсами, происходит при помощи сигналов, отправляемых органами зрения, проприорецепторами мышечно-суставного аппарата и другими рецепторами.

Следовательно, с помощью обратных связей производится оценка выполненных движений и определяется их эффективность.

Аппараты сравнения. Эти нервные аппараты, получая обратную сигнализацию, сличают заданную программу с реальными результатами ее выполнения (П. К. Анохин, Н. А. Бернштейн и др.). Имеются данные, что такие аппараты находятся в лобных долях, подкорковых ядрах (хвостатые тела) и других образованиях.

Если имеются расхождения фактического и требуемого действия, то в аппаратах сравнения возникают так называемые *импульсы рассогласования.* Соответственно этим импульсам в систему, управляющую движением, вносятся необходимые поправки — *коррекции.* В результате постоянной коррекции движения в процессе выполнения можно сохранить его основные черты, несмотря на различные изменения условий протекания. Сохраняется, например, индивидуальный характер походки человека при различиях в обуви, грунте, скорости движения, положении центра тяжести и т. д.

Регуляция позы и регуляция движений. Понятие двигательной деятельности объединяет различные по характеру двигательные акты. Все они осуществляются посредством: 1) *процесса поддержания тонуса мышц* и 2) *процесса тетанических сокращений мышц.* Оба процесса имеют свои особенности регуляции. Регуляция позы связана с деятельностью *экстрапирамидной системы, сетевидного образования* ствола мозга и *мозжечка.* Высшая регуляция позы осуществляется *корой* больших полушарий. Основное значение в регуляции движений принадлежит импульсам, поступающим через *пирамидную систему* из различных областей коры, в первую очередь из моторных отделов. В центральной нервной системе различают: 1) «нейроны положения», связанные с регуляцией позы и 2) «нейроны движения», связанные с регуляцией движений. Процессы регуляции движений происходят с большей скоростью, чем регуляция позы.

В ходе эволюционного развития возникла определенная установка головы и тела в пространстве. Нормальная поза четвероногого животного характеризуется горизонтальным положением

тела и положением головы теменем вверх. Нормальная поза бодрствующего человека характеризуется опорой на нижние конечности, вертикальным расположением тела и обращенной теменем вверх головой. В естественных условиях деятельности поза человека не является постоянной. Происходит непрерывное перераспределение тонического напряжения между различными группами мышц. Это необходимо для: 1) сохранения вертикального положения в условиях двигательной деятельности и 2) создания наиболее удобной и выгодной рабочей позы тела. Очевидно, что работа нервных центров, обеспечивающих и регулирующих позу тела, должна непрерывно согласовываться с работой центров, иннервирующих фазные движения.

Поддержание нормальной позы обеспечивается тем, что скелетные мышцы находятся всегда, даже при двигательном покое организма, в состоянии некоторого напряжения — тонуса. Мышечный тонус имеет огромное биологическое значение. Благодаря ему сохраняется определенное взаимное расположение различных частей тела у животных и человека. Тонус мышц-разгибателей противодействует силе притяжения земли и делает возможным акт стояния. Поддержание нормального положения головы и тела в пространстве обеспечивает правильную ориентировку в отношении окружающей среды и создает необходимый исходный фон для двигательной деятельности организма.

Природа мышечного тонуса. В своей основе мышечный тонус есть рефлекс мышцы на ее растяжение (миотатический рефлекс). Рефлекторная природа тонуса доказывается тем, что после перерезки задних (чувствительных) корешков, проводящих импульсы от проприорецепторов мышц и сухожилий, мышечный тонус исчезает. Тонус скелетных мышц подкрепляется также импульсами с вестибулярного аппарата, с органов зрения и с рецепторов кожи.

В осуществлении мышечного тонуса и его регуляции принимают участие разные отделы центральной нервной системы. У большинства животных нормальная поза может быть обеспечена и без участия коры больших полушарий. У человека и человекообразных обезьян эта функция требует участия коры больших полушарий. Значение различных отделов центральной нервной системы в осуществлении мышечного тонуса неодинаково, что доказывается опытами с перерезками мозга на разных уровнях у животных и наблюдениями в клинике.

У спинального млекопитающего тонус оказывается настолько слабым, что не может обеспечить стояние тела. Напротив, у животного, у которого, кроме спинного мозга, сохранен и продолговатый, происходит чрезвычайное усиление тонуса мышц с преобладанием тонуса разгибателей. Конечности такого животного выпрямлены, как палки, голова запрокинута: животное принимает как бы карикатурную позу стояния. Этот усиленный тонус по-

лучил название *децеребрационной ригидности,* что значит повышение твердости и упругости мышц вследствие удаления всех отделов мозга, расположенных выше продолговатого (рис. 77). Эти наблюдения показывают, что из области продолговатого мозга поступают влияния, усиливающие тонус мышц, особенно *мышц-разгибателей. Усиливающие влияния* исходят из некоторых ядер (вестибулярных ядер Дейтерса) и неспецифических активирующих отделов (сетевидного образования) продолговатого мозга. В задних отделах продолговатого мозга (угнетающий отдел сетевидного образования) могут возникать *тормозящие тонус влияния.* При раздражении последних и при разрушении активирующих отделов тонус мышц резко снижается.



Рис. 77. Децеребрационная ригидность

Влияния, *усиливающие тонус мышц-сгибателей*, исходят из активирующих отделов сетевидного образования среднего мозга. Значительное влияние на тонус мышц оказывают подкорковые ядра, бледное ядро и полосатое тело. Бледное ядро угнетает тонус мышц, при его повреждении развивается усиление тонуса. Полосатое тело, регулируя деятельность бледного ядра, снижает его угнетающее влияние.

В регуляции тонуса большую роль играет мозжечок, от которого зависит целесообразное распределение тонуса различных мышц. Высшим регулятором тонуса является кора больших полушарий, в особенности ее премоторная область. Благодаря своим связям с экстрапирамидной системой премоторная область (поле 6) координирует деятельность всех нижележащих регуляторов тонуса мышц и подчиняет ее общим задачам поведения организма. Моторная область коры (поле 4) также участвует в регуляции мышечного тонуса благодаря своим связям с неспецифическими отделами нервной системы.

Установочные рефлексы. Поддержание вертикального положения тела представляет собою непрерывную «борьбу» между силой тяжести и силой мышц. Даже при спокойном, нормальном стоянии происходят небольшие колебания тела, которые быстро компенсируются усилением тонуса в растягиваемых мышцах. В основе этих компенсаторных изменений тонуса лежит проприоцептивный рефлекс на растяжение и рефлекс с вестибулярного аппарата.

Все эти непроизвольные реакции, сопряженные с перераспределением мышечного тонуса, получили общее название *установочных рефлексов.* В их осуществлении участвуют почти все от-

делы центральной нервной системы. У высших обезьян и, очевидно, у человека поддержание вертикального положения тела возможно лишь при участии коры больших полушарий.

Установочные рефлексы подразделяются на *две группы:*
1) *статические (рефлексы позы и выпрямительные рефлексы)* и
2) *стато-кинетические рефлексы* (см. схему на стр. 272).

Рефлексы позы возникают при изменении положения головы в пространстве и по отношению к туловищу. В этих случаях в связи с перемещением центра тяжести тела возникает угроза на-

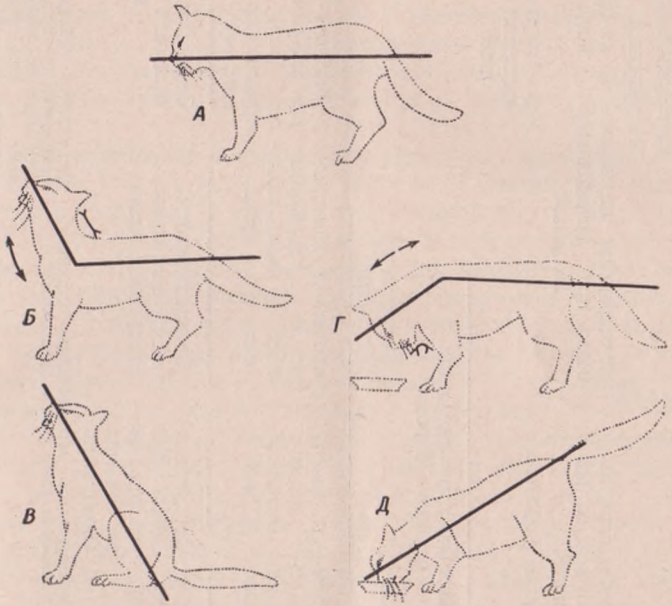
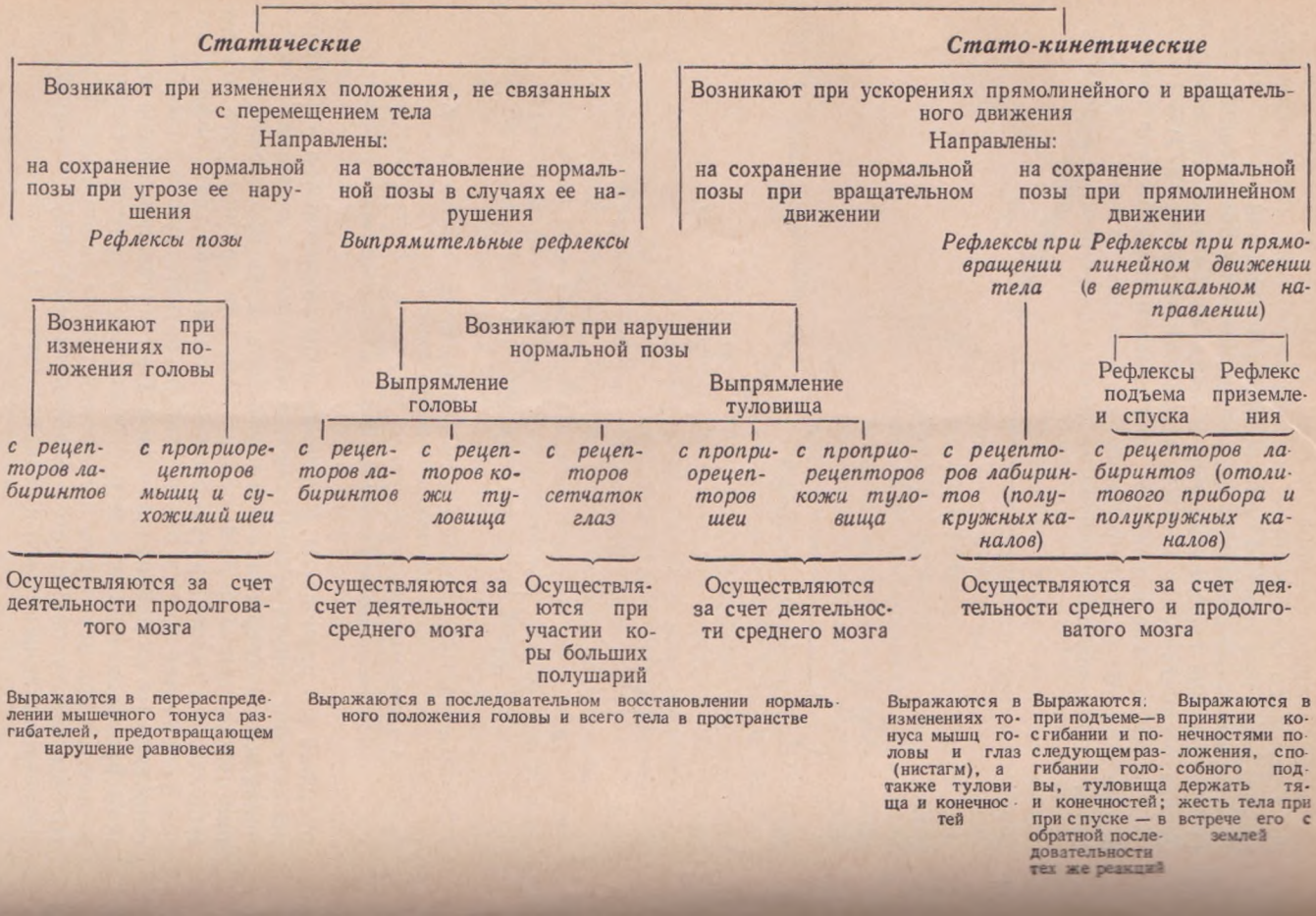


Рис. 78. Перераспределение тонуса мышц конечностей при изменениях положения головы:

А — нормальное положение головы и туловища; *Б* и *Г* — изменение положения головы; *В* и *Д* — рефлекторное изменение при этом тонуса мышц, обеспечивающее положение туловища на прямой линии с головой

рушения его равновесия. Рефлексы позы заключаются в перераспределении тонуса мышц конечностей, шеи и туловища, обеспечивающем поддержание той части тела, куда произошло смещение центра тяжести. Так, при наклоне или при повороте головы животного в ту или другую сторону можно наблюдать рефлекторное увеличение тонуса разгибателей соответствующей стороны и снижение его на противоположной. При опускании головы животного происходит снижение разгибательного тонуса передних конечностей при некотором повышении тонуса задних; при подъеме головы кверху повышается разгибательный тонус передних конечностей и снижается тонус задних (рис. 78).

Установочные тонические рефлексы
(реакции, направленные на сохранение нормального положения тела в пространстве)



В специальных исследованиях было показано, что рефлексы позы осуществляются с рецепторов отолитового прибора вестибулярного аппарата, с проприорецепторов мышц и сухожилий шеи, а также с рецепторов кожи в области шеи. В связи с этим различают *лабиринтные* и *шейно-сухожильные тонические рефлексы позы*. В естественных условиях жизнедеятельности эти рефлексы теснейшим образом взаимодействуют, в экспериментальных условиях они могут проявляться раздельно.

Рефлексы позы были изучены на нормальных и децеребрированных животных. Осуществление их у децеребрированных животных указывает на то, что в рефлексах позы существенная роль принадлежит деятельности продолговатого мозга, который через посредство спинного посылает импульсы к скелетной мускулатуре.

Тонические рефлексы позы наблюдаются и у здорового человека в условиях нормальной деятельности. Конечно, у человека они не могут проявиться в той форме, в какой они наблюдаются у животных, ибо вертикальное положение тела и пользование двумя конечностями при ходьбе вызвали соответствующую перестройку в центральной нервной системе человека, в характере работы мышц и т. п. Так, при наклоне головы назад наступает повышение тонуса разгибателей спины, при наклоне вперед — повышение тонуса сгибателей, при наклоне вправо — повышение тонуса приводящих мышц правой стороны и отводящих левой стороны, при наклоне влево — повышение тонуса приводящих мышц левой стороны и отводящих мышц правой стороны. При большом махе назад на перекладине, когда гимнаст делает быстрое движение головой назад, усиливается тонус мышц-разгибателей, что способствует выполнению этого движения; при опущенной голове выполнение его затрудняется. Всякого рода упражнения, например махи, которые легко осуществляются при положении головы в сторону маха, затруднены, если голова направлена в противоположную сторону. Таким образом, положение головы может влиять на двигательную активность человека.

Выпрямительные рефлексы возникают при нарушениях нормальной позы тела. Они представляют собой цепь тонических реакций, направленных на восстановление нормальной позы тела: прежде всего происходит подъем головы, затем — передней части туловища, наконец — задней. Этот сложный цепной рефлекс осуществляется с рецепторов отолитового прибора вестибулярного аппарата, проприорецепторов мышц и сухожилий шеи, с рецепторов кожи туловища, с проприорецепторов мышц туловища, а также с рецепторов сетчаток глаз (при целости коры больших полушарий).

У человека выпрямительные рефлексы играют главным образом защитную роль, помогая повернуться к земле ногами при падении с высоты. Они осуществляются посредством слаженной

работы ствола мозга, мозжечка, экстрапирамидной системы и коры больших полушарий.

К *стато-кинетическим* относятся рефлексы, вызываемые активными и пассивными перемещениями тела в пространстве. Среди стато-кинетических рефлексов различаются рефлексы, возникающие при *вращении тела,* и рефлексы, возникающие при *прямолинейном* его *движении.* К последним относятся *рефлексы подъема и спуска,* рефлекс приземления. Стато-кинетические рефлексы

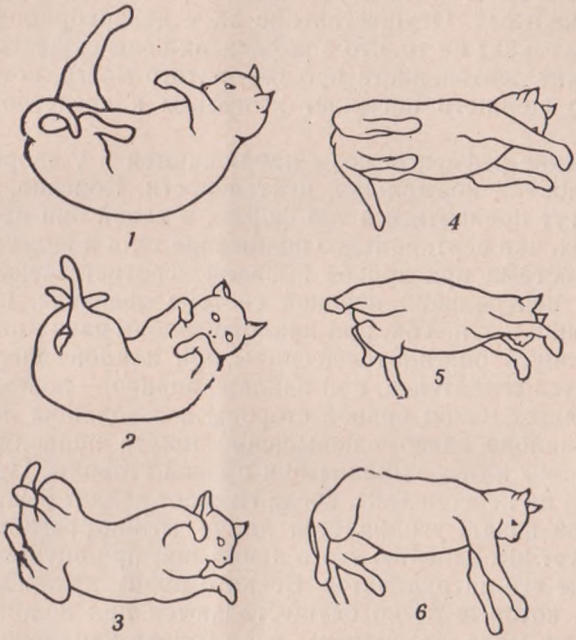


Рис. 79. Кинематографические кадры последовательности проявления установочных тонических рефлексов животного при падении спиной вниз

возникают при раздражении рецепторов вестибулярного аппарата (полукружных каналов и отолитового прибора).

Рефлексы при вращении тела возникают у человека в результате вращения вокруг вертикальной оси. При этом наблюдаются своеобразные рефлекторные качательные движения головы и толчкообразные движения глаз (нистагм). Они состоят из двух фаз: голова и глаза совершают медленное движение, направленное в сторону, противоположную вращению, а затем быстрое движение в сторону вращения. Их биологический смысл состоит в том, чтобы «удержать» на сетчатке изображение предметов, проносящихся перед глазами.

Помимо этих реакций, рефлекторные изменения тонуса мышц туловища и конечностей возникают при ускорениях вращательного движения. Эти рефлексы можно рассматривать как «рефлексы противовращения». Они представляют собой тонические рефлексы, связанные с раздражением рецепторов полукружных каналов.

Рефлексы подъема и спуска (лифтные) можно наблюдать у человека при быстром его подъеме и спуске (например, на лифте): некоторое сгибание головы, туловища и конечностей в начале подъема и разгибание их при остановке. В обратном порядке они происходят при спуске. Эти тонические рефлексы связаны главным образом с раздражением рецепторов отолитового прибора вестибулярного аппарата.

Рефлекс приземления возникает при падении человека с высоты. Конечности принимают при этом положение, способное поддержать тяжесть тела при встрече с землей.

Установочные рефлексы и поведение. В естественных условиях жизнедеятельности установление нормальной позы тела в пространстве осуществляется при тесном *взаимодействии различных установочных реакций.* Например, как видно на рис. 79, кошка, падающая спиной вниз, прежде всего осуществляет серию выпрямительных рефлексов. В связи с раздражением рецепторов лабиринта происходит выпрямление головы, за ним следует выпрямление передней части туловища и конечностей (рефлекс с проприорецепторов мышц и сухожилий шеи), далее — выпрямление задней части туловища и конечностей (рефлекс с проприорецепторов туловища). Цепь выпрямительных рефлексов сменяется стато-кинетическим рефлексом приземления — кошка приземляется на пружинящие конечности, что предохраняет голову и туловище от чрезмерных сотрясений при ударе о землю.

Важное значение имеет способность коры больших полушарий *тормозить установочные рефлексы.* Несмотря на их большое биологическое значение для сохранения позы тела в пространстве, в некоторых случаях они мешают осуществлению того или иного движения. Так, например, раннее выпрямление туловища невыгодно для спринтера, поэтому он подавляет этот рефлекс. То же бывает у лыжника при ходьбе на лыжах в низкой стойке. Ему хочется «выпрямиться», но сознательное управление своими движениями тормозит выпрямительный рефлекс.

Регуляция движений. Двигательная деятельность связана со сложнейшими формами поведения человека. Двигательная активность лежит в основе трудовой и спортивной деятельности, в основе различных физических и умственных навыков.

Произвольные и непроизвольные движения. В двигательной деятельности человека обычно различают *произвольные* и *непроизвольные движения.* К числу движений, называ-

емых часто непроизвольными, относятся главным образом различные ориентировочные и защитные рефлексы. Одни из этих движений являются простыми спинальными рефлексами (например, отдергивание руки или ноги при внезапном болевом раздражении), другие же представляют собой более сложные рефлекторные акты, осуществляемые целой системой нервных центров головного и спинного мозга (например, защитные движения, предохраняющие тело от падения).

Значительную роль в регуляции непроизвольных движений играют *высшие отделы экстрапирамидной системы* (полосатое тело и бледное ядро), а также некоторые области *коры: премоторная область,* тесно связанная с функцией экстрапирамидной системы, и *лимбическая область,* участвующая в регуляции сложных движений и их эмоционально-вегетативных компонентов. Непроизвольными, автоматизированными, могут стать и движения, осуществляемые корой больших полушарий по механизму условных рефлексов.

В двигательной деятельности человека непроизвольные движения играют хотя и подсобную, но важную роль, обеспечивая, с одной стороны, наиболее благоприятную для осуществления того или иного сложного двигательного акта позу тела, с другой — быструю реакцию на неожиданное раздражение.

Наиболее *сложные движения,* играющие основную роль в бытовой и трудовой деятельности, в выполнении физических упражнений и т. п.,— осуществляются под влиянием импульсов, идущих от *коры больших полушарий* головного мозга. Эфферентные импульсы коры передаются к скелетным мышцам через мотонейроны спинного мозга. Проводником произвольных импульсов служит *кортико-спинальный (пирамидный)* тракт: при его перерыве возникает паралич скелетных мышц, т. е. потеря способности вызывать их сокращение произвольно.

Элементарные двигательные рефлексы. В целостном организме животного и человека каждый рефлекторный акт почти всегда представляет собой сложную систему безусловных и условных рефлексов (см. главу XI). Простыми безусловными рефлексами являются *рефлекс на растяжение, сгибательный рефлекс* и *рефлекс отталкивания.* На основе этих элементарных рефлексов формируются сложные рефлекторные акты — стояние, ходьба, дыхание, глотание и т. п.

Рефлекс на растяжение. Если к сухожилию скелетной мышцы приложить растягивающее усилие, то наблюдается активное противодействие мышцы растяжению. Это противодействие происходит благодаря рефлекторному увеличению напряжения мышечных волокон. Рефлекс на растяжение, или *миотатический рефлекс,* возникает в ответ на раздражение рецепторов, заложенных в мышце и ее сухожилиях, так называемых *проприорецепторов.*

Дуга рефлекса на растяжение состоит из двух нейронов — афферентного и эфферентного. Вследствие этого скрытый период рефлекса на растяжение очень мал (см. рис. 63); центральное время рефлекса составляет всего лишь около 3 мсек. Явления утомления в двухнейронной дуге миотатического рефлекса выражены значительно слабее, чем в многонейронных дугах.

Рефлексы на растяжение играют важнейшую роль в статической деятельности двигательного аппарата, обеспечивая *мышечный тонус и поддержание определенного положения тела* в пространстве. Велико их значение и в механизме *ходьбы и других локомоторных актов.* Разновидностью миотатических рефлексов, легко наблюдаемых у человека, являются сухожильные, например коленный рефлекс.

Сгибательный рефлекс. Если одну из лап животного уколоть иголкой, то произойдет отдергивание лапы: раздражение вызывает рефлекторное сокращение мышц-сгибателей голеностопного, коленного и бедренного суставов. Сгибательный рефлекс возникает, во-первых, в ответ на *болевое раздражение кожи,* выполняя при этом *защитную роль* (удаление от раздражения). Во-вторых, он возникает при *раздражении* определенной группы проприорецепторов, принимая участие в осуществлении *ходьбы, бега и других фазных движений.*

Центральная часть рефлекторной дуги сгибательного рефлекса состоит из многих нейронов, что обусловливает ряд характерных отличий этого рефлекса от миотатического. Прохождение возбуждения через вставочные нейроны, естественно, приводит к увеличению центрального времени рефлекса, которое здесь равно 3—5,5 мсек. Рефлекторная реакция, как правило, сопровождается последействием; даже на одиночный афферентный импульс нервные центры отвечают множественным разрядом (см. рис. 63). Это происходит благодаря возбуждению многих вставочных нейронов, которые обеспечивают длительные разряды мотонейронов.

В отличие от рефлекса на растяжение сгибательный рефлекс не может поддерживаться долго. Утомление при сгибательном рефлексе развивается не в мышцах и не в двигательных нейронах, а в афферентных или вставочных нейронах. В этом можно убедиться, если в момент прекращения сгибательного рефлекса в связи с утомлением нанести раздражение на другой — соседний афферентный нерв. Рефлекторное сокращение мышц-сгибателей при этом возобновляется.

Рефлекс отталкивания. Важной разновидностью элементарных рефлексов спинного мозга является рефлекс отталкивания, описанный Ч. Шеррингтоном. Он возникает при раздражении кожи стопы опорой. Однако в отличие от сгибательного рефлекса приводит не к отдергиванию конечности от раздражителя, а, наоборот, к *сближению с раздражителем.* В первом случае проявляется защитный рефлекс, предохраняющий организм от

разрушения. Во втором случае — биологически целесообразный акт, обеспечивающий контакт с опорой при стоянии и отталкивание от нее при передвижениях. Этот рефлекс лежит в основе *сложных локомоций — ходьбы, бега, прыжков в длину или высоту.*

Ритмические рефлексы. В составе различных сложных двигательных действий, как произвольных, так и непроизвольных, часто имеются ритмические рефлексы. Они особенно выражены при выполнении циклических движений. Их возникновение и протекание связано с проявлением механизмов взаимосочетанной (реципрокной) иннервации мышц-антагонистов (см. § 6 этой главы).

Эта форма рефлексов является одной из древних и относительно простых форм. Однако они играют важную роль в организации многих сложных движений. Например, включение ритмических циклоидных движений в акт письма позволяет человеку перейти от отдельного начертания букв к обычной письменной скорописи; то же самое происходит при освоении акта ходьбы — с переходом от отдельных шагов к ритмической походке (Н. А. Бернштейн).

В регуляции ритмических рефлексов принимают участие различные этажи центральной нервной системы, начиная со спинного мозга и кончая корой больших полушарий. Важное значение в регуляции ритмических рефлексов имеют подкорковые ядра экстрапирамидной системы — бледное ядро и полосатое тело. Высшим регулятором ритмических рефлексов является кора больших полушарий (особенно ее премоторная область). Благодаря коре ритмические движения приобретают определенное смысловое значение, включаются составным элементом в сложные акты поведения. Так, простой акт ходьбы приобретает смысл, направление, регулируется соответственно потребностям организма в данный момент.

В регуляции ритмических рефлексов участвуют также отделы неспецифической системы промежуточного и среднего мозга, а также мозжечок.

Сложные формы двигательной деятельности. В целостном поведении животного простые рефлексы складываются в сложные двигательные действия. Социальные условия жизни человека еще более усложняют двигательную деятельность, приводя к появлению специальных человеческих форм движений — бытовых, производственных, спортивных. В регуляции этих высших форм движений ведущее значение имеет кора больших полушарий, особенно ее высшие отделы — зоны перекрытия анализаторов, или третичные поля. В коре больших полушарий происходит выработка цели и задач движений, соответственно этому строится и программа конкретных действий, которые нужны человеку для осуществления цели. В эти сложные

поведенческие акты включаются не только моторные компоненты, но и необходимые вегетативные компоненты.

В организации двигательного акта принимает участие вся кора больших полушарий. В коре нет зон, непричастных к движению. Моторная зона коры (поле 4) посылает импульсы отдельным мышцам. Объединение отдельных элементов движения в целостный акт осуществляют *вторичные поля* (6-е и 8-е поле) премоторной области. Они определяют последовательность двигательных актов, формируют ритмические серии движений; через экстрапирамидную систему эти зоны регулируют тонус мышц. К *пространственной организации движения* ближайшее отношение имеют нижне-теменные и теменнозатылочновисочные области коры. С их участием производится оценка удаленности и расположения предметов, оценка расположения отдельных частей собственного тела в пространстве и т. д. Области коры, относящиеся к *лимбической системе* (нижние и внутренние части коры), обеспечивают эмоциональную окраску движений и управляют вегетативными реакциями организма при работе. Высшая регуляция произвольных движений осуществляется *лобными долями*. В третичных полях лобной коры происходит сознательное программирование произвольных движений, определение двигательных задач и необходимых для их выполнения двигательных актов, а также сопоставление программы с результатами ее реализации. При поражениях лобных долей человек утрачивает способность ставить перед собой проблемы, находить пути их решения, сличать выполнение действия с замыслом. Лобные доли осуществляют регуляцию движений при участии второй сигнальной системы в ответ на поступающие извне словесные сигналы (словесные указания тренера, спортивные команды, чтение учебника, инструкции и т. д.), а также благодаря внутренней речи (мышление) самого человека.

Таким образом, произвольные движения человека являются результатом объединенной деятельности самых различных отделов центральной нервной системы. В регуляции таких действий участвует многоэтажная и многозвенная функциональная система, состоящая из многих сотен, тысяч и миллионов нейронов. Работа этой системы сводится к определению оптимальных способов решения двигательной задачи: удачного момента для начала движения, наиболее подходящей его структуры (сочетания мышц, степени и скорости их напряжения, порядка включения и т. п.), оптимального уровня функционирования вегетативных систем, постоянной и возможно более эффективной коррекции движений по ходу его выполнения и т. д.

Речевая регуляция движений. Спецификой регуляции движений у человека является то, что они подчинены речевым воздействиям (как внешним — звуковая и письменная речь, так и внутренним — собственная внутренняя речь). Речевая регуляция

движений связана с функцией лобных долей. Исследования показали, что на первых этапах развития — у ребенка 2—3 лет — регуляция произвольных двигательных реакций соответственно речевым инструкциям оказывается недостаточной. Ребенок не может управлять движением в полном соответствии с указаниями другого лица и еще не в состоянии полностью подчинить движения собственным речевым командам. Затем, к 3—4 годам, когда он осваивает речевые навыки и может сам произносить «надо» или «не надо» делать движения, эти речевые отчеты помогают ему в регуляции действий. Афферентная импульсация, идущая от речевой мускулатуры, является важным ориентиром, дополняющим проприоцептивные сигналы от работающих мышц. Речевые самоотчеты помогают осмысливать и направлять движения. Постепенно простые речевые реакции усложняются и образуют сложную систему саморегуляции. Внешняя речь ребенка сначала заменяется шепотом, а затем переходит во внутреннюю речь. Внутренняя речь (процессы мышления) становится важным регулятором действий взрослого человека. При поражении у него лобных долей может сохраниться речь, но нарушается ее регулирующая роль в двигательных действиях. Больной не может выполнять словесные инструкции, исходящие от другого лица, или производить движения согласно собственной речи (например, под команду «раз», «два»). Вследствие этого движения не осуществляются соответственно намерениям больного. Нарушается сличение результата движения и задуманной программы его выполнения. Движения становятся стереотипными, инертными, теряют свой смысл.

Таким образом, двигательная деятельность человека связана с работой различных отделов центральной нервной системы, но их значение в организации движения не одинаково.

Глава XI.
ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ (УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ)

§ 1. Значение и общая характеристика методов исследования высшей нервной деятельности

Материалистические представления о природе и детерминированности высших проявлений жизни, выдвинутые еще философами Древней Греции и особенно развитые в философии диалектического материализма К. Марксом, Ф. Энгельсом и В. И. Лениным, получили физиологическое обоснование в трудах И. М. Сеченова и И. П. Павлова.

Разрабатывая физиологические проблемы нервной деятельности и открыв в центральной нервной системе явления торможения, И. М. Сеченов в 1863 г. в своей замечательной книге «Реф-

лексы головного мозга» высказал чрезвычайно смелую для своего времени мысль о том, что *все произвольные движения, психические явления и мысли человека по своей природе являются отраженными (рефлекторными)*. Эти идеи И. М. Сеченова, сформулированные им на основании ряда наблюдений, получили дальнейшее развитие в трудах другого гениального русского ученого — И. П. Павлова, обосновавшего на основании экспериментальных работ своих многочисленных сотрудников учение о высшей нервной деятельности, о формировании временных рефлекторных связей, или условных рефлексов.

Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности, экспериментально доказывающее первичность материи и вторичность психических процессов, основано на следующих основных принципах рефлекторной теории: 1) принципе детерминизма, 2) принципе анализа и синтеза и 3) принципе структурности.

Принцип детерминизма предполагает причинную обусловленность всех рефлекторных актов явлениями, происходящими во внешней или внутренней среде. *Принцип анализа и синтеза* заключается в установлении единства аналитических и синтетических процессов, постоянной взаимозависимости и постоянного взаимодействия между ними при деятельности нервной системы. Наконец, *принцип структурности* говорит о приуроченности функций к соответствующим морфологическим структурам и об органической связи между ними.

Материалистические позиции, на которых стоял И. П. Павлов при разработке учения о высшей нервной деятельности, позволили ему, в соответствии с сущностью диалектико-материалистического мировоззрения, привести целый ряд экспериментальных доказательств для философских положений: о первичности материи и вторичности психических процессов; о познаваемости материальных процессов, лежащих в основе психической деятельности; о законах отражения внешнего мира в нервной системе; о причинной обусловленности так называемых произвольных движений, действий и поступков человека материальными процессами в нервной системе, вызванными действиями различных раздражителей внешней и внутренней среды.

Огромной заслугой И. П. Павлова является разработка нового метода исследования высшей нервной деятельности животных и человека, основанного на изучении сложнейших видов рефлекторной деятельности — условных рефлексов. Этот метод дал возможность вскрыть закономерности наиболее совершенных форм приспособления организма к постоянно изменяющимся факторам внешней и внутренней среды.

Метод условных рефлексов, позволивший выявить законы деятельности нервной системы в процессе приспособления организма к условиям его жизни, помимо физиологии, широко использован в целом ряде других общебиологических, медицинских, вете-

ринарных и зоотехнических наук. Этот метод часто применяется и в ряде педагогических наук, например в психологии, и при разрешении целого ряда вопросов физического воспитания. Большое влияние этот метод исследования и установленные при пользовании им закономерности высшей нервной деятельности оказали на развитие новой науки — кибернетики.

Методы исследования условнорефлекторной деятельности основаны на сочетании в определенных временных отношениях различных индифферентных раздражителей с действием других раздражителей, вызывающих какую-либо деятельность. Действие индифферентного раздражителя при этом подкрепляется действием раздражителя, вызывающего деятельность.

В лабораториях И. П. Павлова в качестве индифферентных раздражителей использовались световые (зажигание лампочки, появление белых и цветных объектов различной формы, величины, цвета, яркости и т. д.), звуковые (тоны различной высоты, звонок, метроном и др.), тактильные (прикосновение особого приборчика — «касалки»), обонятельные (различные запахи), проприоцептивные (изменение положения конечности) и др. В качестве подкрепляющего раздражителя применялись кормление мясным или сухарным порошком, вливание в ротовую полость слабых растворов кислоты, прохождение электрического тока через кожу и т. д.

Индикаторами наличия условного рефлекса служили выделение слюны, двигательные реакции, изменения ритма сердечной деятельности и дыхания и т. д.

При изучении пищевых рефлексов в лабораториях И. П. Павлова использовалась следующая классическая методика исследования. Для количественного изучения слюноотделения у собак отверстие протока околоушной железы выводится на наружную поверхность щеки. На кожу вокруг этого отверстия наклеивается специальный стеклянный, металлический или пластмассовый баллон, в который вытекает выделившаяся слюна. Для получения возможности непрерывной регистрации количества всей слюны этот баллон соединяют металлическими и резиновыми трубками с тонкой стеклянной трубкой, прикрепленной к специальной шкале (рис. 80) с делениями на сантиметры и миллиметры.

Если из протока начинает выделяться слюна, то край жидкости в стеклянной трубке шкалы начинает перемещаться. Регистрируя перемещение жидкости за определенные промежутки времени, можно по шкале точно определить количество выделившейся слюны.

Животное в камере находится в особом станке перед специально устроенной кормушкой. При выработке пищевых условных рефлексов экспериментатор приводит в действие один из раздражителей, например звонок, и спустя 20—30 сек. с момента начала этого раздражения подкармливает собаку.

При первом раздражении звонком или каким-либо другим раздражителем у собаки возникает только ориентировочная реакция, проявляющаяся в ее движениях и в повороте головы в направлении к источнику звукового, светового или другого раздражения. В дальнейшем, после нескольких таких раздражений, образуется условный рефлекс, и слюноотделение начинается еще до подкармливания, во время изолированного действия только одного звонка.

Пользуясь такой методикой изучения слюноотделительных условных рефлексов, И. П. Павлов открыл основные механизмы

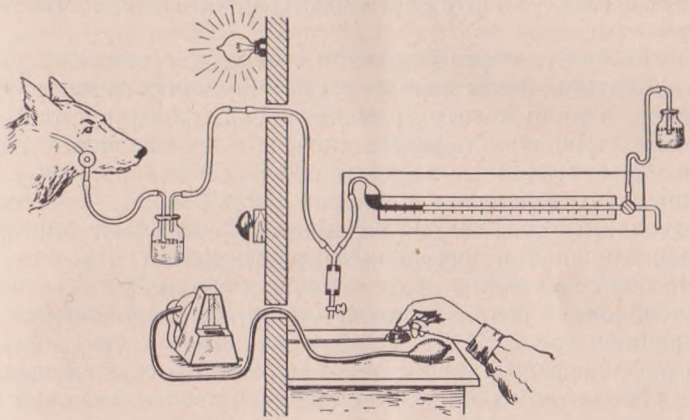


Рис. 80. Схема исследования слюноотделительных условных рефлексов у собаки

формирования временных связей, свойственные двигательным и другим условным рефлексам.

В настоящее время благодаря развитию лабораторной техники, и в особенности использованию электронной аппаратуры, методы исследования значительно усовершенствованы. Улучшились способы подачи и дозировки различных индифферентных раздражителей. В качестве подкрепляющих раздражений, помимо пищевых и оборонительных, применяются непосредственное раздражение мозга через вживленные электроды, введение фармакологических веществ и др. Индикаторами же условных рефлексов могут быть любые функции нервных центров и даже отдельных нервных клеток, в которые для отведения биопотенциалов вводятся специальные микроэлектроды. Следует, однако, указать, что наряду со сложнейшей электронной аппаратурой в настоящее время используются и более простые методы, в частности те, которые широко практиковались в лабораториях И. П. Павлова.

§ 2. Безусловные и условные рефлексы

Безусловные, или врожденные, рефлексы. Унаследованные от предков рефлекторные реакции, приобретенные в процессе длительного эволюционного развития животного мира, были названы И. П. Павловым *безусловными, или врожденными, рефлексами.* Человек рождается с целым рядом безусловных рефлексов, связанных с регуляцией вегетативных функций: кровообращения, дыхания, пищеварения, обмена веществ, выделения, теплорегуляции и т. д. Унаследованными являются и некоторые двигательные рефлексы: сухожильные, вестибулярные, болевые и др.

Многие безусловные рефлексы имеются у человека уже с момента рождения, некоторые же из них появляются не сразу после рождения, а лишь с того времени, когда сформируются соответствующие иннервационные механизмы и периферические органы. Например, безусловные половые рефлексы появляются у человека лишь спустя много лет после рождения.

Безусловные рефлексы, возникающие при действии раздражителей внешней и внутренней среды, имеют огромное значение. Но они совершенно недостаточны для того, чтобы обеспечить приспособление организма к постоянно изменяющейся окружающей внешней среде. И. П. Павлов указывает, что достигаемое этими рефлексами уравновешивание было бы совершенным только при абсолютном постоянстве внешней среды. Внешняя же среда характеризуется именно тем, что она непрерывно изменяется и, воздействуя на организм, вызывает возникновение новых объективных ответных реакций.

Условные рефлексы. Помимо безусловных рефлексов в организме образуется большое количество индивидуально приобретенных, или условных, рефлексов, содействующих приспособлению животных и человека к изменяющимся условиям внешней среды. Поскольку внешняя среда находится в постоянном колебании, безусловные рефлексы не могут обеспечить соответствующие данной обстановке приспособительные реакции в тех сложных, в ряде случаев даже противоположных, жизненных ситуациях, в которых может оказаться организм. В этих случаях безусловные рефлексы заменяются или дополняются другими рефлексами, приспособленными именно к данной обстановке и условиям. В связи с тем, что эта обстановка является не постоянной, а временной, существующей только до изменения состояния внешней среды, в процессе эволюции у животных выработалась способность к образованию рефлексов временного характера, существующих только при определенных условиях.

Условные рефлексы называют также сигнальными рефлексами, так как различные агенты, сочетающиеся в своем действии с безусловными раздражителями, приобретают сигнальное значе-

ние. Условные раздражители как бы предупреждают о предстоящем действии.

Приведем для иллюстрации несколько примеров образования временных связей, или условных рефлексов.

При действии пищи на слизистую оболочку полости рта всегда возникает безусловный рефлекс в виде слюноотделения. Слюноотделение можно вызвать у собаки также видом или запахом пищи (например, при поднесении мяса к морде животного), но этот рефлекс не будет безусловным, так как такого рода связь между видом или запахом пищи и слюноотделением является не врожденной, а временной, приобретаемой в результате жизненного опыта, установившейся только при определенных условиях.

Иллюстрацией отсутствия такого рода врожденных связей и их возникновения и существования только при определенных условиях могут служить опыты И. С. Цитовича со щенками. Он кормил их с момента рождения в течение многих месяцев одним лишь молоком. Когда щенки подросли, у них для регистрации выделяющейся слюны были выведены на наружную поверхность щеки протоки околоушной железы. При виде и запахе молока еще до введения его в ротовую полость у этих щенят наблюдалось слюноотделение. Между тем вид и запах хлеба и мяса, которыми щенков ранее никогда не кормили, были для них безразличными, не вызывали никакой пищевой реакции. Однако достаточно было подросших щенят один-два раза покормить мясом и хлебом, как вид и запах этих веществ приобретали сигнальное значение. При виде и запахе мяса или хлеба у них возникало слюноотделение, они тянулись к пище и старались схватить ее. Таким образом, вид и запах мяса и хлеба стали вызывать у щенят вегетативную (слюноотделительную) и двигательную (захватывание пищи) пищевую реакцию не сразу, а только после установления временных связей, т. е. после образования условных рефлексов.

§ 3. Механизм и условия образования условных рефлексов

Механизм образования условных рефлексов. При раздражении рецепторов в различных рефлексогенных зонах, если интенсивность раздражения достигает определенной силы, в них возникает возбуждение, которое, распространяясь по чувствительным нервам, достигает центральной нервной системы и вызывает ответную рефлекторную реакцию.

При безусловных рефлексах возбуждение, возникающее в какой-либо рефлекторной зоне, из центров чувствительных нервов адресуется не во все, а в конечном итоге в какие-то точно определенные эффекторные (двигательные или секреторные) нервные центры, причем эта связь между чувствительными и эффекторными центрами является врожденной.

Условные рефлексы в отличие от безусловных характеризуются тем, что каждый раздражитель — световой, звуковой, проприоцептивный и т. д. — может при известных условиях стать раздражителем, вызывающим любую ответную реакцию организма — двигательную, секреторную, пищевую, оборонительную и т. д. Например, если индифферентный раздражитель — звук звонка — сочетается с действием пищи на рефлексогенную зону безусловного слюноотделительного рефлекса, то после нескольких сочетаний возбуждение, возникающее в слуховом чувствительном центре, будет распространяться на эфферентные центры слюноотделения. Если сочетать включение света лампочки с физическим напряжением, например с приседаниями, вызывающими учащение сердечной деятельности, то после нескольких такого рода сочетаний включение света лампочки, не сопровождающееся физическим напряжением, может привести к изменению сердечного ритма. Обстановка спортивных состязаний, многократно сочетаясь с выполнением физических упражнений, также может стать условным раздражителем, вызывающим изменение сердечного ритма, кровяного давления, интенсивности обмена веществ и т. д. Изменения физиологических функций в организме, наблюдаемые у спортсменов при так называемом стартовом состоянии, представляют собой примеры условных рефлексов, образовавшихся при сочетании воздействия обстановки стадиона с выполнением физических упражнений в условиях состязаний.

Механизм образования условных рефлексов И. П. Павлов объясняет следующим образом. Когда в центральной нервной системе возникают два очага возбуждения, то более сильный очаг притягивает к себе возбуждение из менее сильного очага. Если такого рода взаимодействие сильного и слабого очагов возбуждения сочетать повторно несколько раз, может образоваться условный рефлекс. Так, возникновение относительно слабого очага возбуждения в слуховом центре (при действии звука), сочетаемое с возникновением более сильного очага возбуждения в пищевом центре (при кормлении), приводит к тому, что после нескольких такого рода сочетаний возбуждение из слухового центра будет распространяться на пищевой центр. В результате действие звукового раздражителя станет вызывать пищевую реакцию в виде слюноотделения даже без принятия пищи, т. е. образуется условный рефлекс.

У низших животных образование условных рефлексов может осуществляться за счет подкорковых отделов головного мозга — мозжечка (рыбы), полосатого тела (птицы) и т. д.

У млекопитающих и человека при образовании условнорефлекторных связей важнейшее значение принадлежит коре больших полушарий. Но при этом связи между условнорефлекторными центрами осуществляются как за счет межкортикальных проводящих путей, т. е. между различными зонами коры больших

полушарий головного мозга, так и за счет путей, соединяющих кору с разными подкорковыми образованиями — ретикулярной формацией и др.

Основные условия образования условных рефлексов. Первым, наиболее важным, условием образования условных рефлексов является *совпадение во времени один или несколько раз индифферентного раздражителя с безусловным рефлексом.* Образование условных рефлексов лучше всего происходит в тех случаях, когда условный раздражитель начинает действовать несколько ранее безусловного, т. е. предшествует ему. Например, при выработке слюноотделительного рефлекса на действие звонка звуковой раздражитель должен начать действовать раньше подачи пищи.

Другое важное условие образования условных рефлексов — *функциональное состояние организма.* На основании опытов с собаками И. П. Павлов указывает, что если экспериментальное животное в большей или меньшей степени сонливо, то образование условного рефлекса или очень затягивается, или же делается совершенно невозможным. Следовательно, образование новых связей может происходить только при бодром состоянии животного.

Третье, весьма существенное, условие образования условных рефлексов заключается в том, что большие полушария во время образования нового условного рефлекса *должны быть свободными от других видов деятельности*, которые затрудняют, а в некоторых случаях даже исключают возможность образования условного рефлекса. Так, если у собаки возникло резкое возбуждение, например при виде кошки, то в этих условиях не происходит образования пищевого слюноотделительного рефлекса на звук звонка или свет лампочки. У человека, глубоко поглощенного каким-либо делом, образование условных рефлексов в этот момент на другие виды деятельности также резко затрудняется.

Большое значение при образовании условного рефлекса имеет возбудимость центров соответствующих безусловных рефлексов, которыми подкрепляются условные раздражения. Условные рефлексы образуются только при наличии достаточной возбудимости центров безусловных рефлексов. Например, для повышения возбудимости пищевого центра при выработке у собак пищевых условных рефлексов опыты ставятся при голодном состоянии животного.

Явления генерализации (обобщения) при образовании условных рефлексов. Характерной особенностью вновь образованных условных рефлексов является их генерализация. Сущность генерализации заключается в том, что условные раздражители обобщаются и условный рефлекс, образовавшийся на данный раздражитель, воспроизводится и при действии других сходных с ним раздражителей. Процесс возбуж-

дения, возникающий при действии какого-либо одного раздражителя, в результате иррадиации распространяется на корковые центры других, близких по характеру, раздражителей. Например, если образовать у собаки условный пищевой слюноотделительный рефлекс на тон 1000 герц, то в первое время после возникновения временной связи условнорефлекторное слюноотделение будет вызываться и при действии других тонов: 200 герц, 5000 герц и т. д. Однако генерализация проявляется при действии близких по частоте тонов больше, чем при действии тонов более отдаленных. Если тон 700—800 герц дает такой же эффект, как и условный раздражитель, на который вырабатывается рефлекс (1000 герц), то тон 200 герц вызывает уже значительно меньшее условнорефлекторное слюноотделение.

В двигательных условных рефлексах, например при образовании двигательных навыков, феномен генерализации проявляется в участии в двигательном акте значительного числа мышц, сокращение которых не является необходимым.

Явления концентрации при упрочении условных рефлексов. Упрочившиеся условные рефлексы генерализованы в меньшей степени, чем только что образованные. Это объясняется тем, что процесс возбуждения при многократном повторении условных раздражений концентрируется и меньше иррадиирует (распространяется) на другие центры. При этом чем больше упрочивается условный рефлекс, тем слабее проявляются явления генерализации. Вследствие этого при упрочившемся условном рефлексе генерализация сказывается лишь в отношении раздражителей, весьма близких друг к другу. Например, у собаки, имеющей упроченный условный рефлекс на тон в 1000 герц, генерализация может проявиться при раздражении тоном 900 герц, но ее не будет при раздражении тоном 200—500 герц.

При образовании условных рефлексов у человека явления генерализации выражены несравненно в меньшей, чем у животных. Процессы концентрации, проявляющиеся у человека в значительно большей степени, чем у животных, дают возможность сразу погасить условные рефлексы на все другие раздражители, более или менее существенно отличающиеся от данного раздражителя, на который образуется данный условный рефлекс.

Безусловные рефлексы, на которых могут быть образованы условные рефлексы. Изучение условных рефлексов показало, что они могут быть выработаны при подкреплении индифферентных раздражителей любым безусловным рефлексом: пищевым, ориентировочным, оборонительным, половым и т. д. Возможность их образования установлена при подкреплении условных раздражителей безусловными рефлексами, вызывающими движения, изменения обмена веществ, пищеварительные процессы, всасывание, мочеобразование, мочевыделение, изменения частоты сердечных сокращений, кровяного дав-

ния, дыхания, потоотделения и т. д. Следовательно, регуляция деятельности как мышц, так и всех внутренних органов может быть осуществлена условнорефлекторным путем.

Раздражители, на которые могут быть выработаны условные рефлексы. Все раздражители внешней и внутренней среды, если интенсивность их достигает пороговой силы, могут стать агентами, на которые вырабатываются условные рефлексы. В настоящее время показано, что можно образовать временные связи при действии света, звука, давления, тепла, химических веществ, рентгеновских лучей и т. д. Все эти раздражители могут вызвать условные рефлексы как при одиночном применении, так и при действии их в комплексе с другими раздражителями в виде последовательного или одновременного комплекса.

Условными раздражителями могут быть и интервалы времени. Если безусловный раздражитель всегда действует через определенные равные промежутки времени, то образуется рефлекс на время. Например, при многократном подкармливании собаки пищи через каждые 3 мин. уже за 10—20 сек. до дачи пищи у нее начинается условнорефлекторное слюноотделение.

При образовании условных двигательных рефлексов особенно большое значение имеют импульсы, поступающие через проприорецепторы мышц при их сокращении и расслаблении и интерорецепторы при изменениях давления, химизма и температуры во внутренних органах и тканях. Следовательно, любой раздражитель внешней и внутренней среды может стать условным возбудителем различного рода реакций организма.

Условные рефлексы на совокупность раздражителей естественной среды. Естественная среда, в которой живет, работает и отдыхает человек, всегда действует на организм комплексно. Поэтому вся сложная обстановка той или иной среды, в которой находится человек, может становиться условным раздражителем. Например, обстановка стадиона в ряде случаев действует как условный раздражитель, способствующий учащению сердечных сокращений, повышению обмена веществ и т. д.

Однако такого рода условнорефлекторное действие привычной обстановки сказывается не всегда и не на всех проявлениях деятельности организма. Например, общая обстановка стадиона или места работы вызывает ряд условных рефлексов в виде изменения ритма сердечных сокращений, повышения обмена веществ и т. д., но не вызывает еще двигательных реакций. Последние возникают при действии не общих, а только специальных сигналов: приказания, стартовой команды и т. д.

Далее следует отметить, что и вегетативные условнорефлекторные реакции связаны с определенными воздействиями окружающей среды. Например, если один и тот же человек в одном

случае приходит на стадион для участия в состязаниях, а в другом — для осмотра спортивных сооружений, то в первом случае условнорефлекторные изменения будут наблюдаться, во втором же — нет. Эти условнорефлекторные реакции могут быть еще более специализированными. Так, у спортсмена — метателя молота обстановка стадиона может вызывать условнорефлекторные изменения пульса и обмена веществ в том случае, когда проводятся состязания или тренировочные занятия с такого рода метаниями, и не вызывать, если на стадионе происходят тренировочные занятия или соревнования по прыжкам с шестом, гимнастическим упражнениям и т. п.

§ 4. Виды условных рефлексов

В зависимости от характера раздражителей, условий их применения, особенностей подкрепления и т. д. выделяют различные виды условных рефлексов.

Натуральные и искусственные условные рефлексы. Условные рефлексы, образующиеся на действие сигналов, характеризующих постоянные свойства безусловных раздражителей (например, запах или вид пищи), называются *натуральными (естественными) условными рефлексами.* Но условные рефлексы можно также выработать при действии самых различных сигналов (световых, звуковых, болевых, температурных и т. д.), не присущих данному раздражителю, вызывающему безусловный рефлекс. Например, запах мяты не присущ мясу, но если действие запаха мяты несколько раз сочетать с подкармливанием мясом, то после нескольких сочетаний этот запах будет вызывать у собаки условнорефлекторное слюноотделение и без подкармливания мясом. Такого рода условные рефлексы в отличие от натуральных условных рефлексов называются *условными рефлексами на искусственные раздражители.* Образование у человека двигательных условных рефлексов на сигналы в виде звучания звонка или ударов метронома, усиления или ослабления освещения, прикосновения к коже и т. д. является примером выработки условных рефлексов на искусственные раздражители; образование же пищевых временных связей на свойства пищи — вид, запах и т. д. — примерами условных рефлексов на естественные раздражители.

Наличные и следовые рефлексы. Условные рефлексы, образующиеся при различном во времени сочетании индифферентного раздражения с каким-либо безусловным рефлексом, могут быть разделены на две группы — наличные и следовые (рис. 81).

При *наличных условных рефлексах* условный раздражитель в течение какого-то времени действует одновременно с раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс. При этом если услов-

ный раздражитель начинает действовать за 0,5—1 сек. до начала действия безусловного рефлекса или одновременно с его действием, то условные рефлексы называются *совпадающими,* если за 2—5 сек. — *короткоотставленными,* за 10—30 сек. — *нормальными.* При увеличении времени отставления начала действия безусловного раздражителя от начала условного до 1—5 мин. наличные условные рефлексы носят название *запаздывающих условных рефлексов.*

Длительность одновременного действия условного и безусловного раздражителей при наличных условных рефлексах может быть различной. В одних случаях условный раздражитель действует все время, пока происходит безусловное раздражение (см. рис. 81, *А*), в других действие условного раздражителя прекращается спустя несколько секунд (например, 2, 5, 10) после начала действия безусловного раздражителя (см. рис. 81, *Б, В*).

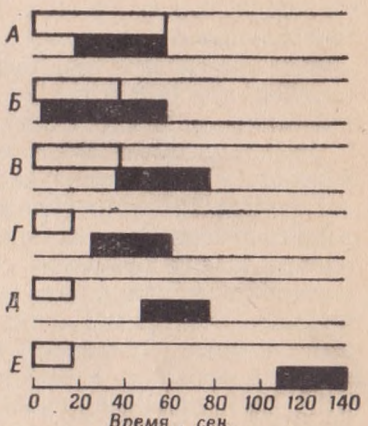


Рис. 81. Схема сочетания во времени условных раздражителей с подкреплением безусловным рефлексом при наличных и следовых раздражениях. Белые прямоугольники — время действия условного раздражителя, черные прямоугольники — безусловного раздражителя. При наличных рефлексах условный и безусловный раздражители какой-то момент действуют одновременно (*А, Б, В*). При следовых рефлексах между концом действия условного раздражителя и началом действия безусловного имеется перерыв (*Г, Д, Е*)

Следовые условные рефлексы отличаются от наличных условных рефлексов (короткоотставленных и запаздывающих), в которых условный раздражитель действует до самого начала безусловного рефлекса. При следовых условных рефлексах действие безусловного раздражителя начинается спустя некоторое время после окончания действия условного раздражителя (см. рис. 81, *Г, Д, Е*). В одних случаях следовые рефлексы образуются при коротком отставлении (1—5 сек.), в других — при длительном (см. рис. 81, *Е*).

Хотя у животных образование наличных и следовых условных рефлексов при длительном отставлении безусловного раздражителя происходит с большим трудом, у человека такого рода условные рефлексы образуются легко.

Следовые условные рефлексы имеют большое значение при физических упражнениях. Например, если человек выполняет гимнастическую комбинацию, состоящую из нескольких элементов, то выполнение первого элемента, оказываясь непосредственным условным раздражителем для перехода ко второму элементу, в то же время является следовым раздражителем для последующего выполнения элементов — третьего, четвертого и других.

Условные рефлексы с унаследованной и вновь приобретенной формой ответных реакций. В классических слюноотделительных условных рефлексах временные связи характеризуют лишь формирование афферентной части реакции, связанной с превращением какого-либо ранее индифферентного раздражителя в активный. Сама же ответная реакция — слюноотделение — остается такой же, как и при безусловном рефлексе. То же самое происходит и при некоторых оборонительных двигательных рефлексах, например в виде отдергивания руки на действие света, звука и других условных раздражителей, при подкреплении их включением электрического тока, нанесением болевого воздействия и т. д.

Условнорефлекторным путем может формироваться и эфферентная (эффекторная) часть реакции, которая приобретает новые формы, отсутствовавшие в унаследованном фонде безусловных рефлексов. Эти так называемые «манипуляционные» и «инструментальные» рефлексы связаны с формированием нового характера движения, в ряде случаев — с использованием различных предметов. Например, гимнаст обучается делать сальто, выполнять сложные упражнения на перекладине и т. д. Формирование путем образования временных связей новых, не унаследованных от предков, движений свойственно и животным, что особенно демонстративно проявляется в цирке, где медведи ездят на мотоцикле, собаки делают «сальто» и т. д. Образование новых форм движений особенно большое значение имеет для человека, у которого почти все более или менее сложные двигательные акты, как указывал еще И. М. Сеченов, формируются в результате обучения (см. гл. XV, § 2).

Положительные и отрицательные (тормозные) условные рефлексы. Условные рефлексы, вызывающие какую-либо деятельность организма (движение, секрецию и т. д.), называются *положительными рефлексами,* вызывающие угнетение деятельности — *отрицательными, или тормозными* (уменьшение или прекращение двигательной активности, секреции и т. д.). В приспособлении организма к изменяющимся условиям внешней среды наряду с положительными большое значение имеют и отрицательные условные рефлексы. В сложных приспособительных актах они тесно комплексируются друг с другом, так как проявление какого-либо одного вида деятельности связано с торможением других видов. Так, при оборонительных двигательных условных рефлексах тормозятся пищевые условные рефлексы, и наоборот. При условном раздражителе в виде команды «Смирно!» вызывается деятельность мышц, обусловливающих стояние в определенном положении и торможение других условных двигательных реакций, которые осуществлялись до этой команды в виде ходьбы, бега и т. д.

Такое важное качество, как дисциплинированность, всегда

связано с образованием не только положительных, но и целого ряда тормозных условных рефлексов. Например, при выполнении некоторых физических упражнений (прыжки в воду с высокой вышки, гимнастическое сальто и др.) требуется подавление условнорефлекторным путем сильнейших рефлексов, связанных с возникновением у человека реакций самосохранения и с эмоциями страха.

Условные рефлексы высших порядков. Образование условных рефлексов возможно при подкреплении ранее индифферентных раздражителей не только безусловными рефлексами. Условные рефлексы могут образоваться и в тех случаях, когда ранее индифферентные раздражители подкрепляются хорошо упроченными условными раздражителями.

Рефлексы, образуемые при подкреплении условных раздражителей безусловными рефлексами, называются условными рефлексами первого порядка. Рефлексы, образуемые при подкреплении условных раздражителей упроченными условными рефлексами, называются условными рефлексами высших порядков — второго, третьего и т. д.

Если, например, раздражение в виде звонка подкреплять едой, то вырабатывается условный рефлекс первого порядка, который подкрепляется раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс. Когда этот рефлекс упрочится, его можно применить в качестве подкрепления для выработки условного рефлекса второго порядка, например на появление света электрической лампочки.

При известных условиях на фоне повышенной возбудимости корковых центров у собаки можно выработать слюноотделительный условный рефлекс третьего порядка. У обезьян условные рефлексы высших порядков образуются значительно легче, чем у собак. Особенно велика роль рефлексов высших порядков у человека. В частности, подавляющее большинство двигательных условных рефлексов у человека образуется путем подкрепления не каким-либо непосредственным безусловным раздражителем, а различными условными раздражителями в виде словесных инструкций и приказаний.

Условные рефлексы первой и второй сигнальных систем. Высшая нервная деятельность человека в отличие от животных характеризуется огромным значением в ней словесных раздражителей. В животном мире сигналами окружающей действительности являются физические и химические свойства общеприродной среды: звуки, световые волны, давление, химический состав и т. д. В человеческом же обществе сигналами служат также и речевые раздражители. Эти две группы сигналов представляют собой первую и вторую сигнальные системы (И. П. Павлов).

Между первой и второй сигнальными системами имеется ряд существенных отличий. Сигналы первой сигнальной системы яв-

ляются конкретными, относящимися только к определенному непосредственному раздражителю, например к данному предмету — столу, дому, дереву и т. д. Особенность же *второй сигнальной системы* характеризуют отвлечение и обобщение сигналов первой сигнальной системы. Слово «стол» сигнализирует не только о данном, но и о многих других столах, разных по своей величине, форме, цвету и т. д. Для того чтобы слово указывало на конкретный стол, необходимо уточнение, и в таком случае говорят об «этом столе». Если слова узкого значения, например «осина», обобщают конкретные раздражители первой сигнальной системы, то слова более общего значения, например «дерево», обобщают и сигналы второй сигнальной системы.

Вторая сигнальная система человека является всеобъемлющей, способной обобщить и заменить все раздражители первой сигнальной системы. Слово благодаря всей предшествующей жизни взрослого человека, указывает И. П. Павлов, связано со всеми внешними и внутренними раздражениями, приходящими в большие полушария, все их сигнализирует, все их заменяет и потому может вызвать все те действия, реакции организма, которые обусловливают те раздражения.

Вторая сигнальная система представляет собой физиологическую основу речи и мышления человека. Афферентные сигналы, поступающие в центральную нервную систему от речевых органов человека через слуховой и зрительный анализаторы, формируют у человека сложные рефлексы, обусловливающие звуковую и письменную речь. Коренное различие в условнорефлекторной деятельности животных и человека заключается именно в том, что люди, обладая второй сигнальной системой, приобретают качественные особенности, в основе которых лежит речь и мышление.

Первая и вторая сигнальные системы находятся в теснейшей функциональной взаимосвязи друг с другом, тем более что вторая сигнальная система формируется на основе первой сигнальной системы. Сигналы первой сигнальной системы, поступающие из различных частей тела и окружающей среды, непрерывно взаимодействуют с сигналами второй сигнальной системы, образуя в центральной нервной системе сложнейшую мозаику, объединенную в единое целое.

Между двумя сигнальными системами имеется избирательная (элективная) связь. Вследствие этого условные рефлексы, возникшие на основе первой сигнальной системы (например, на звук звонка), могут проявляться при сигналах второй сигнальной системы (слово «звонок»), и наоборот.

Условные рефлексы второй сигнальной системы, являющиеся основой поведения человека как социального существа, имеют при физическом воспитании весьма важное значение. Они проявляются в возникновении предстартового состояния, в изменениях работоспособности под влиянием словесных воздействий и т. д.

Механизм условных рефлексов второй сигнальной системы лежит также в основе одного из важнейших компонентов обучения и тренировки — словесного объяснения.

§ 5. Торможение, его виды и значение при условнорефлекторной деятельности

Значение торможения при рефлекторной деятельности. Наряду с процессами возбуждения как при безусловнорефлекторной, так и при условнорефлекторной деятельности не менее существенная роль принадлежит и процессам торможения, т. е. угнетения, подавления деятельного состояния. Возбуждение и торможение, непрерывно взаимодействуя друг с другом, обусловливают возможность осуществления одних реакций и задержки ряда других, которые или нарушают координацию данной безусловно- или условнорефлекторной ответной реакции, или же не являются необходимыми. Следовательно, образование любого условного рефлекса в виде координированного ответного акта требует возбуждения одних корковых нервных центров и торможения ряда других. Поэтому изучение тормозных явлений при условнорефлекторной деятельности имеет не меньшее значение, чем изучение возбудительных процессов.

Виды торможения, наблюдаемые при условнорефлекторной деятельности, можно разделить на две главные группы — *внешнее торможение и внутреннее торможение.*

Внешнее торможение условных рефлексов. Если в момент действия условного раздражителя начинает действовать какой-то другой сильный посторонний раздражитель, то условный рефлекс может затормозиться. Этот вид торможения, свойственный также и всем безусловным рефлексам, И. П. Павлов назвал внешним торможением. *При внешнем торможении* условнорефлекторной деятельности в коре больших полушарий происходит взаимодействие между центром условного рефлекса и центром постороннего раздражителя. Сильное возбуждение, возникающее в центре постороннего раздражителя, может по закону индукции затормозить деятельность корковых центров данного условного рефлекса.

Примеры внешнего торможения часто встречаются в практике физической культуры. Например, условнорефлекторные связи, обеспечивающие в обычной обстановке на тренировочном занятии отличное выполнение гимнастической комбинации, могут иногда резко нарушаться при демонстрации выполнения этих упражнений в присутствии посторонних зрителей, на экзаменах, на состязаниях, при словесных воздействиях через вторую сигнальную систему в виде резких замечаний и т. д. В этих случаях изменение обычной обстановки действует как внешний тормоз, нарушающий нормальное течение условных рефлексов.

Важнейшей особенностью внешнего торможения является угасание при повторных воздействиях. Например, действие посторонних раздражителей (вид присутствующих на занятиях незнакомых лиц, необычная обстановка состязаний) при повторении или совершенно перестает влиять на качество выполнения физических упражнений, или же сказывается в значительно меньшей мере. Поэтому внешнее торможение называют гаснущим торможением, так как при повторных воздействиях тормозное влияние постороннего раздражителя становится обычно все меньше и меньше.

Внешнее торможение значительно сильнее сказывается на относительно малозакрепленных условных рефлексах. Из спортивной практики известно, что чем прочнее закрепляются двигательные условные рефлексы в процессе тренировки, тем меньше они нарушаются при наличии внешнего торможения.

Существенное значение для степени выраженности явлений внешнего торможения имеет функциональное состояние нервной системы и ее тип. У лиц с уравновешенным типом нервной системы внешнее торможение при одних и тех же условиях выражено слабее, чем у представителей неуравновешенного типа или у лиц с функциональными расстройствами нервной деятельности. Например, у невротиков внешнее торможение может не угасать полностью. Оно в некоторых случаях после многократных повторений раздражителей, вызывающих это торможение, иногда даже усиливается.

Внутреннее торможение условных рефлексов и его виды. Если торможение условных рефлексов первично возникает в их нервных центрах, то такого рода торможение называют внутренним. Существует несколько видов внутреннего торможения, к которым относятся: *угасательное, дифференцировочное, условное и запаздывающее.* Внутреннее торможение, постепенно захватывающее всю кору больших полушарий, приводит к развитию сонного состояния.

Угасательное торможение. Если раздражители, вызывающие условный рефлекс, не подкреплять действием безусловных рефлексов, то они постепенно угасают (табл. 18).

Таблица 18

Угашение у собаки условного рефлекса на вид мясного порошка при отсутствии подкрепления едой (по И. П. Павлову)

Время начала одноминутного раздражения	Количество выделившейся слюны на условный раздражитель (мл)	Время начала одноминутного раздражения	Количество выделившейся слюны на условный раздражитель (мл)
11 час. 48 мин.	0,8	12 час. 00 мин.	0,2
11 » 51 »	0,7	12 » 03 »	0,1
11 » 54 »	0,5	12 » 06 »	0,0
11 » 52 »	0,3	12 » 09 »	0,0

Угашение условных рефлексов является *не полным разрывом установившихся временных связей, а лишь их торможением.* Во-первых, после некоторого перерыва угашенные рефлексы самостоятельно постепенно восстанавливаются. Лишь при многократном повторном неподкреплении условного раздражителя безусловным рефлексом угашение становится стойким. Во-вторых, угашенный рефлекс сразу же восстанавливается, если во время действия угашенного условного раздражителя внезапно воздействовать каким-либо сильным посторонним раздражителем. Это явление, связанное с устранением торможения условных рефлексов, возникшим, например, в результате угашения, называется *растормаживанием.*

Если после угашения временные связи восстанавливать, подкрепляя условные раздражители безусловным рефлексом, то при повторных опытах при отсутствии подкрепления условные рефлексы будут угашаться все быстрее и быстрее.

У человека относительно более простые двигательные условные рефлексы могут после перерывов в ряде случаев сохраняться в течение многих месяцев и даже лет. В то же время при воздействии через вторую сигнальную систему угашение ряда компонентов двигательных условных рефлексов может происходить очень быстро, во многих случаях даже после однократной инструкции тренера. Однако весьма прочно зафиксированные двигательные условные рефлексы исчезают не сразу. Так, например, если в результате занятий физической подготовкой или спортом определенный прием выполнения упражнений зафиксировался прочно, то у ряда лиц образовавшиеся условные рефлексы угасают медленно. В таких случаях при переучивании человека, связанном с угашением старых и выработкой новых условных рефлексов, требуется длительная тренировка, чтобы выполнение физического упражнения происходило по новому способу.

Угашение условных рефлексов при неподкреплении их имеет большое биологическое значение, так как при этом устраняются именно те условные раздражители, которые не подкрепляются соответствующими безусловными или условными (при рефлексах высших порядков) раздражителями и потеряли свое значение для приспособления к окружающей среде.

Дифференцировочное торможение. Приспособление организма к условиям окружающей среды характеризуется тончайшим соответствием ответных реакций особенностям раздражения. Это соответствие приобретается благодаря возможности достигать высокой степени дифференцирования (различения) условных раздражителей внешней среды.

Условные рефлексы вначале образуются, как уже указывалось, в генерализованной форме. В дальнейшем происходит процесс дифференцирования, т. е. специализирования, условных раздражителей, связанный с торможением реакции на раздражите-

ли, не подкрепляемые безусловными или ранее выработанными условными рефлексами. Например, при образовании условного рефлекса на тон 1000 герц при первой пробе рефлекс будет обнаруживаться и на более высокие (2500 герц) и более низкие (500 герц) тоны. Но если тон 2500 и 500 герц не подкреплять, рефлекс на них постепенно угаснет.

Дифференцирование простых раздражителей у животных может быть не только не хуже, но даже лучше, чем у человека. Например, у собак можно выработать такие дифференцировки на запахи, которые совершенно недоступны человеку. Собаки прекрасно различают также тонкие оттенки серого цвета, разницу в высоте различных тонов и т. д. Однако при образовании дифференцировок на комплексные раздражения животные не могут идти ни в какое сравнение с человеком. Специальные опыты показали, что если, например, для человека дифференцирование комплекса «шипение — высокий тон — низкий тон — звонок» от комплекса «шипение — низкий тон — высокий тон — звонок» не представляет никаких трудностей и различение возникает после двух-пяти сочетаний, то для собак такая дифференцировка является уже предельной, и для образования ее необходимо было затратить многие месяцы и даже годы работы.

Сложнейшие дифференцировки образуются у человека при действии сигналов второй сигнальной системы. Человек неодинаково реагирует не только на различные слова, но и на интонации речи, на место того или иного слова в предложении, на омонимное * значение одного и того же слова и т. д.

Сложные процессы дифференцирования происходят при образовании двигательных условных рефлексов. Например, при обучении различного рода физическим упражнениям правильное выполнение двигательного акта получает от руководителя положительное подкрепление, а неправильное — отрицательное. Тем самым такого рода словесные подкрепления способствуют дифференцированию правильно и неправильно выполняемых упражнений.

Скорость образования дифференцировок связана с целым рядом факторов: степенью филогенетического и онтогенетического развития организма, индивидуальными особенностями, состоянием нервной системы, характером раздражений, которые необходимо дифференцировать, и т. д. Животные, стоящие на низком уровне филогенетического развития, как правило, образуют сложные дифференцировки с большим трудом, чем животные с более высокоразвитой нервной системой. При онтогенетическом развитии человека в раннем детском возрасте дифференцировки также вырабатываются труднее, чем у взрослых. Большое значение име-

---

* Омонимы — слова, имеющие одинаковое звучание, но несколько смысловых значений (коса, пол и т. д.).

ет и функциональное состояние нервной системы. Например, при резком утомлении, заболеваниях и т. д. у человека дифференцировки вырабатываются труднее, ранее же выработанные могут несколько нарушаться.

Важное значение имеет характер дифференцируемых раздражителей. Раздражители, действующие на различные анализаторы, например свет и звук, запах и прикосновение и т. д., дифференцируются с места, т. е. сразу же при первом применении. Раздражители того же анализатора, но резко отличающиеся друг от друга по своему характеру, например тон 3000 герц и шум, дифференцируются также с места. Раздражители, сходные по своему характеру, например тон 1000 и 2000 герц, требуют для дифференцирования нескольких сочетаний, более же близкие по своему характеру, например тон 1000 и 1100 герц, будут различаться только после значительного числа сочетаний.

В отдельных случаях дифференцирование сложных и вместе с тем близких по характеру раздражений требует огромного труда. Особенно это имеет место в процессе выработки дифференцировок при образовании двигательных рефлексов. Например, для образования дифференцировок в рече-двигательных условных рефлексах, позволяющих говорить без акцента на иностранном языке, необходима большая практика. Большой труд требуется также и при обучении многим видам физических упражнений, когда определенный характер движений, необходимый для достижения максимального результата, нужно отличать от других, близких по форме, но менее эффективных трудовых или спортивных движений.

При наличии внешнего торможения дифференцирование условных раздражителей ухудшается. Поэтому, например, нарушение правильности движений при выполнении физических упражнений в момент действия внешнего торможения объясняется расстройством не только положительных условных рефлексов, но и дифференцировок.

Особым видом дифференцировочного торможения является *условное торможение*. Если новый раздражитель, действующий непосредственно перед хорошо выработанным условным раздражителем, не будет подкрепляться безусловным рефлексом, то он превращается в так называемый условный тормоз. Например, вырабатывается слюноотделительный условный рефлекс на звук ударов метронома. Далее в опыты вводится усложнение. Наряду с раздражением одним метрономом можно применить и новый, более сложный, раздражитель в виде света, непосредственно после которого начинает звучать метроном. Если действие одного метронома всегда подкреплять введением в рот кислоты, а действие последовательной комбинации «свет — метроном» не подкреплять, то свет станет условным тормозом. В этом случае действие одного метронома будет вызывать условный рефлекс; если

же перед метрономом станет действовать свет («свет — метроном»), то рефлекс затормозится.

Условное торможение наблюдается при занятиях физическими упражнениями, в частности спортивными играми, когда запрещается ряд действий, если они происходят в определенной зоне.

Торможение при запаздывании подкрепления условного раздражения безусловным рефлексом. Торможение может развиваться при выработанных условных рефлексах с большим отставанием начала действия условного раздражителя от подкрепления безусловным рефлексом. Удлинение скрытого периода условного рефлекса при таком отставлении основано на развитии торможения в первый период действия условного раздражителя.

Торможение при запаздывании условного рефлекса не возникает сразу, а вырабатывается постепенно. При этом чем сильнее условный раздражитель, тем с большим трудом вырабатывается этот вид торможения. Существенное значение имеет и сила безусловного рефлекса. Например, при повышении возбудимости пищевого центра после голодания происходит растормаживание, и скрытый период условных рефлексов резко уменьшается.

У человека многие условные рефлексы характеризуются наличием запаздывания. Кратковременные явления запаздывания имеют место, например, при командах. Подготовительная часть строевых команд является условным раздражителем, связанным с развитием запаздывания, в то время как исполнительная часть команды служит условным раздражителем, требующим немедленного исполнения.

Охранительное (запредельное) торможение и его значение. Охранительное, или запредельное, торможение, развиваясь в нервных клетках коры больших полушарий и других отделов мозга при действии сверхсильных или хотя бы и обычных, но чрезмерно длительно продолжающихся раздражений, представляет собой защитный механизм, предохраняющий клетки от истощения и способствующий восстановлению их химического состава и нормального функционального состояния. Оно часто наблюдается также при заболеваниях, когда организм подвергается воздействиям, истощающим нервные клетки (ранения, контузии и заболевания нервной системы, отравления, травматические повреждения различных частей тела и др.). Охранительное торможение широко используется в лечебных целях, например в виде лечебного сна.

По своей физиологической природе охранительное торможение может вызываться факторами, связанными как с безусловнорефлекторной, так и с условнорефлекторной деятельностью. Любой сильный фактор, действующий безусловнорефлекторным путем (травмы, резкие и длительные раздражения анализаторов и т. д.), способен вызвать возникновение охранительного торможения.

К этому же состоянию могут приводить и условнорефлекторные раздражители, ранее сочетавшиеся с безусловными раздражителями, вызывавшими состояние охранительного торможения.

Ослабление нервной системы, вызванное утомлением, интоксикацией различными промышленными и другими ядами, болезненным состоянием, травмами и т. д., способствует более легкому возникновению в нервной системе охранительного торможения.

Аналитико-синтетическая деятельность нервных центров. При действии на организм различных раздражителей внешней и внутренней среды кора больших полушарий вместе с подкорковыми центрами осуществляет сложнейшие анализаторные функции. В этом анализе наряду с процессами возбуждения важнейшая роль принадлежит процессам торможения, в частности дифференцировочному, запаздывающему, следовому и др.

Функции анализа в более элементарных его формах свойственны и низшим отделам нервной системы, поскольку даже при наличии одного спинного мозга осуществляются дифференцированные реакции на раздражения. Например, при нанесении раздражений на различные участки кожи лягушки, лишенной головного мозга, можно получить резко отличные друг от друга по характеру ответные движения. Однако анализаторная функция нервной системы достигает высшего совершенства лишь при наличии условнорефлекторных связей, благодаря взаимодействию в нервных центрах головного мозга процессов возбуждения и торможения.

Образование условных рефлексов, дифференцировок и условных тормозов, приурочивание в запаздывающих и следовых рефлексах времени ответной реакции к определенному моменту и т. д. представляют собой проявление анализаторной функции нервных центров. При этом анализаторная функция может достичь исключительно высоких пределов, позволяя дифференцировать тончайшие оттенки световых, звуковых, химических и других раздражителей.

Поскольку в большие полушария головного мозга поступают импульсы от рецепторов всех органов чувств, то кора представляет собой комплекс конечных (центральных) звеньев анализаторов, в котором осуществляется наиболее тонкий и сложный анализ всех влияний внешней и внутренней среды.

Одновременно с анализаторными функциями кора больших полушарий выполняет и функции синтеза. Эти две функции тесно взаимосвязаны. Образование в определенных условиях условных рефлексов на любой раздражитель и возможность возникновения при воздействии любым безусловным раздражителем большого числа различного рода временных связей являются, по И. П. Павлову, выражением широчайших синтетических явлений, осуществляемых корой больших полушарий головного мозга.

Проявлением синтетической деятельности является и то, что условный раздражитель при образовании временных связей сочетается со всеми другими раздражителями той обстановки, при которой вырабатывается рефлекс. Например, условные рефлексы у собаки, образованные в определенной лабораторной обстановке на действие таких раздражителей, как звонок, свет лампочки и др., хорошо проявляются в этой обстановке и могут не обнаруживаться в другой, например на улице, во дворе и т. д. У человека словесные условные рефлексы связаны не только с буквенным составом слов-раздражителей, но и с целым рядом других условий: с интонацией при произнесении этих слов, с лицом, произносящим их, с внешней обстановкой и т. д., т. е. словесные раздражители при образовании временных связей оказываются синтезированными со всей совокупностью условий.

§ 6. Динамика нервных процессов в коре больших полушарий

Процессы возбуждения и торможения в коре больших полушарий весьма динамичны. Оба эти процесса распространяются по коре больших полушарий от одних элементов к другим, непрерывно взаимодействуя друг с другом. Динамика нервных процессов в коре больших полушарий проявляется в виде иррадиации, концентрации, взаимной индукции, функциональной мозаики и образования динамического стереотипа.

Иррадиация и концентрация возбуждения и торможения в коре больших полушарий. Явления иррадиации и концентрации характеризуют динамику процессов, имеющих место при образовании условных рефлексов. Генерализация условных раздражителей, наблюдаемая на первых стадиях образования условных рефлексов и обусловливающая возникновение временных связей для всех сходных по характеру раздражителей, основана на явлениях иррадиации возбуждения. Дальнейшая же специализация условных рефлексов, наступающая при упрочении их после многократного повторения, связана с уменьшением иррадиации и усилением явлений концентрации нервных процессов.

Явления первоначальной генерализации и последующей концентрации условных рефлексов демонстративно проявляются при образовании двигательных навыков. В начальных фазах образования навыка, вследствие наличия генерализации, при движении вовлекается в деятельность значительное число мышц, участие которых не является необходимым. Например, при обучении трудным движениям рукой в результате иррадиации происходит, в особенности у детей, сокращение излишних мышц не только руки и туловища, но даже и лица. В дальнейшем, по мере упрочения условнорефлекторных связей, иррадиация сменяется

концентрацией нервных процессов и использованием в движении только тех мышц, сокращение которых совершенно необходимо для осуществления точно координированного двигательного акта.

Следует отметить, что процессы иррадиации обусловлены не только близким расположением нервных центров, но и функциональными связями, имеющимися между ними. Эти функциональные связи особенно сильно выражены между симметричными нервными центрами. Поэтому при образовании условных рефлексов, связанных с раздражением рефлексогенной зоны какой-либо одной стороны тела, по закону иррадиации аналогичные условные рефлексы могут возникать и в нервных центрах противоположной стороны. Вследствие этого условные рефлексы, образовавшиеся в результате тренировки в работе какой-либо одной рукой и увеличивающие при ее движениях силу, скорость и выносливость, увеличивают также силу, скорость и выносливость при работе симметричной неупражнявшейся рукой (см. гл. XV, § 3).

Мозаика возбужденных и заторможенных пунктов коры больших полушарий при условнорефлекторной деятельности. При любом условном рефлексе повышается по закону иррадиации возбудимость одних корковых центров, а по закону одновременной индукции тормозится деятельность ряда других центров. Таким образом, в каждый данный момент кора больших полушарий представляет собой сложную мозаику из возбужденных и заторможенных пунктов. При этом от одного момента к другому в связи с непрерывным изменением влияний окружающей среды и деятельности организма эта мозаика также все время изменяется.

Динамический стереотип. Различные условные рефлексы, если они повторяются в определенном порядке, формируются в особую систему. Слаженную уравновешенную систему возбудительных и тормозных процессов в нервной системе, обусловливающую протекание сложной системы взаимосвязанных условных рефлексов, И. П. Павлов назвал *функциональной системностью, или динамическим стереотипом.*

Впервые динамический стереотип был описан в лабораториях И. П. Павлова в опытах на собаках. Если у собаки выработать условные рефлексы и дифференцировки при применении раздражителей всегда в одной и той же последовательности, то в течение многих опытов наблюдаются определенные соотношения в величине рефлексов. Например, на первый раздражитель — «сильный звонок» — будет выделяться 10 капель слюны, на второй — «свет» — 5 капель, на третий раздражитель — «метроном» (120 ударов в 1 мин.) — 8 капель, на четвертый раздражитель — «касалка» — 4 капли, на пятый раздражитель — «дифференцировочный метроном» (60 ударов в 1 мин.) — слюноотделения не будет, на шестой раздражитель — «слабый звонок» — выделится 7 капель. Если переменить места некоторых раздражителей после

того, как эта система в последовательности применения раздражителей упрочится, то величина рефлекса будет соответствовать не характеру раздражителя, а месту, на котором он применяется. Например, «сильный звонок», вызывающий на обычном своем (первом) месте слюноотделение в 10 капель, примененный на четвертом месте (вместо «касалки»), вызовет только 4—5 капель. Таким образом, при действии раздражителей в определенной последовательности условные рефлексы образовались в виде определенного динамического стереотипа на весь комплекс раздражителей.

При образовании условных рефлексов во время обучения различным физическим упражнениям также имеет место формирование системы условных рефлексов в виде динамического стереотипа. Например, гимнастические комбинации представляют собой целую систему двигательных условных рефлексов, выполняемых в определенной последовательности, т. е. динамический стереотип. То же самое можно утверждать и в отношении двигательных условных рефлексов при метаниях, прыжках и ряде других физических упражнений.

Однако не каждое физическое упражнение формируется как динамический стереотип. Те виды физических упражнений, которым свойственно использование разнообразных движений в соответствии с поведением противника, например в спортиграх, при фехтовании, борьбе, боксе и т. д., характеризуются отсутствием динамического стереотипа. В этих случаях лишь отдельные сложные элементы двигательных актов могут быть связаны с наличием динамического стереотипа. Двигательный же акт в целом каждый раз совершается в виде особой комбинации, соответствующей данному конкретному случаю.

§ 7. Типы высшей нервной деятельности

Сила, уравновешенность, подвижность нервных процессов и типы нервной системы. Нервные системы как у животных, так и у людей можно классифицировать по их основным чертам: силе возбудительного и тормозного процессов, уравновешенности их между собой и их подвижности. В зависимости от комбинации этих черт И. П. Павлов выделил 4 основных типа высшей нервной деятельности, соответствующих 4 темпераментам, о которых говорил еще Гиппократ (холерик, меланхолик, сангвиник, флегматик).

Сильный неуравновешенный тип (холерический) характеризуется сильными нервными процессами с резко выраженным преобладанием возбуждения. Поэтому этот тип нервной системы И. П. Павлов называет также безудержно-возбудимым.

Сильная уравновешенная нервная система представлена двумя типами — *сильным уравновешенным подвижным (сангвиниче-*

ский) и сильным уравновешенным инертным (флегматический).

Слабый тип (меланхолический) характеризуется легкой тормозимостью даже при самых незначительных внешних влияниях.

Соотношения силы, уравновешенности и подвижности типов нервной системы представлены на приводимой ниже схеме.

Сила нервных процессов	Уравновешенность	Подвижность
Сильный тип	Неуравновешенный с преобладанием процессов возбуждения (холерик)	
	Уравновешенный	Подвижный (сангвиник)
		Инертный (флегматик)
Слабый тип (меланхолик)		

Наряду с описанными основными типами существует целый ряд промежуточных. Кроме того, необходимо считаться с тем, что сильный неуравновешенный тип может обладать то большей, то меньшей подвижностью нервных процессов, а слабый тип характеризуется различными степенями не только подвижности, но и уравновешенности нервных процессов.

У человека при делении на типы можно исходить также из преобладания первой или второй сигнальной системы. Лица, у которых преобладает первая сигнальная система, принадлежат, по И. П. Павлову, к художественному типу. При преобладании второй сигнальной системы — к мыслительному типу. Но при преобладании какой-либо одной из сигнальных систем другая может быть тоже на весьма высоком уровне. Например, многих лиц мыслительного типа в то же время можно отнести и к художественному типу, т. е. у них имеется высокоразвитая первая сигнальная система; лица же с преобладанием черт художественного типа могут обладать исключительно высокоразвитой второй сигнальной системой.

Роль воспитания в формировании типа нервной системы. Тип нервной системы у взрослых организмов обусловлен не только врожденными, но и приобретенными в процессе воспитания свойствами. Например, у животных, воспитываемых в различных условиях, влияние внешней среды проявляется в преобладании тех или других свойств, характеризующих тип нервной системы. Так, если щенят воспитывать в комнатных условиях, предохраняя их от резких воздействий внешней среды, черты слабого тормозного типа являются более выраженными, чем у другой половины щенят того же помета, подвергающихся всем естественным воздействиям жизни на дворе и улице.

У человека, для которого социальная среда служит решающим фактором, определяющим характер высшей нервной деятельности, воспитание приобретает исключительно важное зна-

чение в формировании типа нервной системы. Поэтому теории о неизменности типов нервной системы и обусловленности их только наследственными свойствами не имеют никакого научного обоснования. Тип нервной деятельности, по выражению И. П. Павлова, является как бы «сплавом» наследственных и приобретенных в результате воспитания свойств.

§ 8. Фазовые состояния и нарушение взаимодействия между возбуждением и торможением

Фазовые состояния в центре коры больших полушарий при развитии в них тормозного состояния. При нормальной возбудимости коры больших полушарий раздражители разной силы в различных условиях вызывают условные рефлексы, величина которых уменьшается с ослаблением и увеличивается с усилением интенсивности раздражения. Следовательно, между силой раздражения и величиной условного рефлекса в определенных экспериментальных условиях можно наблюдать закономерную связь, которая при нормальном состоянии нервных центров коры больших полушарий выражается в известной степени соответствия между силой раздражения и величиной ответной условнорефлекторной реакции.

Когда нервные центры коры больших полушарий находятся в состоянии некоторой степени торможения, нормальные соотношения между силой раздражения и величиной ответной реакции нарушаются. При этом наблюдается впервые открытое Н. Е. Введенским на нервно-мышечном препарате состояние парабиоза, которое, как показал И. П. Павлов, при определенных условиях свойственно и коре больших полушарий. Если в ней постепенно развивается торможение, то нормальное состояние сменяется вначале уравнительной фазой, когда сильные, средние и слабые раздражители вызывают условнорефлекторный ответ одинаковой величины, а затем парадоксальной — характеризующейся наибольшей ответной реакцией на слабые и наименьшей — на сильные раздражители.

При большем углублении торможения наступает ультрапарадоксальная фаза, когда условные раздражители любой силы уже не вызывают эффекта, в то время как дифференцировочные раздражители, в обычных условиях приводящие к торможению, в этой фазе приводят к положительному эффекту. Наконец, при еще большем углублении тормозного состояния наступает тормозная фаза (полное торможение), т. е. состояние, при котором никакие раздражители уже не могут вызвать возбуждение.

Знание фазовых состояний дает возможность правильно понять целый ряд особенностей нервной деятельности, в том числе и такие явления, как функциональные расстройства нервной системы (неврозы, гипноз, сновидения и т. д.).

Следует разграничивать физиологическую и физическую силу раздражения. Они могут не совпадать. Физиологическая сила раздражения всегда сочетается со значением для организма того или иного раздражителя, в связи с чем физические факторы могут отступать на второй план, в частности при действии сигналов второй сигнальной системы. Например, слова о важном приятном или неприятном событии, сказанные шепотом, вызывают несравненно большой эффект, чем фраза о безразличных событиях, сказанная громким голосом.

Гипнотический сон. При нормальном сне переход от бодрого состояния к полному торможению происходит быстро, и поэтому уравнительная, парадоксальная и ультрапарадоксальная фазы обычно не улавливаются. *Гипнотический сон* большей частью представляет собой не полное, а частичное торможение. При этом целый ряд нервных центров может находиться в состоянии парадоксальной фазы, когда физиологически более слабые раздражители действуют сильнее, чем сильные.

Явления внушения, наблюдаемые при гипнозе, по И. П. Павлову, объясняются наличием в корковых центрах именно парадоксальной фазы, когда словесный раздражитель будет действовать сильнее, чем реальный, например вид предмета. Вследствие этого предметы воспринимаются в соответствии со словесным, а не реальным раздражением. Например, окно может восприниматься как шкаф или какой-либо другой предмет в соответствии с произведенным словесным внушением.

При слабом естественном сне также могут наблюдаться фазовые состояния, обусловливающие возникновение сновидений. Отрыв в сновидениях от реальной действительности проявляется в разорванности их содержания, в нереальных, фантастических образах и т. д. В частности, при слабом сне неправильно (парадоксально) воспринимаются раздражения внешней и внутренней среды. Например, легкий укол булавкой может восприниматься как борьба с противником, удар кинжалом и т. д.

Во время сна не во всех нервных центрах наблюдается одинаковая степень торможения. И. П. Павлов указывал, что и при естественном сне некоторые центры коры больших полушарий остаются как бы «дежурными» — сохраняется их возбудимость по отношению к специальным раздражителям. Например, крепко спящая мать, не реагирующая на сильные посторонние звуки, моментально просыпается при слабом крике своего ребенка.

Во время гипнотического сна в коре больших полушарий также остаются, как указывал И. П. Павлов, дежурные пункты, связанные с реагированием на голос гипнотизера. Благодаря этому во время сна гипнотизер поддерживает с гипнотизируемым так называемый «рапорт», т. е. речевую связь.

Нарушение нормальных взаимоотношений между возбуждением и торможением. Здоровая

нервная система характеризуется наличием соответствия между процессами возбуждения и торможения, благодаря чему обеспечивается образование условных рефлексов и дифференцировок, их сохранность, правильное соотношение величины ответных реакций в соответствии с физиологической силой раздражителя и т. д.

Однако нормальное соотношение между процессами возбуждения и торможения может нарушиться, и в нервных центрах коры больших полушарий начинают преобладать или процессы возбуждения, или процессы торможения. При преобладании процессов возбуждения нарушаются все условнорефлекторные реакции, связанные с торможением: дифференцировки, условные тормозы, запаздывание и т. д. При преобладании процессов торможения исчезают многие из ранее выработанных условных рефлексов. Наряду с этим при развитии процессов торможения наблюдаются фазовые состояния в виде уравнительной, парадоксальной и ультрапарадоксальной фаз.

Нарушение соответствия между возбуждением и торможением может возникнуть вследствие различных причин: при решении трудных задач (сложные, или тонкие, дифференцировки, переделка установившегося стереотипа раздражителей и т. д.), некоторых заболеваниях и отравлениях, переутомлении и т. д. В одних случаях нарушение этого соответствия проявляется только в отношении условных рефлексов, связанных с каким-либо узким кругом функций организма, в других случаях, при более резко выраженных явлениях, нарушается нормальное течение более широкого диапазона условных рефлексов и дифференцировок. Например, в случае легкой степени перетренированности у спортсмена отмечается лишь незначительное ухудшение результатов выполнения им упражнения (ухудшение скорости бега, точности движений при гимнастических упражнениях и т. д.). При значительной степени перетренированности наряду с ухудшением условнорефлекторных механизмов координации движений могут происходить существенные отклонения от нормы в регуляции вегетативных функций, что проявляется в нарушении сердечной деятельности, ухудшении аппетита, пищеварения, сна и т. д.

Особенно легко подобный «срыв» нервной деятельности возникает у лиц с неуравновешенной нервной системой, т. е. у лиц слабого типа (меланхолик) и сильного типа с преобладанием возбуждения (холерик). Сильный уравновешенный подвижный тип (сангвиник) и сильный уравновешенный инертный тип (флегматик) в этом отношении являются более стойкими.

Для восстановления нормального состояния нервных процессов применяется целый ряд средств, важнейшими из которых являются отдых, облегчение условий работы, перемена обстановки, нормальный сон и питание, прием специальных фармакологических препаратов, например брома, и т. д.

§ 9. Роль высшей нервной деятельности в процессах приспособления организма

Биологическое значение условнорефлекторной деятельности. Образование условных рефлексов имеет огромное биологическое значение, позволяя каждому организму приспособляться к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды. Эти условия могут быть различными не только для отдельных видов животного мира, но и для представителей одного и того же вида. Поэтому кору больших полушарий, имеющую особенно большое значение при образовании условных рефлексов, у высших представителей животного мира следует считать важнейшим органом индивидуального приспособления к условиям существования.

Значение высшей нервной деятельности для физического воспитания. Закономерности высшей нервной деятельности являются одной из естественнонаучных основ теории физического воспитания. Тренировка, развитие силы, выносливости, скорости движений и ловкости основаны на формировании условных рефлексов. По механизму условных рефлексов формируются движения при выполнении физических упражнений, т. е. двигательные навыки. Условнорефлекторные механизмы обусловливают изменения в организме, проявляющиеся в виде так называемого стартового состояния. Нарушением условнорефлекторных связей характеризуются утомление при физических упражнениях и состояние перетренированности. Поэтому знание закономерностей высшей нервной деятельности совершенно необходимо для научного обоснования как теории, так и практики физического воспитания.

Глава XII
АНАЛИЗАТОРЫ

§ 1. Общая характеристика деятельности анализаторов

Понятие об анализаторах. Нервная система воспринимает различные влияния внешней и внутренней среды через специальные образования — *рецепторы.* Импульсы, возникающие при раздражении рецепторов, через центростремительные нервы достигают различных отделов центральной нервной системы и сигнализируют о характере воздействий внешней среды.

Раздел физиологии, изучающий деятельность всех специальных образований — от рецепторов до высших отделов центральной нервной системы, благодаря которым воспринимаются воздействия окружающей организм среды, называется *физиологией органов чувств, или физиологией анализаторов.*

Физиологические процессы, связанные с восприятием воздействий со стороны внешней и внутренней среды, представляют собой лишь часть того сложного физиологического аппарата, который обусловливает восприятие раздражений внешней и внутренней среды. Этот аппарат обязательно включает в себя комплекс центростремительных невронов в различных отделах нервной системы, в том числе проекционные зоны зрения, слуха и других видов чувствительности в коре больших полушарий. Поэтому И. П. Павлов, подчеркивая необходимость учета всех звеньев тех приборов, которые воспринимают раздражения со стороны внешней и внутренней среды, предложил вместо органов чувств назвать их анализаторами. В физиологической литературе используются оба эти термина.

Структура и деятельность анализаторов весьма сложны. Каждый отдельный функциональный элемент анализатора включает в себя: 1) *рецептор*, 2) *первый чувствительный неврон*, расположенный всегда вне центральной нервной системы (межпозвоночные узлы, полулунный, яремный, спиральный и другие ганглии), 3) *второй неврон* — в спинном, продолговатом или среднем мозгу, 4) *третий неврон* — в зрительных буграх или коленчатом теле, 5) *четвертый неврон* — в коре больших полушарий. Кроме этого, деятельность анализаторов связана с невронами, расположенными в ретикулярной формации, мозжечке и некоторых других отделах мозга.

Возбуждение, возникшее в каком-либо одном рецепторе и распространяющееся по нервному волокну соединенного с ним первого неврона, в дальнейшем, начиная со спинного и продолговатого мозга, переключается на ряд невронов и приходит в промежуточный мозг, и далее в кору больших полушарий по огромному числу путей. Регистрация биотоков в коре показывает, что при раздражении какого-либо рецептора возбуждение вначале регистрируется в проекционной зоне данного вида чувствительности (первичный ответ), а спустя миллисекунды или несколько десятков миллисекунд — во всех других зонах коры (вторичный ответ). Поэтому различение раздражения одних рецепторов от раздражения других рецепторов даже того же анализатора обусловлено возникновением в коре больших полушарий сложнейших мозаик возбужденных и заторможенных пунктов, охватывающих как различные отделы коры больших полушарий, так и ряд нижележащих отделов мозга.

Анализ раздражителей свойствен всем звеньям анализатора. *Первичный анализ* происходит на периферии в рецепторах, которые тонко специализированы и реагируют только на строго определенные раздражители среды: рецепторы сетчатки — на свет, рецепторы внутреннего уха — на звуковые колебания и т. д. *Более сложный анализ* осуществляется в спинном мозгу, благодаря чему на тактильные или другие раздражители у спиналь-

ного животного можно получить локальные ответные реакции. *Наиболее сложный анализ* происходит в разных отделах головного мозга, особенно в корковых концах анализаторов, в различных проекционных зонах коры больших полушарий.

Импульсы, поступающие через анализаторы в центральную нервную систему, поддерживают ее тонус на высоком уровне. При выключении у животных хирургическим путем нескольких анализаторов (зрительного, слухового, вестибулярного, обонятельного) тонус нервной системы снижается, и такие животные почти все время спят.

Анализаторы — основной орган информации в организме. Организм человека представляет собой саморегулирующуюся систему. Кибернетика, являющаяся наукой об общих основах управления, огромное значение в саморегулирующихся системах придает восприятию, хранению и переработке информации. Изучением общих механизмов осуществления информации в живом организме, в том числе и организме человека, занимается в первую очередь физиология анализаторов. Информация, полученная различными органами и тканями гуморальным путем — через гормоны, метаболиты и т. д., в процессах регуляции имеет хотя и важное, но все же подчиненное значение, в частности для тонкой регуляции вегетативных и, особенно, двигательных функций.

Сигналы, поступающие в центральную нервную систему через все анализаторы, имеют важное значение для регуляции функций в организме. Эти сигналы в одних случаях вызывают новые реакции, в других — корригируют течение происходящей в данный момент деятельности, в-третьих, оставляют следы, которые используются в последующей деятельности, в ряде случаев спустя значительный период времени — дни, месяцы и годы.

Сигнализацию, исходящую из различных органов во время их деятельности, в настоящее время часто называют термином, взятым из кибернетики,— *«обратные связи»* (Н. Винер, П. К. Анохин, Н. А. Бернштейн и др.). Благодаря обратным связям, осуществляемым через анализаторы, центральная нервная система непрерывно оповещается о характере выполняемой двигательной или вегетативной функции, что используется как для коррекции продолжающейся, так и для улучшения последующей деятельности. Путем обратных связей может поступать информация не только с периферии в нервные центры, но и от нервных центров на периферию (например, для регуляции чувствительности рецепторов, в том числе мышечных веретен). Искусственное выключение важных для данной деятельности обратных связей резко ухудшает и даже исключает возможность выполнения многих действий, в том числе и при спортивных упражнениях.

Недостаточность информации, получаемой через анализаторы обычным путем, в целом ряде случаев в той или иной мере

компенсируется различного рода приборами — микроскопом, тензометром, рапидной киносъемкой и др. Микроскоп позволяет видеть объекты, которые в тысячи раз меньше различаемых простым глазом, тензометр — определять ничтожные величины давления, рапидная киносъемка — выявить особенности последовательности движений в микроинтервалах времени и т. д.

Уточнение и увеличение информации при ее недостаточности имеет при обучении и в дальнейшем при осуществлении движений огромное значение, в частности в спорте. Дополнительная информация о параметрах движения, получаемая путем использования специальных приборов (сигнализация о переходе скорохода от спортивной ходьбы к бегу, о соответствии бега заданной скорости, о продолжительности различных элементов движения при плавании, о параметрах маховых движений в гимнастике и т. д.), является важным критерием для улучшения техники спортивных движений (В. С. Фарфель). При этом в практике тренировки весьма важно, чтобы информация воспринималась спортсменом срочно, т. е. в момент самого движения, или же сообщалась ему сразу же после выполнения упражнения.

Классификация анализаторов. Все анализаторы в зависимости от характера раздражителей можно разделить на несколько групп, реагирующих на следующие виды раздражений: 1) *механические* — тактильный, болевой, проприоцептивный (двигательный), вестибулярный, барорецептивный в полостях и сосудах (вид интерорецептивного или висцерального анализатора), 2) *химические* — вкусовой, обонятельный и хеморецептивный отделы висцерального анализатора в сосудах, в пищеварительном тракте и в других органах, 3) *световые* — зрительный анализатор, 4) *звуковые* — слуховой анализатор и 5) *температурные* — температурный анализатор.

По среде, из которой воспринимаются раздражения, анализаторы делятся на две главные группы: 1) *внешние анализаторы*, воспринимающие раздражения со стороны внешней среды, и 2) *внутренние анализаторы*, воспринимающие раздражения со стороны внутренней среды организма.

К внешним анализаторам принадлежат: *зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой и осязательный, или тактильный.* К внутренним анализаторам — *химический* (реагирующий на изменения химического состава крови и тканей), *барорецептивный* (реагирующий на изменение давления в полостях и сосудах). Некоторые анализаторы — *температурный, болевой, вестибулярный и двигательный* — могут возбуждаться при действии раздражителей как внешней, так и внутренней среды. Например, наряду с температурными рецепторами на коже, реагирующими преимущественно на изменение температуры внешней среды, имеются температурные рецепторы внутри тканей и органов, функционирующие в связи с изменениями температуры внутри

организма. Как на поверхности кожи, так и во внутренних органах расположены болевые рецепторы. Рецепторы вестибулярного и двигательного анализаторов также могут возбуждаться как при действии внешних сил, так и во время перемещения всего тела или его отдельных частей в связи с сокращениями различных мышечных групп.

Пороги раздражения. Важнейшей особенностью рецепторов всех анализаторов является высокая чувствительность их к специальным раздражителям. В то время как общие раздражители, действующие на ряд анализаторов (электрический ток, давление, изменения температуры и т. д.), вызывают эффект только при значительной силе воздействия; при адекватном раздражении соответствующие рецепторы возбуждаются при минимальной энергии соответствующего агента. Например, в зрительном анализаторе возбуждение может возникнуть при действии световой энергии, равной $2{,}5 \cdot 10^{-10}$ эрг/сек. Для того чтобы 1 мл воды нагреть на 1°С, нужно эту энергию накапливать в течение 60 тыс. лет. В звуковом анализаторе порог раздражения может быть еще меньшим — $1{,}6 \cdot 10^{-11}$ эрг/сек. Некоторые химические вещества при действии на обонятельный анализатор также распознаются при весьма малых концетрациях: ацетон — $0{,}4 \cdot 10^{-8}$ г/мл, камфора — $1{,}6 \cdot 10^{-11}$ г/мл.

Пороги раздражения анализаторов не являются постоянной величиной и в связи с изменениями состояния нервной системы могут значительно колебаться в сторону как увеличения, так и уменьшения. Например, при известной степени заторможенности нервной системы, наблюдаемой сразу же после сна или в состоянии значительного утомления после работы в вечернее время, пороги раздражения анализаторов увеличиваются. Наоборот, если нервные центры того или другого анализатора находятся в состоянии повышенной возбудимости, пороги раздражения уменьшаются.

Наряду с *абсолютными порогами,* характеризующимися минимальной энергией, при которых возникает возбуждение, в физиологии, в том числе в физиологии спорта, часто исследуют *дифференциальные, или разностные, пороги.* Дифференциальным порогом называется минимальная разница между двумя интенсивностями раздражения, которая еще воспринимается организмом. Такими порогами является минимальная разница между различными интенсивностями света, цветовыми оттенками, величиной объектов, высотой звуков, углами движений в суставе, скоростью передвижений и т. д.

Адаптация. Характерным свойством деятельности анализаторов является их адаптация (adaptatio — приспособление), т. е. свойство приспосабливаться к интенсивности действия раздражителя. При воздействиях значительной интенсивности возбудимость анализаторов уменьшается, т. е. пороги раздраже-

ния увеличиваются; при действии раздражителей малой интенсивности возбудимость возрастает, т. е. пороги уменьшаются.

Адаптация является процессом, развивающимся на протяжении некоторого времени — от десятков секунд (при переходе от темноты к дневному свету) до десятков минут (при переходе от яркого света к темноте).

В некоторых случаях в результате адаптации раздражители полностью перестают восприниматься. Например, после длительного пребывания в комнате не ощущаются запахи, хорошо различавшиеся при входе в нее. Явления адаптации характеризуются известной степенью специализации. Так, при адаптации к действию сильных, очень высоких тонов сохраняется достаточно хорошая чувствительность к низким тонам.

Физиологическое значение адаптации во всех анализаторах заключается в установлении для эффективной работы центральной нервной системы оптимального количества поступающих сигналов. Например, в темноте повышение чувствительности зрительного анализатора увеличивает эффект поступающих зрительных сигналов, благодаря чему улучшается видимость предметов в условиях пониженной освещенности. Наоборот, в светлом помещении вследствие снижения чувствительности рецепторов эта сигнализация уменьшается.

Пороги чувствительности анализаторов связаны с изменениями возбудимости, наблюдаемыми во всех звеньях анализатора — как периферических (рецепторы), так и центральных.

Иррадиация и индукция. Возбуждение, возникающее в отдельных нервных клетках анализатора, может иррадиировать (irradiare — сиять), т. е. распространяться на другие нервные клетки того же анализатора (см. рис. 64).

Явления иррадиации, свойственные всем анализаторам, весьма демонстративно проявляются в зрительном анализаторе при наблюдении за величиной и формой солнца. Если смотреть через сильно закопченные стекла на солнце, оно кажется круглым пятном определенного размера с точно очерченными краями. В том случае, когда постепенно уменьшается степень закопченности, солнце утрачивает свою правильную круглую форму, причем кажется, что оно приобретает расплывчатость своих краев и размеры его как бы сильно увеличиваются.

Сущность *одновременной индукции* в физиологических явлениях при деятельности анализаторов заключается в том, что возбуждение корковых клеток каких-либо одних функциональных элементов анализатора одновременно вызывает торможение соседних или взаимосвязанных корковых клеток других функциональных элементов того же анализатора.

Одновременная индукция является процессом, противоположным иррадиации. Если иррадиация содействует распространению на соседние нервные клетки того же самого процесса (возбужде-

ния или торможения), то одновременная индукция вызывает в них процесс с обратным знаком (см. рис. 64).

Последовательная индукция состоит в том, что после прекращения возбуждения в нервных центрах развивается процесс торможения, а после прекращения торможения — процесс возбуждения.

Явления последовательной индукции можно наблюдать, например, при деятельности зрительного анализатора. Если в течение 10—15 сек. смотреть на черный квадрат на белом фоне, затем перевести взор и фиксировать точку на другом белом фоне, то спустя 1—3 сек. (скрытый, или латентный, период) вместо черного квадрата будет в течение некоторого времени (обычно 5—15 сек.) виден белый квадрат, кажущийся значительно светлее фона. При демонстрации белого квадрата на черном фоне последовательная индукция проявляется в появлении на черном фоне еще более черного квадрата.

Процессы одновременной и последовательной индукции лежат в основе явлений контраста, наблюдаемого при деятельности различных анализаторов.

Следовые процессы в анализаторах. Физиологические процессы, протекающие в анализаторах, не заканчиваются с моментом прекращения раздражения, а продолжаются еще некоторое время в виде положительных и отрицательных следовых явлений. Следовые процессы имеют большое практическое значение. Например, наличие положительных следов при раздражении зрительного анализатора дает возможность слитно воспринимать раздельные кадры изображений в кинофильмах.

Положительные следовые процессы по своему характеру аналогичны процессам при действии раздражителя, являясь непосредственным продолжением их. Они обычно длятся короткое время и сменяются отрицательными следовыми явлениями, характеризующимися нервными процессами, противоположными тем, которые имеют место при действии непосредственного раздражителя. *Отрицательные следовые явления* возникают спустя некоторое время после прекращения действия раздражителя и обычно являются более длительными, чем положительные следы.

Взаимодействие анализаторов. Все анализаторы функционируют не изолированно, а во взаимосвязи, в непрерывном взаимодействии друг с другом. Явления иррадиации, индукции, генерализации и дифференцирования, без которых не может происходить деятельность ни одного из анализаторов, являются одним из многочисленных примеров этого взаимодействия.

Различного рода раздражения, впервые воздействующие на организм, вначале воспринимаются в генерализованной форме. Например, при прикосновении к спине двумя ножками циркуля, вследствие наличия значительной иррадиации возбудительного процесса, различение двойного прикосновения и одиночного

происходит у разных лиц при расстоянии 60—100 мм. После тренировки, когда явления иррадиации уменьшаются и усиливаются процессы одновременной индукции, точность дифференциации раздражителей по месту возрастает, и это расстояние уменьшается.

Любое различие по месту раздражения в тактильном, температурном, болевом, зрительном и других анализаторах происходит при наличии *взаимодействия между отдельными функциональными элементами в этом анализаторе.* На взаимодействии между различными функциональными элементами одного и того же анализатора основаны различение формы, цвета и расположения предметов в пространстве — в зрительном анализаторе, различение направления к источнику звука — в слуховом и т. д.

Взаимодействие при функционировании органов чувств происходит и между различными анализаторами. Воздействия внешней среды на организм, как правило, воспринимаются не одним, а несколькими анализаторами, взаимодействующими друг с другом. Например, при введении пищи в рот одновременно раздражаются вкусовой, тактильный и температурный, а иногда и обонятельный анализаторы. При прикосновении какого-либо предмета к коже одновременно раздражаются тактильный и температурный анализаторы, причем если раздражитель виден, то при этом участвует зрительный анализатор.

Ленинская теория отражения и деятельность анализаторов (органов чувств). Изучение анализаторов стоит в теснейшей связи с вопросами марксистско-ленинской методологии. Органы чувств, или анализаторы, представляют собой тот материальный субстрат, который совершенно необходим для возникновения ощущений.

В. И. Ленин указывал, что ощущение, т. е. образы внешнего мира, существуют в нас, порождаемые действием вещей на наши органы чувств, и что они представляют собой отражение вещей внешнего мира. Ощущения, по В. И. Ленину, являются не знаками, символами или иероглифами, а именно копиями отображаемых предметов. Знаки, символы, иероглифы, являясь условными обозначениями, не предполагают необходимости соответствия с реальным объектом. Копии же всегда характеризуют обязательное сходство с изображаемым объектом, т. е. с объективной, существующей вне нас, реальностью. Критерий истины — практика — подтверждает это.

Однако у человека процесс познания объектов внешнего мира не ограничивается лишь просто ощущениями. Последние находятся в неразрывной связи с мышлением. Познание, по В. И. Ленину, есть отражение человеком природы. Но это не простое, не непосредственное отражение, а процесс ряда абстракций, формирования, образования понятий, законов.

Таким образом, путь познания человеком истины, как указы-

вает В. И. Ленин, идет от чувственного созерцания к абстрактному мышлению и от мышления к практике. Практика, непрерывно проверяющая правильность отражения в нашем сознании объективной реальности, приобретает еще большее значение в процессе преднамеренного воздействия на внешнюю природу, имеющего место только у человека. При этом человек использует не только личную практику, полученную в индивидуальном опыте, но и всю ту практику, которая обусловлена общественно-историческим развитием человечества. Поэтому органы чувств (анализаторы) человека отражают внешний мир глубже и полнее, чем органы чувств животных.

§ 2. Зрительный анализатор

Важнейшим из анализаторов, воспринимающих воздействия со стороны находящихся на различных расстояниях объектов внешней среды, является зрительный.

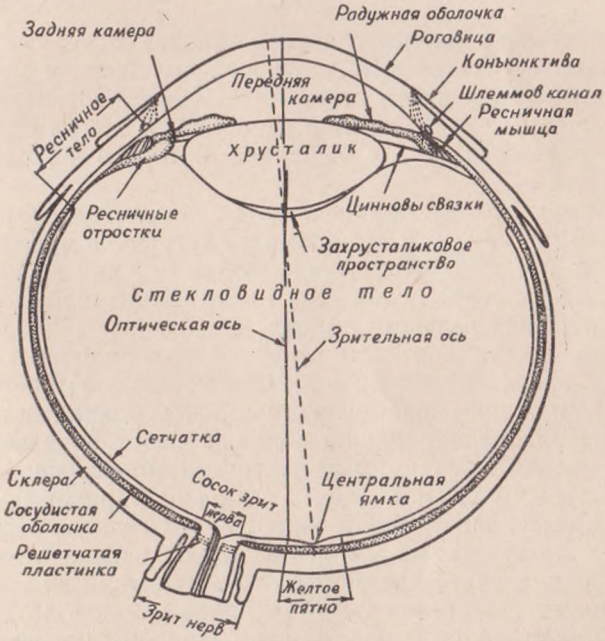


Рис. 82. Схема строения глаза человека

Общие сведения о строении глаза. Глазное яблоко (рис. 82) расположено в полости глазницы и имеет шаровидную форму. Стенки его включают три оболочки. *Наружная оболочка глаза* спереди состоит из роговицы, переходящей в склеру, или

белочную оболочку. *Следующая оболочка глаза называется сосудистой,* она на переднем полюсе глаза переходит в ресничное тело и радужную оболочку. *Внутренней оболочкой является сетчатая (сетчатка),* в которой расположены рецепторы зрительного анализатора — палочки и колбочки.

Светопроводящие среды глаза состоят из прозрачных образований: роговицы, влаги передней камеры, хрусталика и стекловидного тела.

Между передней камерой и хрусталиком расположена *радужка (радужная оболочка),* окрашенная у различных людей в разные цвета. Цвет глаз обусловлен окраской радужки, просвечивающей через бесцветную, совершенно прозрачную роговицу. В середине радужки имеется отверстие — зрачок, — через которое световые лучи падают на хрусталик.

Хрусталик со всех сторон охвачен связкой, прикрепляющейся к ресничному телу. Основную массу ресничного тела составляют мышечные волокна (ресничная мышца), при сокращении которых ослабляется натяжение *ресничной (цинновой, цилиарной) связки.*

Вблизи заднего полюса глазного яблока, несколько внутрь от него, находится слепое пятно. Оно расположено у места входа зрительного нерва и в нем отсутствуют светочувствительные элементы. У самого заднего полюса расположен слегка углубленный участок — *желтое пятно,* в середине которого находится *центральная ямка.*

К глазному яблоку прикрепляются *наружные глазные мышцы:* верхняя прямая, нижняя прямая, внутренняя прямая, наружная прямая, верхняя косая (блоковая) и нижняя косая. Различные комбинации сокращений этих мышц обеспечивают все разнообразие движения глазного яблока.

Роговица и передняя часть белочной оболочки покрыты тонкой прозрачной слизистой оболочкой (конъюнктивой), переходящей на веки. Веки являются защитными приспособлениями глаза, способствующими предохранению конъюнктив от повреждения при соприкосновении с различными внешними объектами.

Преломляющий аппарат глаза. Преломляющие среды глаза представляют собой сложную оптическую систему, позволяющую получать на сетчатке глаза четкое изображение (в уменьшенном виде) предметов окружающего мира.

При переходе световых лучей из одной среды в другую происходит их преломление — рефракция. Лучи, падающие перпендикулярно поверхности преломляющей среды, распространяются в ней без преломления. Если же на правильную сферическую поверхность падает пучок параллельных световых лучей, то проходят прямо только те лучи, которые падают перпендикулярно к поверхности линзы, все же остальные преломляются и сходятся в одной точке. Такая точка, в которой сходятся параллельные

световые лучи, называется фокусной точкой, или фокусом (рис. 83).

Преломляющая сила оптических линз измеряется диоптриями (D) и рассчитывается по формуле: $D=\frac{1}{f}$, где f (фокусное расстояние) выражено в метрах.

В человеческом глазе фокусное расстояние равно примерно 1,7 см, т. е. 0,017 м. Следовательно, для получения фокусного

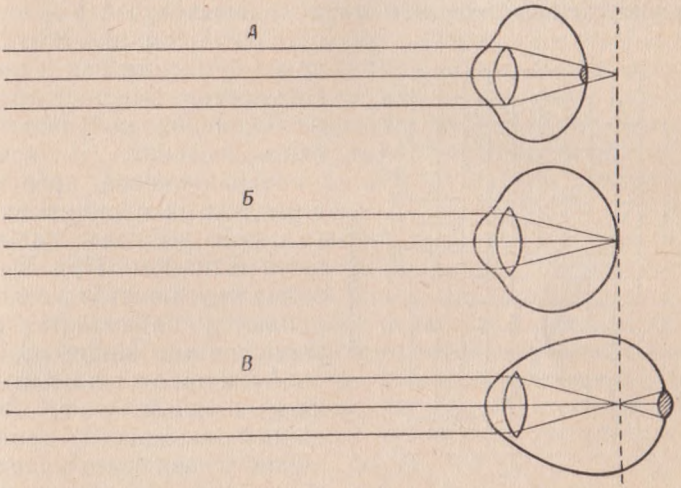


Рис. 83. Схема преломления лучей в дальнозорком (*А*), нормальном (*Б*) и близоруком (*В*) глазе

изображения на сетчатке при падении параллельных лучей требуется преломляющая сила около 58,7 диоптрий $\left(\frac{1}{0{,}017}\right)$.

Основными преломляющими средами глаза являются роговица и хрусталик. В нормальном глазе при наблюдении объектов, находящихся на расстоянии свыше 5 м, примерно $^2/_3$ преломляющей силы глаза принадлежит роговице и $^1/_3$ — хрусталику.

Рефракция глаза. Для того чтобы при преломлении параллельных световых лучей получить на сетчатке схождение этих лучей в фокусе, необходимо соответствие суммарной преломляющей силы всех сред глаза его длиннику.

Нормальная (эмметропическая) рефракция характеризуется таким преломлением параллельных лучей, когда длинник глаза полностью соответствует рефракции и фокус оказывается именно на сетчатке (см. рис. 83). Это обеспечивает ясное изображение на сетчатке видимых объектов.

Близорукая (миопическая) рефракция возникает обычно в результате врожденного удлинения глаза в передне-заднем направ-

лении. При этом вследствие наличия большей преломляющей силы, чем это требуется для данной длины глаза, фокусное изображение при преломлении параллельных лучей получается перед сетчаткой (см. рис. 83). На сетчатке вместо точечного изображения возникает круг светорассеяния — тем больший, чем сильнее близорукость.

Дальнозоркая (гиперметропическая) рефракция наблюдается обычно при укорочении длинника глаза. Она обусловливается недостаточностью преломляющей силы для данной длины глаза и характеризуется схождением параллельных лучей в фокусе за сетчаткой (см. рис. 83). На сетчатке при этом, как и при близорукости, вместо точечного изображения получается круг светорассеяния.

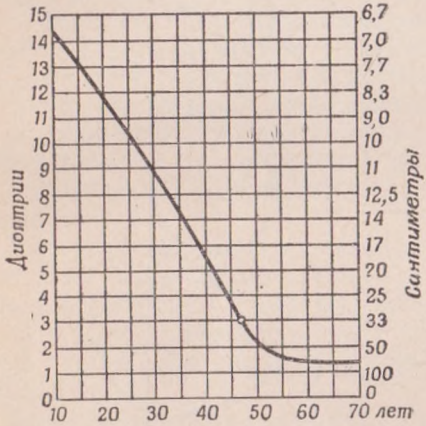


Рис. 84. Уменьшение аккомодации глаза (в диоптриях) и удаление ближайшей точки ясного видения (в см) в связи с возрастом

Неодинаковое преломление в различных меридианах одного и того же глаза называется астигматизмом. При астигматизме круги светорассеяния получаются на сетчатке в виде эллипсов или линии.

Аккомодация и зрачковый рефлекс. Аккомодацией называется приспособление глаза к получению фокусного изображения на сетчатке видимых объектов путем изменения преломляющей силы хрусталика.

При нормальной (эмметропической) рефракции и отсутствии аккомодации световые лучи, идущие к глазу от какой-либо точки внешнего мира, сходятся на сетчатке лишь в том случае, если они параллельны (см. рис. 83). Все расходящиеся лучи, например от точек близко расположенных объектов, будут сходиться, согласно законам физики, за пределами сетчатки. При наличии аккомодации, благодаря изменению кривизны хрусталика, фокусное изображение на сетчатке получается и для близко расположенных объектов. Это делает возможным отчетливое видение как удаленных, так и близких объектов.

Физиологический механизм аккомодации состоит в следующем. Хрусталик представляет собой эластическое тело, заключенное в прозрачную капсулу. К этой капсуле прикреплена опоясывающая весь хрусталик ресничная (циннова) связка, которая, растягивая капсулу, придает хрусталику чечевицеобразную форму. Однако если натяжение ресничной связки уменьшить, то хру-

сталик в силу своей эластичности сразу же примет более выпуклую форму. Если же хрусталик становится более выпуклым, то радиус его кривизны уменьшается, преломляющая же сила увеличивается.

Ресничная мышца прикрепляется к ресничной связке таким образом, что сокращение ее ослабляет натяжение этой связки. Вследствие этого уменьшается растяжение капсулы хрусталика, и он становится более выпуклым.

Практически степень сокращения аккомодационной (ресничной) мышцы, а следовательно, и увеличение кривизны хрусталика соответствуют расстоянию, на котором находится рассматриваемый предмет. Благодаря этому человек может ясно видеть предметы, находящиеся как на далеком расстоянии, так и на близком.

Важнейшей особенностью аккомодации является уменьшение ее с возрастом. Это объясняется тем, что хрусталик, как и другие эластические образования, с возрастом все больше и больше утрачивает свою эластичность. Поэтому если в молодом возрасте изменения его кривизны могут увеличивать преломляющую силу до 10—15 диоптрий, то в возрасте свыше 40 лет это изменение преломляющей силы хрусталика при аккомодации уменьшается настолько (рис. 84), что для чтения и работы с мелкими объектами на близком расстоянии требуется пользование очками.

Невозможность различения на близком расстоянии мелких объектов, наступающая в результате уменьшения эластичности хрусталика (обычно после 40 лет), называется *пресбиопией, или старческой дальнозоркостью.*

Аккомодация представляет собой рефлекторный процесс. Центробежными нервами для осуществления рефлекторной аккомодации глаза являются волокна глазодвигательного нерва, иннервирующие ресничную мышцу.

Зрачок представляет собой отверстие в радужной оболочке (радужке). В толще ее заложены гладкие мышечные волокна двух родов — круговые (циркулярные) и радиальные. При сокращении циркулярных мышечных волокон, иннервируемых парасимпатическими нервными волокнами глазодвигательного нерва, зрачок суживается. При сокращении радиальных мышечных волокон, иннервируемых симпатическим нервом, происходит расширение зрачка. Величина зрачка регулируется рефлекторным путем. Свет, действуя на рецепторы зрительного анализатора, приводит к сужению зрачка, в темноте же происходит расширение его.

Составные элементы зрительного анализатора и их локализация. Рецепторы зрительного анализатора — палочки и колбочки,— соединенные с волокнами первых нейронов зрительного анализатора, находятся в сетчатке. В ней расположены также и нервные клетки — первый и второй нейроны зрительного анализатора (рис. 85). Нервные волокна второго

неврона в составе зрительного нерва покидают глазное яблоко и направляются к зрительным буграм промежуточного мозга, где расположен третий неврон зрительного анализатора. Нервное волокно третьего неврона направляется в кору больших полушарий, в затылочной доле которой расположен четвертый, последний, неврон зрительного анализатора.

Основная масса колбочек сосредоточена в желтом пятне, причем в центральной ямке этого пятна имеются только колбочки (центральное зрение). Чем дальше участок сетчатки отстоит от центральной ямки, тем меньше колбочек он содержит. Палочки занимают всю основную массу сетчатки, за исключением центральной ямки. Они обеспечивают так называемое периферическое зрение.

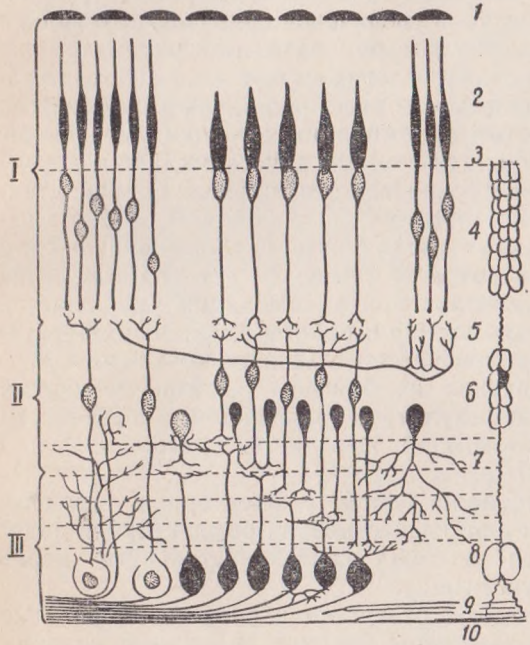


Рис. 85. Строение сетчатки:

I, II, III — первый, второй и третий невроны; *1* — пигментный слой, прилежащий к сетчатке; *2* — слой палочек и колбочек; *3* — наружная пограничная перепонка; *4* — внешний зернистый слой; *5* — внешний межзернистый слой; *6* — внутренний зернистый слой; *7* — внутренний межзернистый слой; *8* — ганглиозные клетки зрительного нерва; *9* — волокна зрительного нерва; *10* — внутренняя пограничная перепонка

В месте входа в сетчатку зрительного нерва — в слепом пятне (см. рис. 82) — нет светочувствительных элементов: ни палочек, ни колбочек. Проецируемое на его месте изображение какого-либо объекта не может быть воспринято.

Адаптация к свету и темноте. При снижении освещенности чувствительность зрительного анализатора возрастает, при увеличении освещенности — уменьшается. Снижение чувствительности при увеличении интенсивности освещенности называется световой адаптацией. Увеличение чувствительности при уменьшении освещенности называется темновой адаптацией. При переходе от сильной освещенности в полную темноту чувствительность зрительного анализатора возрастает в десятки и даже сотни тысяч раз. При этом повышение чувствительности, выраженное слабо в первые

секунды после перехода в темноту, продолжает в дальнейшем нарастать, приближаясь к максимуму только после пребывания в обстановке темноты в течение нескольких десятков минут. Поэтому человек, попадая из ярко освещенного в слабо освещенное место (например, после входа в кинозал, в котором уже демонстрируется фильм), вначале совершенно не различает окружающие предметы, которые спустя несколько десятков секунд или минуту становятся хорошо различимыми.

При переходе из темноты к свету падение чувствительности происходит значительно быстрее, и этот процесс в условиях высокой освещенности, например при обычном дневном уличном свете, заканчивается в течение 1—2 мин.

При некоторых заболеваниях и при отсутствии или недостатке в пище витамина А у человека ухудшается возбудимость палочек сетчатки. Вследствие этого люди, страдающие *авитаминозом или гиповитаминозом А,* теряют способность видеть в условиях ночной освещенности *(куриная слепота).*

Поле и острота зрения. Полем зрения называют границы видимого пространства при неподвижном состоянии глазного яблока. Величина поля зрения для белого цвета в обычных условиях ограничивается стенками глазницы, затрудняющими доступ световым лучам, падающим с различных сторон окружающего пространства на зрачок. В среднем размеры поля зрения для белого цвета распространяются: к наружной стороне — на 90°, к внутренней — на 65°, кверху — на 65°, книзу — на 75°. Уменьшение поля зрения к внутренней и верхней сторонам объясняется ограничениями доступа световых лучей, создаваемыми носом и верхней стенкой орбиты.

Поле зрения для цветных объектов значительно меньше, чем для объектов белого цвета. Это объясняется тем, что цветные объекты воспринимаются только колбочками, которые на периферии сетчатки отсутствуют.

Остротой зрения называется минимальный угол, при котором еще можно видеть раздельно две точки. У большинства людей острота зрения достигает 30—40 угловых секунд. Границей нормальной остроты зрения является 1 угловая минута. В специальных таблицах, применяемых для исследования, острота зрения, оцениваемая единицей, обозначает остроту зрения в 1 угловую минуту. Острота зрения 0,5 соответствует 2 угловым минутам, а острота зрения 0,1—10 угловым минутам. Чем дальше удален пункт сетчатки от середины центральной ямки, тем ниже острота зрения, которая на крайних пунктах сетчатки ухудшается в сотни раз. Палочки, расположенные на периферии сетчатки, сигнализируют о появлении в поле зрения новых или об исчезновении ранее наблюдавшихся объектов. В результате возникает движение головы и глаз, благодаря чему соответствующие объекты начинают проецироваться в центральной ямке, что обеспечивает

максимальное различение. Вследствие этого элементы анализатора, связанные с рецепторами в центральной ямке, называют анализатором различения, а элементы, связанные с периферией сетчатки,— анализатором движения. Такие физические упражнения, как спортивные игры с мячом, при выключении периферического зрения практически использовать очень трудно, так как объект игры непрерывно исчезает из поля зрения и становится видимым только в отдельные моменты. Резко затрудняются также при выключении периферического зрения движения при слаломе и ряде других физических упражнений (А. Н. Крестовников).

Когда световые лучи попадают в глаз не из воздушной, а непосредственно из водной среды, роговица, коэффициент преломления которой (1,376) близок к коэффициенту преломления воды (1,333), теряет почти всю свою преломляющую силу. Вследствие этого под водой нормальный глаз становится подобен глазу с огромной гиперметропией. Поэтому в воде, например при нырянии, острота зрения резко (до 200 раз) уменьшается. При нырянии человек хорошо видит свои пальцы, угловая величина толщины которых больше чем в тысячу раз превосходит остроту зрения. Вместе с тем складки на сгибах пальцев, угловая величина которых превосходит остроту зрения менее чем в 200 раз, совершенно перестают различаться. Наличие маски в водолазных аппаратах и аквалангах предохраняет глаз от непосредственного соприкосновения с водой. Поэтому в данных условиях под водой сохраняется нормальная острота зрения.

Цветоразличение. Восприятие цветности обусловлено колбочковым аппаратом сетчатки, т. е. центральным зрением, и при функционировании только одних палочек, например в темноте, цвета не различаются человеком.

Рецепторы глаза человека в обычных условиях могут возбуждаться при действии световых лучей с длиной волны примерно от 400 до 800 мк. Лучи с длиной волны менее 400 мк (ультрафиолетовые) и лучи с длиной волны более 800 мк (инфракрасные) не воспринимаются рецепторами зрительного анализатора.

Каждый цвет характеризуется цветностью, насыщенностью и яркостью. *Цветностью* называется то, что отличает цветной объект — красный, синий, голубой, зеленый и т. д. — от белого цвета. *Насыщенность* цвета характеризуется степенью примеси к нему белого цвета. *Яркость* определяется степенью излучения. Спектральные цвета далеко не выявляют всего богатства цветовых оттенков, наблюдаемых в природе. Путем изменения насыщенности и яркости одного и того же спектрального цвета можно получить свыше тысячи различных цветовых оттенков.

Если смешивать вместе два или несколько каких-либо цветов, то получается новый цвет, отличающийся от смешиваемых компонентов. В некоторых случаях при смешении двух цветов полу-

чается белый (серый) цвет. Все пары цветов, при смешении дающие белый (серый) цвет (например, желтый и синий, красный и голубовато-зеленый, зеленый и пурпурный и др.), называются дополнительными.

О природе цветового зрения М. В. Ломоносов высказал в 1757 г. предположение, что различение цветов основано на наличии в глазу трех родов приемников, неодинаково реагирующих на различный состав света. В дальнейшем трехкомпонентная теория зрения была обоснована исследованиями Гельмгольца.

Сущность трехкомпонентной теории цветового зрения трактуется следующим образом. В сетчатке имеется три рода *приемников (рецепторов)*, из которых *красновоспринимающие* больше всего возбуждаются длинноволновой частью видимого спектра, *зеленовоспринимающие* — средневолновой частью спектра, *фиолетововоспринимающие* — коротковолновой частью спектра (рис. 86). При этом при изолированном действии волн различной длины получаются разные степени возбуждения этих трех приемников. Вследствие этого каждая длина волны воспринимается как особый цвет.

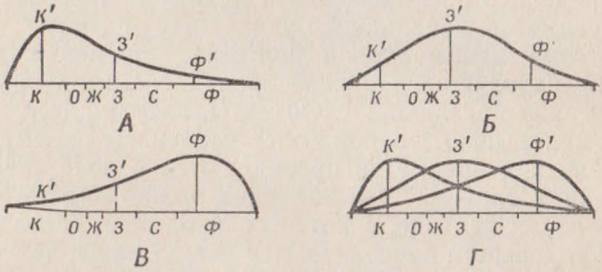


Рис. 86. Схема возбуждения при цветном зрении различными длинами волн трех родов приемников света. Буквы под линией оси абсцисс обозначают цвета спектра (*К* — красный, *О* — оранжевый и т. д.). *А, Б, В* — раздельные схемы возбуждения трех родов приемников света; *Г* — совместная схема для всех приемников

В том случае, когда одновременно примерно в одинаковой степени возбуждаются все три рода приемников, возникает ощущение белого цвета. Это имеет место как при действии световых лучей, содержащих все длины волн видимого спектра (солнечный свет, свет от электрической лампочки, свет, отражаемый белой бумагой, и т. д.), так и при одновременном действии дополнительных цветов. Дополнительные цвета характеризуются тем, что они при смешении возбуждают примерно в одинаковой степени приемники всех трех родов.

Если у человека отсутствует какой-либо один из трех видов приемников света, то восприятие цвета нарушается. Обычно в

сетчатке глаза отсутствуют или красновоспринимающие, или зеленовоспринимающие приемники. Такие лица являются цветослепыми и не могут отличить красный от зеленого цвета.

Восприятие пространства. Зрительное восприятие человеком пространства основано на целом ряде физиологических механизмов.

Большое значение в восприятии пространства принадлежит *глубинному зрению,* которое может осуществляться как монокулярно (monos — один, oculus — глаз), так и бинокулярно (bi — приставка, указывающая на наличие двух объектов). Благодаря наличию глубинного зрения человек с большой точностью может определить расположение в видимом пространстве различных предметов, неодинаково удаленных от глаза.

При монокулярном зрении большая или меньшая глубина (удаление) находящихся в поле зрения объектов определяется по целому ряду признаков: 1. Объекты, находящиеся ближе, заслоняют (прикрывают) собой более удаленные предметы. 2. Основания близких предметов проецируются в поле зрения ниже, чем основания дальних. Это наглядно можно видеть на каждой фотографии или картине, в которых, например, основания близких стволов деревьев располагаются всегда ниже, чем основания дальних. 3. Более близкие предметы проецируются на сетчатке крупнее, чем дальние. На этом в практике основано глазомерное определение удаления предмета путем сравнения величины изображения какого-либо известного объекта (человека, дерева и т. д.) с величиной изображения другого объекта, находящегося перед глазом на расстоянии вытянутой руки. 4. Далеко расположенные предметы в отличие от близко расположенных объектов видны менее отчетливо («в дымке»). 5. Цвета далеко расположенных объектов постепенно теряют свою насыщенность, все больше и больше приближаясь к серому цвету. 6. Если наблюдатель или видимые объекты передвигаются, то угловая скорость перемещения на сетчатке изображений дальних предметов меньше, чем близких. Например, при наблюдении из окна движущегося вагона изображения близко расположенных вдоль полотна телеграфных столбов смещаются на сетчатке с большой быстротой, в то время как изображение находящейся на расстоянии 3—4 км триангуляционной вышки или высокого здания смещается очень медленно. Аналогичное перемещение на сетчатке происходит при движениях головы или глаз.

При рассматривании объектов, находящихся на расстоянии свыше 100—200 м, точность определения глубины находящихся в поле зрения предметов одинакова как при монокулярном, так и при бинокулярном зрении. На меньших дистанциях бинокулярное зрение позволяет более точно определять глубину, чем монокулярное, особенно на малых расстояниях. В этом легко убеждает опыт с вдеванием нитки в ушко иголки при бинокулярном и

монокулярном зрении. Из-за ухудшения глубинного зрения при видении одним глазом человек вдевает нитку в ушко иголки с большим трудом, в то время как при бинокулярном зрении это делается легко.

Сущность бинокулярного зрения основана на различии в степени смещения на сетчатках правого и левого глаза изображения разноудаленных предметов от изображений точки фиксации.

Бинокулярное зрение влияет на глазомер только на близких расстояниях, улучшая определение расстояний особенно сильно на дистанциях до 1—5 м. На расстояниях свыше 100—200 м бинокулярное зрение без использования специальных приборов (дальномеров) не имеет преимуществ перед монокулярным.

При утомлении зрительного анализатора может нарушиться *баланс глазной мускулатуры,* обусловливающий соответственное взаимосвязанное положение зрительных осей при наблюдении далеко и близко расположенных объектов. Это приводит к некоторому ухудшению бинокулярного зрения. Исследования А. Н. Крестовникова и его сотрудников показали, что после интенсивных физических упражнений мышечный баланс может нарушиться. Особенно выраженные нарушения мышечного баланса глаз наблюдаются у спортсменов после различных спортивных игр. Однако у мастеров это нарушение выражено значительно меньше, чем у менее подготовленных спортсменов.

С состоянием бинокулярного зрения в известной мере связан и глазомер — способность оценивать расстояния невооруженным глазом.

Определение длины линий и размеров плоскостных и объемных объектов глазомерным путем может быть весьма точным. Например, разностный порог при оценке длины линий приближается к $^1/_{40}$—$^1/_{60}$. При оценке площади диска также порог различения может доходить до $^1/_{50}$—$^1/_{60}$, различение же высот треугольников происходит даже при разнице в $^1/_{60}$—$^1/_{154}$.

§ 3. Слуховой анализатор

Слуховой анализатор, имеющий важнейшее значение в речевой деятельности, воспринимает звуковые колебания внешней среды. Звуковоспринимающая часть этого анализатора — рецепторы слухового нерва — функционирует в теснейшей связи с звукопроводящим аппаратом, знание устройства которого совершенно необходимо для ясного представления работы слухового анализатора.

Наружное, среднее и внутреннее ухо. Ухо разделяется на три части — наружное, среднее и внутреннее (рис. 87).

Наружное ухо состоит из ушной раковины и наружного слухового прохода. *Барабанная перепонка* отделяет наружное ухо от среднего, представляющего собой небольшую воздушную

(барабанную) полость с расположенными в ней тремя слуховыми косточками — *молоточком, наковальней и стремечком* (см. рис. 87). Через *Евстахиеву (слуховую) трубу* среднее ухо соединяется с полостью носоглотки. Стремечко примыкает к закрытому мембраной (перепонкой) овальному окну, через которое звуковые колебания передаются во внутреннее ухо.

Внутреннее ухо находится в улитке, расположенной в пирамидке височной кости. Улитка состоит из нескольких спиральных

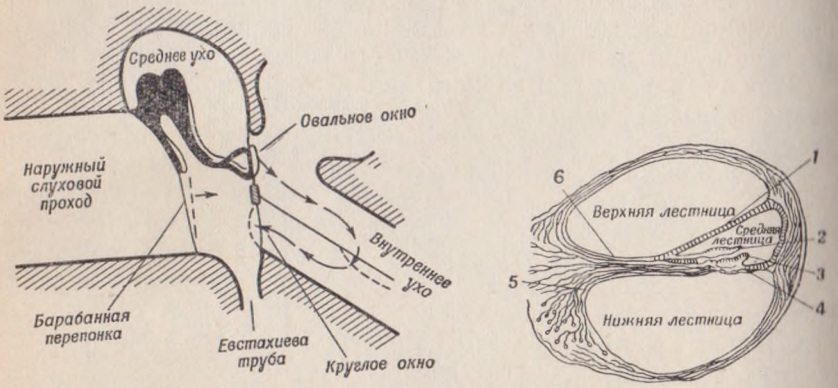


Рис. 87. Схема строения слухового аппарата:
Слева — звукопроводящий аппарат уха; справа — схема строения улитки (поперечный разрез через завиток):
1 — рейснерова мембрана; *2* — покровная мембрана; *3* — кортиев орган; *4* — основная мембрана; *5* — волокна слухового нерва; *6* — костная спиральная пластинка

завитков (у человека — $2^1/_4$—$2^3/_4$). Эти завитки имеют внутренние перепончатые и наружные костные стенки. Полость костного и перепончатых каналов заполнена жидкостью. Жидкость, находящаяся в перепончатых каналах, называется *эндолимфой*, в костном, т. е. между перепончатой и костной стенками улитки,— *перилимфой*. Начиная от основания улитки до ее верхушки, к внутренней стенке костного канала прикреплена тонкая костная пластинка, следующая по всему ходу спирали. Эта пластинка заканчивается в полости канала улитки и продолжается дальше до наружной стенки улитки (см. рис. 87) в виде так называемой *основной мембраны (перепонки)*. Вследствие этого полость перепончатого канала делится на две части, называемые *верхней* и *нижней лестницей* (см. рис. 87). Они соединяются друг с другом у вершины улитки через маленькое отверстие (геликотрема) диаметром около 0,03 мм. *Верхняя лестница* тонкой перепонкой (Рейснерова мембрана) делится на две части и образует *среднюю лестницу*. Над основной мембраной в средней лестнице имеется еще *покровная мембрана*, располагающаяся над внутренней частью основной мембраны.

Костная пластинка в улитке, к которой прикреплена основная мембрана, более широкая у основания, постепенно суживается к вершине улитки. Вследствие этого волокна основной мембраны являются наиболее длинными у вершины, укорачиваясь по мере приближения к основанию улитки.

На основной мембране в полости средней лестницы расположен *кортиев орган,* в котором имеются опорные и воспринимающие волосковые клетки. *В волосковых клетках,* являющихся рецепторами звуковых колебаний, начинаются чувствительные слуховые нервные волокна.

Механизм восприятия звука и теория слуха. Колебания воздушной среды, возникающие при действии различных генераторов звуковых волн, через ушную раковину и наружный слуховой проход передаются барабанной перепонке. Эти колебания барабанной перепонки передаются через слуховые косточки — молоточек, наковальню и стремечко — мембране овального окна.

Слуховые косточки, действуя как рычаги, уменьшают по сравнению с барабанной перепонкой амплитуду колебаний мембраны овального окна и вместе с тем увеличивают (до 50 раз) силу этих колебаний. В случае воздействия звуком большой силы специальные мышцы (мышца, напрягающая барабанную перепонку, и мышца стремени) усиливают натяжение барабанной перепонки и мембраны овального окна. Это приводит к уменьшению колебаний перепонок и предохраняет их от разрыва.

Колебания мембраны овального окна передаются перилимфе нижней (барабанной) лестницы, а следовательно, и основной мембране. При колебаниях основной мембраны, если расположенные на ней волосковые клетки (являющиеся слуховыми рецепторами) касаются покровной мембраны, в них возникает возбуждение, передающееся в центральную нервную систему.

Наряду с описанным механизмом проведения звуковых колебаний путем *воздушной проводимости* существует еще и *костная проводимость.* В этом случае звуковые волны вызывают колебания в костях черепа, которые, минуя наружное и среднее ухо, передаются непосредственно улитке.

В воздушной среде у человека воздушная проводимость преобладает над костной, так как звуки средней и в особенности низкой частоты плохо проводятся через кости. Очень высокие звуки, например в 10 000 герц и выше, путем костной проводимости воспринимаются почти так же хорошо, как и путем воздушной.

При нахождении под водой (ныряние, подводное плавание), когда воздушная проводимость исключается, путем костной проводимости хорошо воспринимаются не только высокие, но и относительно низкие звуки, например речь человека.

В нервной системе передача возбуждения от слуховых рецепторов осуществляется через ряд невронов. Клетки первых невро-

нов слухового анализатора расположены в спиральном узле, вторых невронов — в продолговатом мозгу, третьих — в зрительных буграх и четвертых — в височной доле больших полушарий головного мозга.

Механизм восприятия звука основан на резонансе. Гельмгольц предполагал, что звуковые колебания различной частоты, передаваемые в улитку через звукопроводящий аппарат, вызывают в результате резонанса колебания различных волокон основной мембраны, причем низкие звуки приводят к колебанию более длинные волокна у основания улитки. При этом считалось, что каждой частоте колебаний соответствует свой ограниченный участок волокон основной мембраны.

В настоящее время установлено, что резонируют не волокна основной мембраны, а находящийся в улитке столб жидкости. Высокие тоны вызывают колебания жидкости только у основания улитки. При меньшей высоте тона колебания возникают и в средней части, а при низких тонах — во всей улитке. Эти колебания передаются волокнам основной мембраны. Резонанс проявляется при действии звуков разной высоты не только в длине столба колеблющейся жидкости, но и в месте расположения максимальной амплитуды колебаний. Чем ниже звук, тем дальше от основания улитки находится участок жидкости с максимальной амплитудой колебаний.

Таким образом, при разной высоте звука колебания жидкости в улитке имеют особый характер. Благодаря этому каждый тон вызывает разный характер колебаний волокон основной мембраны и, следовательно, возбуждение неодинаковых ансамблей рецепторов.

Характеристика некоторых показателей функций звукового анализатора. Человек воспринимает звуки с частотой колебаний от 15—20 до 20 000 герц. *Звуки, используемые в речи,* содержат частоты звуковых колебаний от 150 и 250 герц. С возрастом диапазон воспринимаемых колебаний уменьшается, причем в первую очередь страдает восприятие звуков высокой частоты.

Если выслушивается звук какой-либо одной частоты, он воспринимается как *чистый тон.* К нему могут примешиваться обертоны, колебания которых в кратное число раз больше, чем колебания основного тона. По своей силе обертоны слабее основного тона. Различные сочетания основного тона с его обертонами характеризуют *тембр звука.* Беспорядочные, непериодические колебания вызывают *ощущение шума.*

Громкость звука определяется в белах (логарифмах отношения мощности данного звука к пороговой, принятой за единицу). Но градация звука в целых белах весьма грубая. Поэтому для удобства обычно громкость оценивают в десятых долях бела — *децибелах.*

Человек может воспринимать громкость до возникновения болевых ощущений в огромных пределах — от 1 до 140 децибелов (дб), т. е. в пределах от 1 до $1 \cdot 10^{14}$ раз. Звуки в 120—140 дб при длительном хроническом действии могут вызвать травму слухового аппарата человека и снижение слуха. Для примера приведем громкость звуков, воспринимаемых человеком в обычной жизни: тихий шепот на расстоянии — 1,5—10 дб, тиканье часов — 20 дб, тихий разговор — 40 дб, громкий разговор — 60 дб, крик — 80 дб, шум трамвая — 70—75 дб, самолет на расстоянии 5 м от пропеллера — 110—120 дб, гром — 150 дб, шум при клепке в котельных — 130—140 дб.

Пороги для различных звуковых частот являются наименьшими при частотах от 1000 до 5000 герц, усиливаясь как при очень низких, так и при очень высоких звуках.

При действии звуков разной громкости слуховой анализатор адаптируется к ним: чувствительность к ним повышается при действии тихих и снижается при действии громких звуков. При адаптации пороги могут изменяться в миллионы раз.

Человек, выслушивая звук, может определить направление к его источнику. Точность определения направления велика при бинауральном слухе, т. е. слушании двумя ушами (до 1—2°), и хуже при монауральном слухе (5—10°). Бинауральный слух основан на разности фаз звуковых волн и разнице в громкости и времени достижения звуковыми волнами правого и левого уха. Эта разность возникает в том случае, если источник звука находится не в плоскости симметрии головы, а где-то справа или слева.

§ 4. Вестибулярный анализатор

Функции вестибулярного анализатора связаны с влиянием на организм механических факторов: действия силы тяжести и ускорений прямолинейного и центробежного характера при перемещениях головы или всего тела.

Вестибулярный аппарат. Рецепторы вестибулярного анализатора расположены в различных отделах лабиринта, находящегося в пирамидке височной кости (рис. 88). Лабиринт имеет костные и перепончатые стенки. В полости между костными и перепончатыми стенками находится жидкость—*перилимфа.* Жидкость в полости перепончатого лабиринта называется *эндолимфой.*

Составными частями лабиринта являются преддверие, полукружные каналы и улитка. Улитка, в которой расположена рецепторная часть слухового анализатора, не имеет отношения к собственно вестибулярному анализатору.

Преддверие представляет собой полость, разделенную костным гребешком на две части — переднюю, называемую мешоч-

ком (sacculus), и заднюю, имеющую название маточка (utriculus).

На стенках преддверия имеется пять отверстий, от которых в виде дугообразных ходов начинаются три полукружных канала, расположенные в трех плоскостях: боковой — в горизонтальной, верхний — во фронтальной и задний — в сагиттальной. Около места соединения с преддверием один конец каждого канала образует расширение — *ампулу.*

В аппарате преддверия на дне маточки и внутренней стенке мешочка имеются так называемые *статические холмики,* в области которых расположены рецепторы чувствительных клеток, перемежающихся с опорными клетками (рис. 89). Важной частью воспринимающего аппарата преддверия является *отолитовый прибор.* Волоски опорных клеток переплетаются вместе и, склеиваясь, образуют плотную пластинку — *отолитовую мембрану,* на поверхности которой находятся отолитовые кристаллы углекислого и фосфорнокислого кальция.

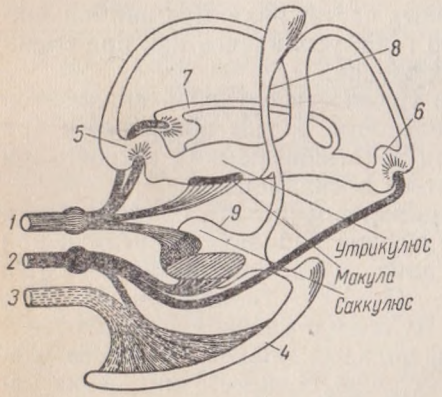


Рис. 88. Схема вестибулярного аппарата:
1, 2, 3 — корешки слухового нерва (*1* и *2* — вестибулярные нервы); *4* — улитковый ход; *5* — передняя ампула; *6* — задняя ампула; *7* — горизонтальная ампула; *8* — общее колено; *9* — отолитовый прибор

Под действием силы тяжести при перемещениях тела или движениях головы отолитовая мембрана может свободно перемещаться в эндолимфе мешочка или маточки и оказывать различное давление на чувствительные клетки в различных частях статического холмика. Тем самым изменяется характер сигнализации, идущей от аппарата преддверия в центральную нервную систему.

В маточке отолитовая мембрана расположена в горизонтальной плоскости. В мешочке мембрана несколько отклонена кнаружи, вследствие чего может воспринимать изменения силы тяжести в сагиттальной и фронтальной плоскостях. В целом же аппарат преддверия воспринимает раздражения при изменении силы тяжести во всех трех плоскостях.

В *полукружных каналах* также имеются особые образования — ампулярные гребешки, в которых расположены чувствительные и опорные клетки. Волоски чувствительных клеток окутаны студенистым веществом, образующим над поверхностью ампулы особую каемку — *ампулярную купулу,* способную коле-

баться при изменениях давления эндолимфы полукружных каналов. При действии так называемого углового ускорения, например при вращениях, в ампулах изменяется давление эндолимфы. В начале движения или при увеличении скорости эндолимфа полукружных каналов отстает от движения костной части, вследствие чего давление в ампуле возрастает. При уменьшении скорости вращения или прекращении движения эндолимфа в результате инерции как бы продолжает поступательное движение, из-за чего давление в ампуле снижается.

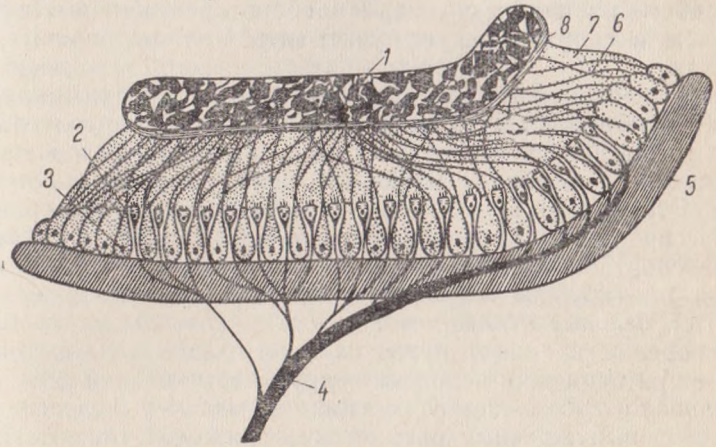


Рис. 89. Схема отолитового прибора:

1 — опорные клетки; *2* — чувствительные клетки; *3* — отолитовые кристаллы; *4* — вестибулярный нерв; *5* — студенистая масса; *6* — волоски опорных клеток; *7* — перепончатая стенка; *8* — отолитовая мембрана

Поскольку полукружные каналы расположены во всех трех взаимно-перпендикулярных плоскостях, то при любом угловом ускорении в каких-то ампулах происходит изменение давления, воспринимаемое соответствующими рецепторами.

Первые невроны вестибулярного анализатора, аксоны которых соединены с рецепторами, расположены в вестибулярном ганглии. Далее вестибулярный нерв присоединяется к слуховому и в его составе идет в продолговатый мозг, откуда начинаются вторые невроны, направляющиеся в зрительные бугры и затем в височную долю больших полушарий. Вестибулярный анализатор тесно связан с мозжечком, регулирующим его функции.

Вестибулярные рефлексы. Рефлексы, вызываемые при нормальном раздражении вестибулярного анализатора, имеют важное значение как для анализа положения и перемещений головы в пространстве, так и для активации тонуса мышц и поддержания равновесия тела. Существенное влияние вестибулярные рефлексы оказывают также на вегетативные функции, в частности при значительных раздражениях вестибулярного аппарата.

Адекватными раздражителями для аппарата преддверия являются сила земного притяжения, ускорения при прямолинейных движениях и центробежная сила.

При увеличении давления отолитовой мембраны маточки на чувствительные клетки повышается тонус сгибателей и снижается тонус разгибателей конечностей, туловища и шеи. Это, например, отмечается при быстром подъеме и спуске в виде так называемых *лифтных рефлексов*. В начале подъема и при окончании спуска наблюдается сгибание конечностей, шеи и туловища, при окончании подъема и в начале спуска, — наоборот, разгибание. Лифтные рефлексы в спорте следует учитывать при различного рода прыжках.

При увеличении давления на рецепторы мешочка на той же стороне тела наблюдается рефлекторное повышение тонуса отводящих мышц конечностей и боковых мышц шеи и туловища, при уменьшении давления, — наоборот, понижение тонуса тех же мышц. Эти рефлексы имеют важное значение для сохранения равновесия тела при перемещениях во фронтальной плоскости в борьбе, спортивных играх и т. д.

Для полукружных каналов адекватными раздражениями являются *угловые ускорения и ускорение Кориолиса* (добавочное ускорение, например путем наклона головы вниз в какой-то момент при вращении человека вокруг вертикальной оси).

Угловое и добавочное ускорения вызывают у человека нистагм, т. е. вынужденные ритмические движения глазных яблок (нистагм глаз) и головы (нистагм головы). Нистагм характеризуется движением, состоящим из двух компонентов — медленного, противоположного стороне вращения, и быстрого — в сторону вращения. Общее направление нистагма определяют по быстрому компоненту.

После прекращения вращения нистагм продолжается еще некоторое время, но направление его изменяется в сторону, противоположную той, которая была до вращения. Это изменение направления нистагма объясняется тем, что после остановки движения ток эндолимфы в полукружных каналах в силу инерции приобретает противоположное направление. Кроме нистагма во время вращения и после него наблюдается изменение тонуса мышц. Вследствие этого после вращения человек не всегда может идти прямолинейно и отклоняется в сторону, на которой тонус мышц уменьшился.

Результаты сильного раздражения вестибулярного аппарата. Вестибулярные рефлексы, возникающие при сильном или хотя бы среднем, но длительном раздражении рецепторов преддверия и полукружных каналов, могут содействовать появлению целого ряда рефлексов, ухудшающих состояние организма и вызывающих явления укачивания, называемые также «морской», или «воздушной», болезнью.

При переразражении вестибулярного прибора отмечается возникновение и изменение нормального протекания целого ряда рефлексов. В результате наблюдаются бледность, потливость, головокружение, слабость, тошнота, рвота, понижение работоспособности и нарушение нормального тонуса мышц.

Повышение устойчивости организма к укачиванию. Устойчивость различных лиц по отношению к сильному или длительному раздражению вестибулярного аппарата варьирует в весьма больших пределах. Отдельные лица укачиваются при езде в трамвае или в автомобиле, другие же сохраняют нормальное состояние даже при выполнении фигур высшего пилотажа в авиации и большой качке на кораблях.

В повышении устойчивости организма по отношению к укачиванию большое значение имеют физические упражнения, особенно те из них, которые связаны с различными вращениями и быстрыми поворотами (круговые движения туловища, кувырки, обороты на перекладинах, вращение на кольцах, фигурное катание на коньках, прыжки на батуте, прыжки на лыжах с трамплина и др.). Весьма эффективны предложенные А. И. Яроцким упражнения с быстрыми движениями головой: 1) повороты головы вниз-вверх, 2) повороты головы вправо-влево, 3) повороты лица вправо-влево, 4) вращение головы справа налево, 5) то же слева направо. Выполнение комплекса этих упражнений (по 1 мин. каждое) 2—3 раза в неделю значительно улучшает устойчивость вестибулярного анализатора у лиц, подверженных укачиванию.

Организм некоторых лиц плохо переносит не только переразражение, но и отсутствие раздражения вестибулярного аппарата, например в состоянии невесомости. Это приводит у некоторых лиц к расстройству нормального течения физиологических функций и к ухудшению самочувствия.

§ 5. Двигательный анализатор

Роль двигательного анализатора в функциях организма. Двигательный, проприоцептивный, или суставно-мышечный, анализатор связан с деятельностью различных звеньев двигательного аппарата. Как при сохранении какого-либо положения тела, так и при движениях этот анализатор осуществляет обратные связи, информируя в каждый данный момент центральную нервную систему о степени расслабления или сокращения мышц, о натяжении сухожилий и связок, о положении суставов.

Импульсация, поступающая через двигательный анализатор, необходима для поддержания тонуса мышц. При выключении чувствительных путей двигательного анализатора (проприоцептивной чувствительности) в соответствующих мышцах исчезает тонус.

При осуществлении движений отсутствие обратных связей через двигательный анализатор резко нарушает координацию движений. Люди, у которых в результате заболевания спинной сухоткой перерождаются нервные волокна проприоцептивной чувствительности, в темноте не способны ни стоять, ни двигаться, так как их центральная нервная система не получает информации о состоянии двигательного аппарата. На свету при поступлении такой информации через зрительный анализатор стояние и ходьба возможны, но в весьма несовершенной форме.

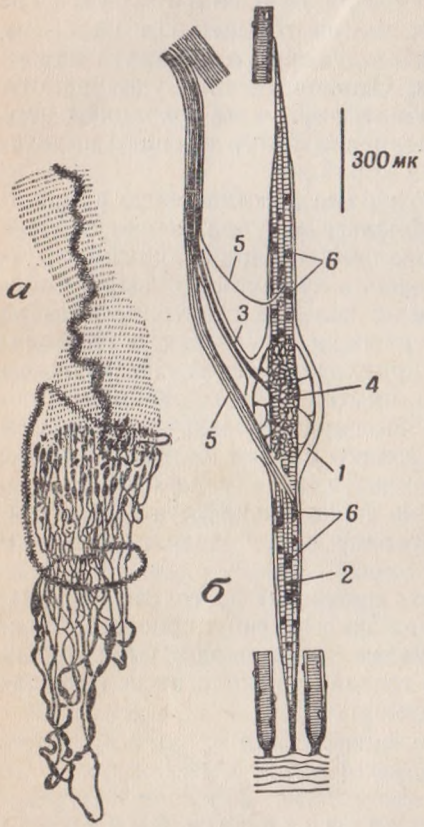


Рис. 90. Механорецепторы мышц:
а — свободные окончания афферентного волокна, оплетающие конец мышечного волокна; *б* — мышечное веретено: *1* — капсула; *2* — внутренние мышечные волокна; *3* — афферентное волокно; *4* — его окончание; *5* — эфферентные волокна; *6* — их окончания

Высокое совершенство выполнения спортивных упражнений всегда связано с непрерывным получением из органов движения через двигательный анализатор точной информации о деятельности мышц и состоянии сухожилий, связок и суставов.

И. М. Сеченов, еще в 1863 г. указавший на значение мышечной чувствительности («темного мышечного чувства») для координации движений, обратил внимание также на его значение для пространственного восприятия внешнего мира. В восприятии внешнего пространства наряду с другими анализаторами (зрительным, слуховым, тактильным) существенное место принадлежит двигательному, который всегда принимает активное участие при ощупывании внешних объектов, определении расстояния до некоторых из них и т. д.

Рецепторы и нервные центры. Рецепторы двигательного анализатора (проприорецепторы, т. е. собственные рецепторы двигательного аппарата) расположены в мышцах и сухожилиях. Они разделяются на два основных типа. Первый тип проприорецепторов (Гольджи) составляют простые разветвления

окончаний афферентного нерва, свободно лежащие или оплетающие сухожильные и отчасти мышечные волокна (рис. 90). Второй тип представляют находящиеся в мышцах более сложные, покрытые капсулой удлиненные образования — особые мышечные веретена. Эти веретена — *интрафузальные* — несколько отличаются от обычных — *экстрафузальных* — волокон и характеризуются менее выраженной поперечной исчерченностью.

Рецепторы первого типа возбуждаются как при сокращении мышцы, так и при расслаблении. *Рецепторы второго типа,* расположенные в интрафузальных веретенах, возбуждаются только при расслаблении. Таким образом, поток афферентных импульсов поступает в центральную нервную систему при любом положении мышцы, т. е. обратные связи непрерывно сигнализируют о состоянии и всех изменениях, даже самых тонких, возникающих в двигательном аппарате.

Явления адаптации в волокнах двигательного аппарата выражены очень слабо. Это имеет важное биологическое значение, так как мышечные сокращения могут быть продолжительными. Вследствие этого возникновение снижения порогов чувствительности в двигательном анализаторе в результате адаптации нарушило бы нормальное осуществление обратных связей и координацию движений. Однако в этом отношении все же имеется разница между мышцами, осуществляющими преимущественно фазическую или тоническую деятельность. В мышцах, работающих фазически, адаптация почти отсутствует, в мышцах же, обеспечивающих тонические сокращения, она имеет место (А. М. Марусева).

Чувствительность рецепторов в веретенах регулируется центральной нервной системой. К мышцам подходят два рода эфферентных нервных волокон: альфа-волокна и гамма-волокна. Через более толстые альфа-волокна, имеющие диаметр от 9 до 13 мк, поступают импульсы, вызывающие сокращение мышцы. Более тонкие гамма-волокна, с диаметром от 3 до 6 мк, не вызывают общего мышечного сокращения. Они сокращают только интрафузальные мышечные веретена и тем самым изменяют в сторону угнетения возбудимость рецепторов двигательного анализатора. Одно из биологических значений этого угнетения при выполнении спортивных упражнений заключается в следующем. Растягивание мышцы приводит к возбуждению рецепторов в мышечных веретенах и тем самым вызывает рефлекторное сокращение мышцы — миотатический рефлекс. При выполнении целого ряда движений, в частности сопровождаемых длительным сильным растягиванием мышц (упражнение «шпагат» в гимнастике и др.), возникают миотатические рефлексы. Эти рефлексы препятствуют выполнению упражнения и начинают тормозиться лишь после соответствующей тренировки. При этом в механизме торможения миотатических рефлексов может иметь значение не только угнетение дея-

тельности соответствующих нервных центров, но и снижение чувствительности рецепторов в интрафузальных веретенах.

Возбуждение, возникшее в рецепторах двигательного анализатора, по волокнам первых невронов проприоцептивной чувствительности (локализованных в спинальных ганглиях) проходит до продолговатого мозга, где расположены вторые невроны. Третьи невроны находятся в зрительных буграх. Четвертые невроны находятся в высшем отделе центральной нервной системы, в коре больших полушарий, в области передней центральной извилины. На пути к продолговатому мозгу от аксонов первых невронов отходят коллатерали, образующие синапсы с клетками спинного мозга. Наличие этих коллатералей обеспечивает активное участие проприоцептивной чувствительности в миотатических и других спинальных рефлексах.

Значение двигательного анализатора для функций вегетативных органов. Мышечная деятельность является одним из важнейших стимуляторов функций вегетативных органов. Во время самой мышечной работы усиливаются функции сердечно-сосудистой, дыхательной, выделительной и других систем. После окончания повышается потребность в пище и усиливается деятельность пищеварительных органов. Все это привело к тому, что импульсация, поступающая в центральную нервную систему через двигательный анализатор, влияет на работу различных вегетативных органов. Это влияние осуществляется как безусловно-, так и условнорефлекторным путем.

§ 6. Висцеральный, болевой, температурный, тактильный, обонятельный и вкусовой анализаторы

Висцеральный (интероцептивный, внутренний) анализатор. Полноценная работа внутренних органов может быть обеспечена центральной нервной системой только при наличии обратных связей, т. е. сигнализации о состоянии и изменениях в их деятельности.

Все внутренние органы богато снабжены рецепторами висцерального анализатора (viscera — внутренние органы). Эти рецепторы весьма различны и реагируют на разные раздражители: *химические* (хеморецепторы), *осмотические* (осморецепторы), *механические,* связанные с изменением давления и растяжения (барорецепторы), *температурные* (терморецепторы) и *болевые.*

Возбуждение при раздражении рецепторов висцерального анализатора поступает в центральную нервную систему через различные нервы. Третьи невроны анализатора расположены в зрительных буграх. Что касается четвертых невронов в коре, то они в зависимости от характера раздражителей локализуются в разных частях соответствующих отделов нервной системы.

Различного рода сдвиги в состоянии внутренних органов, связанные с изменениями химизма, температуры, осмотического и механического давления, вызывают перестройку характера сигнализации в центральную нервную систему. В ответ на это изменяется нервная и нейрогуморальная регуляция деятельности внутренних органов. При значительной степени раздражения висцерального анализатора могут возникать и двигательные рефлексы (М. Р. Могендович, В. Н. Черниговский и др.).

При мышечной работе, вызывающей существенные сдвиги в деятельности всех внутренних органов, роль висцерального анализатора весьма велика. На основании сигнализации висцерального анализатора регулируются обмен веществ, дыхание, работа сердца, кровяное давление, температура тела и т. д.

Характерной особенностью висцерального анализатора является то, что его сигнализация, как правило, не ощущается человеком.

Болевой анализатор. Рецепторы болевого анализатора в виде свободных окончаний (рис. 91) чувствительных нервов находятся как на поверхности (коже), так и внутри тела.

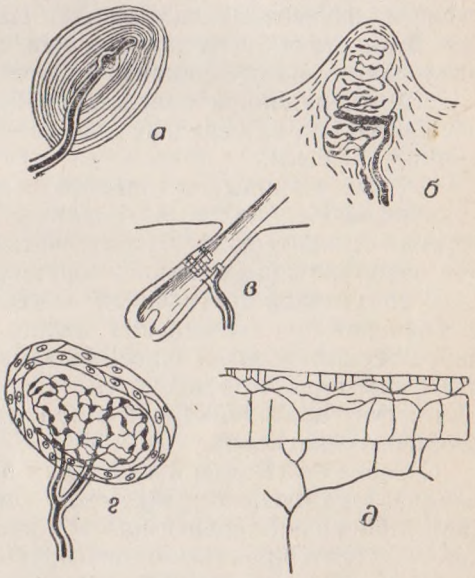


Рис. 91. Рецепторы кожи:
а — паччиниево тельце; *б* — мейснерово тельце; *в* — нервное сплетение вокруг волосяной луковицы; *г* — колба Краузе; *д* — свободное нервное окончание

Первый неврон болевого анализатора расположен в межпозвоночных спинальных ганглиях, второй — в спинном мозгу, третий — в зрительных буграх. Локализация болевой чувствительности в коре больших полушарий точно неизвестна. Значение болевого анализатора заключается в том, что он сигнализирует в центральную нервную систему о действии на организм повреждающих факторов и необходимости их устранения. При систематических воздействиях на болевой анализатор чувствительность его снижается, например у боксеров.

Температурный анализатор. Изменения температуры воспринимаются двумя главными видами рецепторов, из которых одни реагируют на повышение температуры (клетки Руффини и

Гольджи-Маццони), другие — на ее снижение (концевые колбы Краузе — см. рис. 91). Для температурных рецепторов кожи нейтральная точка находится в пределах от +29 до +32° С.

Рецепторы температурной чувствительности находятся как в коже и слизистых оболочках носа, рта и гортани, так и во внутренних органах.

Тактильный анализатор. Рецепторы тактильного анализатора, реагирующие на прикосновение и давление, расположены в коже в виде телец Паччини, Мейснера (см. рис. 91) и др. Наибольшее количество тактильных рецепторов расположено на губах, кончике языка и пальцах, наименьшее — на коже туловища. Вследствие этого два кончика циркуля при прикосновении различаются на следующих расстояниях: на кончике языка — 1,1 мм, на ладонной поверхности пальцев — 2,2 мм, на кончике носа — 6,8 мм, на середине ладони — 8,9 мм, на спине по средней линии — 67,0 мм.

Первые невроны тактильного анализатора находятся в межпозвоночных спинальных ганглиях, вторые — в спинном мозгу, третьи — в зрительных буграх, четвертые — в задней центральной извилине коры больших полушарий.

В спортивной деятельности тактильная чувствительность имеет значение при выполнении целого ряда упражнений, связанных с осуществлением сложных координаций. При этом тактильные рецепторы возбуждаются как при прикосновениях к снарядам и телу противника, так и при растягивании кожи во время различных движений.

Обонятельный анализатор. Рецепторы обонятельного анализатора расположены между эпителиальными клетками слизистой оболочки верхней носовой раковины. Они обладают высокой чувствительностью и реагируют на присутствие в воздухе ничтожного количества некоторых веществ. Например, меркаптан ощущается в концентрации 0,006 мл, уксусный этил — 0,686, а этиловый эфир — 5,833 мл на 1 л воздуха. Чувствительность обонятельного анализатора повышается при быстрых дыхательных движениях через нос, способствующих проникновению воздуха к верхней носовой раковине. При набухании слизистой оболочки носа, например при насморке, чувствительность анализатора снижается.

Корковый отдел обонятельного анализатора локализуется в обонятельном мозгу, крючке и в части извилины морского коня.

Вкусовой анализатор. На кончике языка, боковых его поверхностях и корне, а также на задней стенке глотки и поверхности мягкого неба находятся рецепторы вкусового анализатора. Одни из них реагируют на сладкое, другие — на горькое, третьи — на кислое, четвертые — на соленое.

Рецепторы вкусового анализатора связаны с чувствительными волокнами язычного, языко-глоточного и блуждающего нервов.

Корковый центр вкусового анализатора расположен в области извилины морского коня.

Вкусовые ощущения от пищи обусловлены одновременным раздражением рецепторов не только вкусового, но и других анализаторов: тактильного, температурного и обонятельного.

§ 7. Значение различных анализаторов при занятиях физическими упражнениями

В процессе занятий физическими упражнениями значение функций большинства анализаторов, как и при любой деятельности весьма велико. Выполнение упражнений невозможно при значительном расстройстве деятельности двигательного и висцерального анализаторов и резко затруднено при выключении функций зрительного, слухового, вестибулярного и тактильного.

При выполнении физических упражнений всегда одновременно функционирует целый ряд анализаторов. В результате между ними по механизму условного рефлекса складываются определенные взаимоотношения, имеющие особый характер при каждой новой комбинации комплекса раздражителей. Субъективно это воспринимается в виде особых ощущений, носящих специализированный характер. Так, у спортсменов формируются особые ощущения, образно обозначаемые терминами «чувство снега» у лыжников, «чувство воды» у пловцов, «чувство льда» у конькобежцев и т. д. (А. Н. Крестовников). Эти ощущения дают возможность спортсменам лучше координировать свою двигательную деятельность с учетом особых условий внешней среды.

В результате систематической физической тренировки функции многих анализаторов улучшаются. Это выражается при некоторых видах движений в снижении порогов проприоцептивной чувствительности в соответствующих органах и звеньях тела. Например, высокая чувствительность при движениях отмечается у тяжелоатлетов и боксеров в локтевом и плечевом суставах, у лыжников — прыгунов и слаломистов — в голеностопных суставах. Совершенствование функций зрительного аппарата (увеличение поля зрения, улучшение баланса глазных яблок и глубинного зрения) наблюдается у лиц, специализирующихся в спортивных играх. Функции вестибулярного анализатора, в частности связанные с устойчивостью по отношению к укачиванию, улучшаются в результате тренировки в гимнастических упражнениях и плавании. В некоторых случаях происходит и снижение чувствительности. У боксеров понижается болевая и тактильная чувствительность в местах тела, которые подвергаются ударам.

Изменения состояния анализаторов, возникающие после как однократных занятий, так и различных периодов тренировки, используются для выявления состояния тренированности спортсменов, определения степени утомления и т. д.

Часть II
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФИЗИЧЕСКОГО ВОСПИТАНИЯ

Глава XIII

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Мышечная деятельность человека отличается чрезвычайным разнообразием. Поэтому различные виды ее классифицируются путем объединения по группам. В основе такой классификации лежат определенные физиологические классификационные признаки, которые присущи всем видам мышечной деятельности, входящим в данную группу.

Статическая и динамическая работа. По характеру мышечного сокращения работу мышц принято делить на статическую и динамическую. Деятельность мышц в условиях сохранения неподвижного положения тела или его звеньев, а также удерживания какого-либо груза обозначается как *статическая работа (статическое усилие)*. Внешней работы при этом не выполняется, так как в механике работа измеряется произведением силы на путь. При статической работе, происходящей в *изометрическом режиме деятельности мышц,* путь равен нулю. Вместе с тем мышца расходует энергию при статической работе; она тратится на внутреннюю работу, на поддержание напряжения мышцы. Для мышцы наиболее характерен ауксотонический режим работы (см. гл. IX § 14), при котором сочетаются и сокращение, и напряжение. Именно в ауксотоническом режиме деятельности мышцы человека выполняют динамическую работу, т. е. работу, при которой мышечная сила приводит в движение части человеческого тела. Статическая работа мышц совершается при поддержании разнообразных поз тела, динамическая — при движениях тела.

§ 1. Позы тела и мышечная деятельность

Поддержание какой-либо позы требует от мышц напряжения без сокращения. Это напряжение может варьировать от очень большого до очень малого. Максимальное напряжение мышцы характеризует ее максимальную силу, которую принято изме-

рять динамометрами в изометрических условиях. Максимальное напряжение мышц не может долго сохраняться и длится обычно не более 1 сек. Чем меньше это напряжение мышц, тем дольше оно может поддерживаться (рис. 92). Длительное напряжение, при котором может поддерживаться поза, характеризует тонус мышц. Мышечный тонус, являющийся двигательным безусловным рефлексом, поддерживается непроизвольно.

Статически напряженная мышца создает препятствие своему же собственному кровообращению. Измерения показали, что при

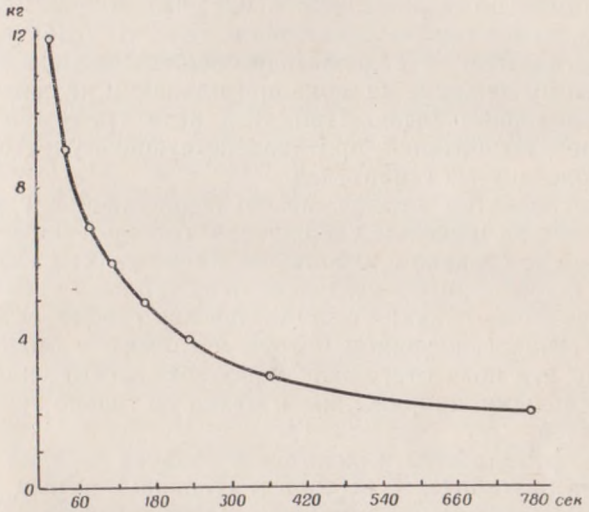


Рис. 92. Рекорд удержания груза на вытянутой руке при нагрузке различной тяжести (по К. Вахгольдеру).

По оси абсцисс — время, по оси ординат — вес груза

большом напряжении в мышце развивается большое внутреннее давление, которое сжимает кровеносные сосуды и уменьшает таким образом движение крови. Это ограничение кровотока в мышцах является одной из причин утомительности статических усилий. Поэтому более утомительны те виды спортивных поз, которые связаны с большим напряжением мышц, и менее утомительны — требующие минимального мышечного напряжения. Наименьшей утомительностью обладают позы, поддерживаемые за счет непроизвольного незначительного тонического напряжения мышц.

Различные позы тела можно расположить в ряд по степени их сложности. В основе характеристики сложности позы лежат размеры опорной поверхности, положение центра тяжести тела

относительно опоры, положение тела в поле силы тяжести, степень мышечного напряжения, использование простейших позотонических рефлексов. Поддержание позы связано также с возрастом, с которого становится возможным ее осуществление, и со степенью освоения навыка сохранять эту позу.

Самая простая поза — *лежание;* лишь при нем может быть полное расслабление всех мышц тела. Опыты, однако, показали, что это возможно только при лежании на боку с несколько согнутыми частями тела. Именно в этих условиях, а также в условиях невесомости мышцы-сгибатели и разгибатели имеют одинаковый минимально выраженный мышечный тонус. Если же лежание происходит при выпрямленном теле, то сгибатели оказываются растянутыми, а разгибатели сокращенными и напряженными. Поэтому лежание на воде при плавании не связано с полным расслаблением мышц. При этой позе требуется активное напряжение разгибателей, противодействующее упругому сопротивлению растянутых сгибателей.

Сидение является первой позой, возникающей у растущего ребенка вслед за навыком удерживать голову в поле силы тяжести. Сидение связано с небольшим напряжением разгибателей туловища и шеи при относительно расслабленной мускулатуре ног. В спорте поза сидения встречается при гребле, езде на велосипеде, мотоцикле, в конном спорте, а также в гимнастике. Однако всюду эта поза отягощена дополнительными, подчас весьма значительными, напряжениями мышц не только туловища, но и конечностей.

Стояние развивается в онтогенезе позднее сидения. Оно требует усилия разгибателей не только туловища и шеи, но и ног, преодолевающего упругие силы растянутых сгибателей и вес выпрямленного тела. Трудности стояния осложнены положением неустойчивого равновесия: центр тяжести тела расположен выше площади опоры. В спорте стояние — наиболее распространенная поза. В зависимости от размеров опорной площади можно расположить различные виды спортивного стояния по степени его возрастающей сложности в следующий ряд: ноги расставлены широко (поза фехтовальщика, стрелка, борца), стойка смирно, стояние на коньках, стояние на носках, стояние на бревне (ноги на одной линии), стояние на одной ноге, стояние на носке. К этому следует добавить, что стояние может быть осложнено изменением положения туловища в пространстве (например, горизонтальное положение туловища и ноги в позе «ласточка»).

Значительную сложность, по сравнению с стоянием, представляют позы, связанные с опорой на руки. Из них наиболее проста *поза «вис»,* которая доступна в самом младшем возрасте. Объясняется это условиями устойчивого равновесия (центр тяжести расположен ниже опоры), а также тем, что у детей уже с самого рождения развит хватательный рефлекс. Значительно

сложнее поза *«упор»*, так как положение центра тяжести здесь более высокое и требуется значительное напряжение мышц плечевого пояса. Этой позой овладевают дети значительно позднее, чем позой виса.

Наибольшей сложностью характеризуется поза *«стойка на кистях»*. Малая опорная поверхность кистей, высокое положение центра тяжести, необычное положение головой вниз, необходимость подавления рефлексов вертикального стояния, а также относительная слабость мышц рук по сравнению с мышцами ног — все это делает данную позу весьма сложной и требующей длительного периода обучения.

§ 2. Классификация физических упражнений

Все виды физических упражнений в зависимости от различных физиологических характеристик совершаемых движений можно разбить на определенные группы.

Одной из таких характеристик является зависимость рефлекторных действий человека от *постоянства или непостоянства окружающих его раздражителей.*

Большая группа видов физических упражнений выполняется в *строго постоянных условиях* и представляет собою также строго постоянные, доведенные до стандартности движения. Такие физические упражнения вырабатываются по принципу двигательного динамического стереотипа. В ответ на стереотипную систему раздражений возникает стереотипная система нервных процессов, управляющих движениями; в связи с этим совершаемые движения также носят стереотипный характер. Сюда относятся легкая атлетика, плавание, конькобежный и велоспорт, лыжный спорт, гребля и т. п. Во всех этих видах спорта существует определенная последовательность выполнения движений. Эти движения на тренировках и соревнованиях совершаются в строго определенных, заранее известных условиях, предусмотренных спортивными правилами. В рамках такой стандартности движений и постоянства условий их выполнения спортсмен стремится показать наилучший результат в технике выполнения движений, в мышечной силе, в быстроте движений, в показателях своей выносливости. Некоторые исключения из этого принципа стандартности, общего для всех перечисленных видов спорта, конечно, возможны. В частности, примером такого исключения могут являться кроссы и скоростной бег на лыжах по пересеченной местности.

Есть большая группа видов спорта, *особенностью которой является нестандартность, непостоянство условий, отсутствие жесткой стереотипности в совершаемых движениях.* К ней относится единоборства (борьба, бокс, фехтование) и все спортивные игры. Здесь спортсмен взаимодействует со всеми другими

участниками команд, причем характер его движений не определен заранее и изменяется в соответствии с действиями противников и партнеров. Конечно, известная стереотипность движений имеется и в этих условиях (при проведении, например, приемов защиты и нападения в единоборствах, подачи, ведения, при нападающих ударах мяча в спортивных играх). Но вместе с тем основу движений в этой группе видов спорта составляют реагирование на изменяющиеся условия и возникновение новых ситуаций. Спортсмен постоянно должен решать задачу, как ему поступить в данный момент, какое действие целесообразнее всего совершить в соответствии с возникшей в данный момент ситуацией.

Каждая из этих больших групп видов спорта со стандартными и нестандартными движениями делится, в свою очередь, на другие, более мелкие, группы.

Виды спорта со стандартным характером движений разделяются на две группы. Первая из них характеризуется движениями, направленными на развитие силы, быстроты и выносливости; показатели этих движений измеряются в единицах пространства, силы и времени (система CGS — сантиметр, грамм, секунда). Вторая група представляет собою движения, хотя и требующие определенной силы, быстроты и выносливости, но не оцениваемые в точных мерах пространства и времени. Основная задача этих упражнений — показать способность спортсмена управлять своими движениями, умение сочетать их в координированные акты различной степени сложности, использовать для движений различные мышечные группы и т. п. Достижения в этих видах спорта оцениваются в условных единицах — баллах. Это все виды гимнастики, а также фигурное катание на коньках.

Группа стандартных движений, оцениваемых системой CGS, делится, в свою очередь, на две группы. Одна из них представляет собою движения, именуемые циклическими, а другая — движения, называемые ациклическими.

§ 3. Движения циклического характера

К *видам спорта с циклическим характером движений* относится ходьба, бег, плавание, бег на коньках и на лыжах, гребля, велосипедный спорт.

Движения во всех этих видах спорта названы *циклическими* потому, что в основе каждого из них лежит повторение одного и того же цикла — круга движений (цикл по-гречески означает круг). Все элементы движений, составляющих один цикл, обязательно присутствуют в той же последовательности при повторении циклов. Каждый цикл тесно связан с предыдущим и последующим циклами движений. Эта связь носит характер цепных рефлексов: осуществление и завершение одного рефлекса служит причиной возникновения следующего. Такой цепной харак-

тер свойствен *ритмическому двигательному рефлексу,* который и является физиологической основой циклических движений при физических упражнениях.

Ритмический двигательный рефлекс, охватывающий не одну, а обе нижние конечности, лежит в основе шагательного рефлекса. Этот последний, в свою очередь, является основой циклических локомоций (локус — место, моцион — движение), т. е. передвижений тела в пространстве посредством повторяющихся движений.

Между отдельными циклическими движениями, используемыми в спорте, имеются и физиологические различия. Они определяются главным образом тем, в какой мере в данном виде локомоции используются элементарные механизмы ритмического двигательного рефлекса типа шагательного рефлекса или, наоборот, в какой мере данный вид локомоций отличается от простейшего шагания, какие усложнения возникают в данной локомоции, какова степень трудности овладения этим видом циклического движения и обучения ему.

Простейшим видом циклических движений является *ходьба,* в которой в наибольшей мере выражен механизм шагательного рефлекса. Этот вид локомоции развивается к концу первого года жизни человека и достигает в дальнейшем высокой степени автоматизации. Спортивная ходьба имеет свои особенности и требует специального обучения потому, что при тех скоростях, которые развиваются при спортивной ходьбе, обыкновенная ходьба уже превращается в бег. Вместе с тем спортивная ходьба, как и обыкновенная, содержит ее основные элементы: чередование одиночной опоры с двойной опорой.

Бег представляет собою локомоцию более сложную, чем ходьба. Он развивается у ребенка после овладения ходьбой на протяжении нескольких последующих лет. Для бега характерно чередование периода одиночной опоры с периодом полета.

В *конькобежном и лыжном спорте* локомоции происходят на скользкой опоре. В этом заключается их трудность по сравнению с элементарными локомоциями — ходьбой и бегом, в которых отталкивание от земли совершается на основе хорошего трения между ногой и грунтом. Бег на коньках и бег на лыжах, по существу, является аналогом ходьбы, потому что в них отсутствует период полета и имеется характерное для ходьбы чередование одиночной и двойной опоры. Особенно близок к ходьбе бег на лыжах, потому что, как и при обыкновенной ходьбе, в момент отталкивания от опоры происходит остановка ноги относительно опоры. При перемещении на коньках толчковая нога продолжает свое движение относительно опоры. Наряду с этим передвижение на лыжах характеризуется дополнительной сложностью, связанной с координацией движений не только ног, но и рук, использующих палки для дополнительного отталкивания.

Овладение координацией толчковых движений ногами и палками в лыжном спорте представляет значительные трудности.

От рассмотренных видов локомоций, в которых передвижение тела происходит вследствие отталкивания ногами от почвы, сильно отличается *езда на велосипеде*. Правда, и здесь передвижение обусловлено работой ног, но нет ни опоры о почву, сопровождающейся отталкиванием, ни периода переноса. Передвижение на велосипеде совершается с помощью рычажных передач, а движения ногами являются круговыми, не встречающимися в естественных видах локомоций. Впрочем, эти круговые движения не представляют особой трудности. Они обусловлены устройством шатунов, которые приводятся в движение ногами. Этими движениями легко овладевают даже дети. Основная координационная сложность езды на велосипеде определяется крайне неустойчивым равновесием, исключающим неподвижное стояние на нем. Увеличение координационной сложности происходит также в том случае, если велосипедист овладевает техникой «кругового педалирования», представляющего собой не простое нажимание на педали, а подтягивание одной педали вверх в то время, как на другую оказывается давление вниз.

Все рассмотренные виды локомоций представляют собою передвижение в пространстве посредством ног. Принципиально отличными от них являются локомоции, совершаемые посредством рук. К ним относятся гребля и плавание. Хотя в этих видах упражнений ноги также принимают участие, однако главной движущей силой является работа рук.

В *гребле*, как и при езде на велосипеде, усилия передаются на опору посредством рычажных передач. Так же как при передвижении на велосипеде, локомоторные движения производятся при гребле не в положении стоя, а в положении сидя. Несколько иное положение тела наблюдается у гребца при гребле на каноэ.

Плавание отличается от всех других видов локомоций не только тем, что происходит при горизонтальном положении тела и с участием как рук, так и ног, но главным образом тем, что оно совершается в непривычной водной среде. В наземных видах спорта передвижение происходит с отталкиванием на границе двух сред различной плотности: земля — воздух. В плавании и отталкивание, и передвижение происходят в одной и той же однородной водной среде. Обучение плаванию связано с торможением целого ряда двигательных рефлексов, выработавшихся в условиях наземного передвижения. Отсутствие твердой опоры и необходимость придания телу горизонтального положения требуют подавления выпрямительных рефлексов. Уменьшение веса тела пловца, находящегося в воде, вплоть до полной невесомости выключает антигравитационные рефлексы. Значительная плотность воды по сравнению с воздухом резко уменьшает инерционность движений, что также требует перестройки характера

той первой импульсации, которая рассчитана на использование инерционности движений в воздушной среде. Реактивные силы, которые при движениях на земле вызывали ответные опорные усилия, при движениях в воде требуют для сохранения нужного положения тела уже совсем иных ответных действий. Все эти обстоятельства делают плавание процессом, не имеющим ничего общего с передвижениями на земле и требующим образования совершенно новых навыков.

Общей чертой для всех циклических движений является также то обстоятельство, что все они могут представлять собою работу не только постоянной, но и переменной мощности и разной длительности.

Мощность, т. е. количество работы в единицу времени, связана с силой мышечных сокращений, их частотой и амплитудой. Поэтому бег может представлять собою работу различной мощности. Эта мощность зависит от силы отталкивания от земли при каждом шаге, длины шагов, их частоты, уклона грунта по горизонтали, в гору, под гору. В легкоатлетическом гладком беге главной величиной, которая обусловливает мощность работы, является скорость бега, представляющая собой произведение длины шагов на их частоту. Принципиально тот же ход рассуждений применим к любому циклическому движению: мощность везде линейно связана со скоростью передвижения *.

Время, в течение которого может совершаться работа данной мощности, т. е. предельная длительность работы, зависит от мощности работы. Если мощность работы велика, то длительность ее выполнения мала вследствие быстро наступающего утомления, и наоборот. Между предельной длительностью работы, т. е. временем наступления утомления, и мощностью работы существует, следовательно, обратная зависимость. Она выражается уравнением: $Nt^p = K$, где N — мощность работы, t — время, p и K — коэффициенты. Аналогична этой формула, выражающая зависимость предельного времени работы от скорости бега, плавания или другого вида локомоций: $vt^p = K$, где v — скорость передвижения. Графически эта зависимость выражается кривой, представленной на рис. 93. Эта кривая выведена на основании цифр спортивных рекордов в различных циклических видах спорта: беге, плавании, беге на коньках. Такой же кривой выражается зависимость между рекордным временем и скоростью передвижения в любых иных циклических видах спорта.

Кривая зависимости времени от скорости выглядит на рис. 93 однородной на всем ее протяжении. Однако если отложить на

---

* При движениях человека определить мощность работы не всегда представляется возможным. Поэтому в литературе (и в последующих главах данного учебника) вместо термина «мощность» используется термин «интенсивность».

осях координат не абсолютные значения времени и скорости, а их логарифмы, то та же кривая превращается в ломаную прямую. Она также показана на рис. 93. Примечательно, что места перелома прямых линий приходятся на определенные области оси времени. Первый перелом происходит в зоне 20—30 сек., второй — в зоне 3—5 мин. и третий — в зоне 30—40 мин. Эти три зоны времени разбивают всю зависимость времени от скорости на четыре отрезка, названные зонами относительной мощности ра-

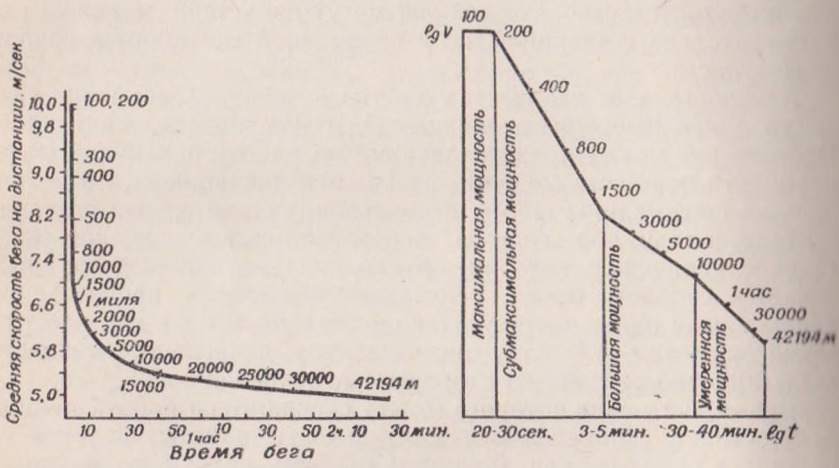


Рис. 93. Кривые рекордов в беге.

По оси абсцисс — время, по оси ординат — средняя скорость бега. Слева — шкала обычная, справа — шкала логарифмическая

боты (В. С. Фарфель). Эти зоны являются общими для всех циклических движений. Каждая из них имеет свою физиологическую характеристику, отличающуюся от физиологических характеристик других зон относительной мощности.

Первая зона — *максимальная мощность работы.* Продолжительность работы максимальной мощности обычно не превышает 20—30 сек. При такой максимальной работе явления утомления большей частью наступают уже через 10—15 сек., что проявляется в некотором снижении мощности работы. Основной характерной чертой работ максимальной мощности является то обстоятельство, что работа мышц протекает в анаэробных условиях. Мощность работы настолько велика, что организм не в состоянии обеспечить ее совершение за счет аэробных процессов. Если бы такая мощность работы могла происходить за счет аэробных реакций, то органы дыхания и кровообращения должны были бы обеспечить доставку к мышцам свыше 40 л кислорода в 1 мин. Между тем даже у высокотренированного спортсмена при полном

усилении функций дыхания и кровообращения потребление кислорода не превышает 5—6 л в 1 мин. В течение же первых 10—20 сек. работы потребление кислорода в пересчете на 1 мин. достигает лишь 1—2 л. Поэтому «кислородный запрос» организма при работе максимальной мощности, увеличивающийся до 40 л в 1 мин. и более, удовлетворяется лишь по окончании работы. Во время же самой работы, которая происходит в анаэробных условиях, возникает значительный кислородный долг.

Главная масса энергии, освобождающейся при максимальной мощности работы, образуется за счет энергии распада АТФ и КФ. Кислород, потребляемый после работы в виде кислородного долга, используется на окислительный ресинтез продуктов алактатного происхождения, т. е. продуктов распада АТФ и КФ. Вследствие незначительной продолжительности работы (например, бег на 100 м) абсолютная величина кислородного долга сравнительно невелика — 7—8 л. Эта цифра характеризует собою абсолютную величину кислородного запроса спринтерского бега.

Процессы дыхания и кровообращения при работе максимальной мощности усилены в очень небольшой степени. Практически во время спринтерского бега делается лишь несколько поверхностных дыханий, а иногда такой бег происходит при задержке дыхания. Сердце успевает за этот короткий отрезок времени лишь несколько увеличить частоту своих сокращений. Систолический же объем возрастает в малой степени, и поэтому минутный объем кровообращения также увеличен незначительно.

Во время работы максимальной мощности изменения в химизме и составе крови также невелики. Вследствие малого времени работы образовавшиеся в мышцах продукты анаэробного распада не успевают продиффундировать в кровь. Существенных изменений в морфологическом составе крови тоже не происходит. Те изменения, которые иногда обнаруживают в крови на финише спринтерской дистанции, обусловлены больше следствием той работы, которая совершается во время предшествующей разминки, чем работы, производимой во время самого спринтерского бега.

Клетки центральной нервной системы, посылающие свои импульсы к мышцам, работающим с максимальной мощностью, функционируют, естественно, также на пределе своих возможностей. В свою очередь, рецепторы двигательного аппарата, раздражаемые при движениях, производимых с максимальной быстротой и силой, посылают в нервные центры предельно частые импульсы. Следовательно, как эфферентный, так и афферентный отделы нервной системы, связанные с данной двигательной функцией, работают в этом случае с максимальным напряжением. Вероятно, это обстоятельство играет немалую роль в том, что работа максимальной мощности вызывает столь быстрое утомление. В мышцах же причина утомления лежит в данном случае в максималь-

ном накоплении в единицу времени продуктов анаэробного распада и в частичном истощении энергетических веществ в ней.

Вторая зона — *субмаксимальная мощность работы.* Предельная ее продолжительность — не менее 20—30 сек., но не более 3—5 мин. При такой работе помимо распада аденозинтрифосфорной (АТФ) и креатиновой (КФ) кислот происходит также распад гексозофосфата, энергия которого обеспечивает ресинтез АТФ и КФ. В результате гликолиза образуются значительные количества молочной кислоты, которая успевает диффундировать в кровь. По этой причине при работе субмаксимальной мощности в крови обнаруживаются большие количества молочной кислоты — свыше 200 мг%. Это вызывает подкисление крови, pH которой может снизиться до 7,0.

Помимо анаэробных реакций, интенсивно развертывающихся при работах субмаксимальной мощности, включаются также и аэробные процессы. Дыхание быстро возрастает, также быстро усиливается и кровообращение. Это обеспечивает увеличение количества кислорода, притекающего с кровью к мышцам. Потребление кислорода тоже возрастает, но максимальных величин оно достигает обычно к концу работы, продолжающейся до 3—5 мин. Образующийся кислородный долг очень велик. Он значительно больше, чем после работы максимальной мощности. Это объясняется увеличением продолжительности работы. Потребляемый в восстановительном периоде кислород идет на окислительный ресинтез как АТФ и КФ, так и углеводов. Величина кислородного долга может достигать 20 л.

Работа субмаксимальной мощности вызывает максимальные физиологические сдвиги в организме. Это отражается на характере утомления, проявляющегося к концу дистанции. Спортсмен финиширует в условиях максимального накопления молочной кислоты в мышцах и крови и усиления функций дыхания и кровообращения, при изменении pH в кислую сторону, сильно возросшем напряжении CO_2 и уменьшившемся напряжении O_2 в крови. Кроме того, в крови в этот момент возрастает осмотическое давление вследствие перехода воды из плазмы в мышцы и начавшегося интенсивного потоотделения. Поэтому клетки центральной нервной системы, омываемые кровью, резко изменившей свой химический состав, уменьшают свою работоспособность.

Третья зона — *работа большой мощности* — характеризуется длительностью не менее 3—5 мин. и не более 30—50 мин. Здесь уже вполне достаточно времени для того, чтобы дыхание и кровообращение могли усилиться в полной мере. Поэтому работа через несколько минут после старта совершается при потреблении кислорода, величина которого близка к максимально возможной. Вместе с тем кислородный запрос при такой работе больше, чем возможное потребление кислорода. Интенсивность анаэробных процессов и при этой работе превышает интенсивность аэроб-

ных реакций. По этой причине в мышцах происходит накопление продуктов анаэробного распада и *образование кислородного долга*, используемого главным образом на ресинтез углеводов.

Во время работы большой мощности заметную роль играют выделительные процессы. Потоотделение, усиливавшееся в первые минуты работы, полностью включается в терморегуляторную функцию и предохраняет организм от перегревания. Помимо этого, с пóтом удаляется часть молочной кислоты и других продуктов обмена, поступивших из мышц в кровь. Значительная часть молочной кислоты выделяется почками. Поэтому изменения в химическом составе крови при работе большой мощности и отрицательные воздействия на работоспособность нервных центров со стороны крови не так сильно выражены. Зато к сердцу такая работа предъявляет более высокие требования. При субмаксимальной мощности усиление деятельности сердца доходило до предела его возможностей почти у финиша. При работе же большей мощности сердце, резко усилившее свою деятельность в первые минуты работы, должно функционировать почти на пределе своих возможностей в течение десятков минут. Это предъявляет особо высокие требования к его выносливости.

Четвертая зона — *относительно умеренная мощность работы*, которая может продолжаться свыше 30—50 мин. Особенностью, отличающей работу зоны умеренной мощности от работ всех трех перечисленных выше зон, является наличие устойчивого состояния, впервые описанное Хиллом. *Под устойчивым состоянием* понимается равенство величин кислородного запроса и потребления кислорода в единицу времени. Лишь в начале работы кислородный запрос превышает потребление кислорода. Однако уже через несколько минут оно достигает уровня кислородного запроса. Кислород, потребляемый мышцами во время работы, используется двояко: одна часть его идет на окислительный ресинтез АТФ, КФ и углеводов, а другая часть — на непосредственное окисление жиров и углеводов. Накопление молочной кислоты при истинном устойчивом состоянии отсутствует или же оно очень невелико. Вследствие этого при работах умеренной мощности содержание молочной кислоты в крови не возрастает. Кислотность крови и ее газовый состав остаются в норме. Функции дыхания и кровообращения при спортивных напряжениях умеренной мощности увеличены сильно, однако не максимально. Уровень потребления кислорода может достигать примерно 85% от максимального.

Вследствие большой продолжительности работы, связанной с расходованием в мышцах углеводов, при многочасовой работе умеренной мощности может наступить значительное уменьшение углеводных запасов организма. Об этом свидетельствуют такие расчеты. Во время марафонского бега спортсмен может потреблять до 4 л кислорода в 1 мин. Это количество может окислить до

5 г углеводов. Если общие запасы углеводов в организме составляли 500 г, то этого их количества может быть достаточным лишь на 100 мин. работы. Фактически углеводных запасов организма может хватить на большее время, потому что по мере их расходования энергия, необходимая для работы, начинает черпаться не только из углеводов, но и из жиров. Тем не менее начавшееся истощение гликогенных депо печени приводит к уменьшению поступления глюкозы в кровь. Уровень сахара в крови, обычно равный 80—110 мг%, снижается до 50 и даже 40 мг%. Такой выраженный недостаток сахара в крови (гипогликемия) отрицательно сказывается на состоянии нервных центров, и спортсмен может сойти с дистанции. Иногда возникает и обморочное состояние. Поэтому при длительных спортивных напряжениях умеренной мощности (марафонский бег, марафонское плавание, лыжные гонки на 50 км, многочасовые велогонки и т. п.) предусматривается питание на дистанции растворами сахара или глюкозы.

Длительная работа умеренной мощности, сопровождающаяся сильным потоотделением, приводит к большим потерям воды организмом, а следовательно, и потере веса (до 0,8—1 кг в 1 час). Поскольку концентрация солей в поте меньше, чем в крови, то длительное и обильное потоотделение приводит к нарушению водно-солевого равновесия в организме, к увеличению осмотического давления крови. Это, однако, не означает, что восполнение убыли воды в организме и уменьшение концентрации солей в крови должно обеспечиваться питьем большого количества пресной воды. С потом выводится значительное количество соли — до 3—5 г в 1 час, и поэтому многочасовая работа при высокой внешней температуре может привести к значительному обессоливанию организма. Поэтому по окончании многочасовой работы, сопряженной с усиленным выделением пота, рекомендуется помимо питья воды вводить с пищей некоторое количество солей.

Интенсивная мышечная работа связана с усилением функции ряда желез внутренней секреции, в частности надпочечников. При работе, в особенности связанной с эмоциональным напряжением, происходит усиленная выработка адреналина и гормонов коры надпочечников. Однако при очень длительной эмоционально напряженной и утомительной работе, которая характерна для марафонских дистанций, может происходить частичное ограничение функции надпочечных желез. Исследования показали, что поступление в кровь гормонов коры надпочечников при таких работах резко уменьшается, почти прекращается. Одним из признаков нарушения функции коры надпочечников является резкое уменьшение или даже исчезновение из крови эозинофилов. Нарушения функции желез внутренней секреции — один из факторов утомления при многочасовой работе умеренной мощности.

Общая картина изменений, характерных для рассмотренных четырех зон мощности работы, представлена в табл. 20.

сложность может характеризоваться степенью неопределенности выбора нужного движения. Чем значительнее число меняющихся переменных факторов, тем больше неопределенность предстоящего действия. Поэтому одним из главных факторов, определяющих сложность выбора нужного действия, является число участников. Другой важный фактор — быстрота, с которой спортсмен должен реагировать на создавшуюся ситуацию, и часто создающийся при этом дефицит времени. Чем меньше имеется времени для выбора нужного действия, тем, очевидно, труднее для спортсмена условия решения двигательной задачи. Наконец, фактором физиологической классификации этой группы движений может являться интенсивность (относительная мощность) данного вида спорта. С этих позиций нестандартные движения делятся на две группы, соответствующие традиционно сложившемуся делению в спорте: на единоборства и спортивные игры.

В единоборствах сложность выбора нужного движения определяется единственным противником, с которым спортсмен находится в непосредственном контакте.

Спортивные игры отличаются от единоборств наличием посредника между противниками в виде мяча или шайбы. Спортсмен реагирует в спортивных играх на действия противника или своих партнеров по команде, но его непосредственные двигательные действия связаны с шайбой или мячом, которым в силу его упругих свойств вносится дополнительная неопределенность в возникающие двигательные задачи.

Степень сложности действий в спортивных играх определяется числом участников, размерами площадки, быстротой передвижения, продолжительностью игры, правилами игры.

Глава XIV.
ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЙ ОРГАНИЗМА, ВОЗНИКАЮЩИХ ПРИ СПОРТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

При мышечной деятельности происходит изменение многих физиологических функций организма (учащение пульса, увеличение легочной вентиляции, повышение обмена веществ и т. п.). Эти изменения обычно возникают еще до начала мышечной деятельности и определяют собой *предстартовое состояние*. Для более полной мобилизации сил организма перед работой рекомендуется проводить *разминку*. Развертывание различных физиологических функций при мышечной деятельности происходит не сразу, а постепенно. Поэтому начальный период работы называется *периодом врабатывания*. При длительной работе после окончания врабатывания возникает *устойчивое состояние*, т. е.

устанавливается динамическое равновесие между расходом энергетических ресурсов и их восстановлением.

Работа обычно сопровождается постепенным развитием *утомления*, которое сигнализирует о приближении к пределу функциональных возможностей организма, автоматически снижает интенсивность работы и предохраняет организм от чрезмерных отрицательных сдвигов. После окончания работы происходит *восстановление* энергетических запасов и функционального состояния всех органов и систем организма (восстановительный период).

Предстартовые реакции, врабатывание, утомление и восстановление характерны для любой физической работы. Наиболее ярко они выражены при спортивной деятельности, требующей большого напряжения психических и физических сил человека.

§ 1. Предстартовое состояние

Предстартовое состояние возникает еще до начала мышечной деятельности и способствует подготовке всех функций организма к выполнению работы.

Различают *предстартовое состояние*, возникающее за много часов и даже суток до начала соревнований, и *собственно стартовое* (непосредственно перед началом работы), являющееся продолжением и усилением предстартовых реакций.

В период ожидания соревнований предстартовые реакции могут то усиливаться, то ослабевать. Обычно они нарастают к началу мышечной деятельности и достигают максимума на линии старта.

В предстартовом состоянии изменяется деятельность многих систем организма. Основой этого является изменение функционального состояния *центральной нервной системы*, сопровождающееся изменениями в двигательном аппарате и вегетативных органах.

Предстартовые реакции обусловлены эмоциями, возникающими в связи с предстоящей деятельностью. Они особенно ярко выражены перед спортивными соревнованиями. Поэтому в этих условиях происходят наиболее резкие изменения в функциональном состоянии организма.

По механизму возникновения предстартовые реакции являются *условными рефлексами*. Раздражители, сигнализирующие о предстоящей мышечной деятельности, вызывают образование двигательной доминанты (см. стр. 239). Она особенно ярко проявляется на старте, когда все функции организма направлены на выполнение работы.

Условные рефлексы, лежащие в основе предстартовых реакций, могут быть *специфическими* и *неспецифическими*. Степень проявления первых обусловлена особенностями предстоящей мышечной деятельности: чем она интенсивнее, тем сильнее выраже-

ны предстартовые изменения. Неспецифические же предстартовые рефлексы не зависят от характера предстоящей работы, а обусловлены значимостью данного соревнования для спортсмена и другими, главным образом социальными, факторами. В каждом отдельном случае в предстартовом периоде могут преобладать или специфические или неспецифические реакции. Если преобладают специфические реакции, то степень предстартовых сдвигов соответствует трудности предстоящей работы. Например, на тренировочных занятиях у боксеров больше возрастают частота сердцебиений, кровяное давление и газообмен перед работой с большой грушей и меньше перед работой с малой грушей. У гимнастов газообмен также значительнее повышается перед выполнением более трудных упражнений. По данным Н. Н. Яковлева, концентрация глюкозы и молочной кислоты в крови у спортсмена на старте будет больше перед той работой, выполнение которой вызывает более значительное образование этих веществ.

При преобладании неспецифических реакций предстартовые сдвиги могут не соответствовать тем, которые возникают непосредственно при работе. Например, К. М. Смирнов, исследуя спортсменов в условиях соревнований, находил одинаковую частоту пульса у бегунов на 1500 м и у метателей диска, хотя мышечная деятельность в этих случаях весьма различна. Он же отметил различную степень предстартовых реакций перед выполнением одинаковых по длительности и интенсивности физических упражнений. Эти факты объясняются тем, что в условиях соревнований специфичность предстартовых реакций уменьшается в связи с влиянием других факторов. Поэтому прямая зависимость между особенностями предстартовых реакций и мощностью предстоящей работы отмечается не всегда.

Мощность предстоящей работы является только одним из факторов, определяющих характер предстартовых реакций. Степень их проявления зависит также от обстановки, в которой происходит ожидание старта, от состояния спортсмена, от типа его высшей нервной деятельности. При благоприятном соотношении всех этих условий предстартовые реакции протекают на оптимальном уровне, способствующем повышению работоспособности организма. При неблагоприятном стечении обстоятельств может возникать чрезмерное возбуждение или, наоборот, торможение физиологических функций, ведущее к понижению работоспособности.

А. Ц. Пуни путем психологических наблюдений установил, что предстартовые реакции могут проявляться в виде трех форм: *состояние боевой готовности, предстартовой лихорадки* и *предстартовой апатии*. Физиологические исследования подтвердили наличие этих форм предстартовых реакций.

В состоянии *боевой готовности* происходит оптимальное повышение возбудимости мозга и увеличение подвижности нервных

процессов. Изменения в центральной нервной системе обеспечивают соответствующие сдвиги в функциональном состоянии двигательного аппарата и вегетативных систем организма. Это проявляется в умеренном повышении обмена веществ и увеличении деятельности сердца и органов дыхания (учащается пульс, увеличиваются легочная вентиляция и потребление кислорода). Состояние боевой готовности — *наиболее эффективная форма* предстартовых реакций, обеспечивающая наилучшую работоспособность в предстоящей деятельности.

Предстартовая лихорадка характеризуется чрезмерно сильными процессами возбуждения в центральной нервной системе, вызывающими значительные изменения всех функций организма. Нарушение способности к дифференцировкам может вести к ряду тактических ошибок, снижающих спортивный результат. Особенно резко это проявляется в спортивных играх, но может быть и при циклической работе. Преждевременный уход со старта и чрезмерно высокий темп в начале дистанции служат примерами нарушения дифференцировок в связи с преобладанием возбуждения в центральной нервной системе.

Вегетативные сдвиги при этой форме предстартовых реакций чрезмерно велики. Учащение пульса, повышение температуры тела, концентрация глюкозы в крови достигают очень больших величин. Эта форма предстартовых реакций малоэффективна. Организм тратит много сил в период ожидания старта, в связи с чем работоспособность его снижается.

Предстартовая апатия характеризуется преобладанием тормозных процессов в центральной нервной системе. Изменения вегетативных функций при этой форме предстартовых реакций выражены мало. Например, содержание глюкозы в крови иногда становится даже ниже исходной величины. Концентрация же молочной кислоты в крови, в связи с понижением уровня окислительных процессов, наоборот, повышается (Н. Н. Яковлев). Предстартовая апатия может быть либо при недостаточной тренированности, либо при ожидании встречи с заведомо более сильным противником. Иногда это состояние возникает при перенесении старта на более позднее время. В этих случаях происходит постепенное понижение возбуждения в центрах и соответственное изменение в функциональном состоянии всех систем организма. Предстартовая апатия обычно *отрицательно* влияет на результаты спортивных выступлений. Лишь в некоторых случаях при такой форме предстартовых реакций спортсмены успешно выступают на соревнованиях. Это объясняется быстрым снятием тормозного состояния в начале работы в связи с поступлением в центральную нервную систему эфферентных импульсов от начавших работать мышц.

В процессе подготовки к старту характер предстартовых реакций может изменяться. Это обусловлено раздражениями, посту-

пающими из внешней и внутренней среды, в частности зависит от обстановки, в которой ожидается старт.

Степень и форма предстартовых реакций зависят от *тренированности* спортсмена. Уровень предстартовых изменений частоты сердцебиений и величины газообмена у более тренированных может быть относительно даже более высоким. При этом легочная вентиляция у них возрастает относительно меньше, а поглощение кислорода больше. Последнее объясняется более эффективным использованием его тканями. Выраженные вегетативные сдвиги у тренированных сочетаются с лучшей уравновешенностью нервных процессов, что обеспечивает высокую работоспособность.

Тренировка увеличивает устойчивость нервной системы по отношению к раздражителям, действующим на организм в период ожидания старта. Кроме того, повторные выступления на соревнованиях позволяют спортсмену правильнее оценивать свои возможности и возможности противника.

Особенности предстартовых реакций в известной степени зависят от *типа высшей нервной деятельности спортсмена.* У неуравновешенных лиц с преобладанием возбудительных процессов предстартовые реакции часто протекают по типу стартовой лихорадки.

Как отмечалось выше, предстартовое состояние в форме боевой готовности обеспечивает более высокую работоспособность. В связи с этим большое значение имеет возможность регулировать предстартовые реакции. В процессе тренировки спортсмен должен научиться управлять эмоциями при ожидании старта. Очень важна также правильная организация отдыха в дни и часы, предшествующие спортивному соревнованию. Для сохранения работоспособности в это время рекомендуется переключаться на другую деятельность. Длительное пребывание перед стартом в обстановке соревнований может быть неблагоприятным. Если у спортсмена с сильным уравновешенным типом высшей нервной деятельности это и не вызовет нежелательных реакций, то у возбудимых лиц в этих условиях работоспособность, как правило, снижается.

Одним из важных приемов, регулирующих предстартовые реакции, является *разминка.* При подборе упражнений, выполняемых при разминке, необходимо учитывать индивидуальные особенности предстартовых реакций. Эффект разминки обусловлен следующими физиологическими явлениями. Если в предстартовом состоянии преобладают тормозные процессы, то разминка, т. е. мышечная деятельность, может уменьшить или совсем снять это торможение. При преобладании же возбудительных процессов разминка, усиливая возбуждение в двигательном анализаторе, способствует ослаблению его в других центрах. Таким образом, благоприятное воздействие разминки при всех формах предстартовых реакций связано с установлением оптимальных соот-

ношений между возбудительными и тормозными процессами в центральной нервной системе.

Некоторое значение для регуляции предстартовых реакций имеет массаж, производимый незадолго до старта. Усиливая поток афферентных импульсов от рецепторов двигательного аппарата и кожи, массаж действует так же, как и разминка (но в меньшей степени). Примерно таков же механизм воздействия и глубоких повторных дыханий, которые рекомендуется производить при ожидании старта.

§ 2. Изменение состояния организма при разминке

Предстартовые изменения физиологических функций не могут обеспечить повышение работоспособности организма до необходимого уровня. Особенно это относится к предстартовым сдвигам, характеризующим предстартовые лихорадку и апатию. Поэтому для повышения работоспособности перед тренировочными занятиями и соревнованиями необходимо выполнять *разминку* — комплекс специальных упражнений.

Разминка состоит из *общей* и *специальной частей*. Первая имеет целью способствовать достижению оптимальной возбудимости центральной нервной системы и двигательного аппарата, повышению обмена веществ и температуры тела, усилению деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Вторая направлена на достижение оптимальной возбудимости именно тех звеньев двигательного аппарата, которые будут участвовать в предстоящей деятельности. Движения в специальной части разминки должны быть по координационной структуре, амплитуде, ритму, темпу, величине мышечного усилия такими же, как и при выполнении предстоящей работы.

Общая часть разминки может быть почти одинаковой во всех видах спорта; специальная же часть должна быть тесно связана со специализацией спортсмена. Например, при игре в баскетбол специальная часть разминки должна отражать специфические особенности игровой деятельности. При этом для повышения эффективности разминки отдельные приемы следует выполнять в условиях, по возможности приближенных к сложной игровой обстановке. Лыжник в общей части разминки может применять и бег, и гимнастические упражнения, в специальной же части ему необходимо побегать на лыжах, подняться в гору, выполнить несколько спусков.

Правильно организованная разминка способствует *повышению возбудимости и лабильности* нервных клеток и увеличению подвижности нервных процессов, что создает оптимальные условия как для возникновения новых временных связей в процессе обучения, так и для осуществления уже усвоенных двигательных

навыков в сложных условиях спортивной деятельности. Благодаря этому после разминки укорачивается время между стартовым сигналом и началом движений, улучшается ориентировка в обстановке, уменьшается количество неправильных реакций при ее изменениях.

В двигательном аппарате под влиянием разминки повышается *активность ферментов* и скорость протекания различных биохимических процессов. Возбудимость и лабильность скелетных мышц при этом повышаются.

Особенно велико значение разминки для деятельности систем, обеспечивающих *аэробную производительность* организма. Под влиянием разминки усиливается деятельность органов дыхания и сердца, происходит перераспределение крови, возникает рабочая гиперемия, повышаются обмен веществ и температура тела. Повышение температуры способствует более интенсивной диссоциации оксигемоглобина в тканях (см. стр. 74). Кроме того, оно ведет к понижению вязкости мышц и тем самым предохраняет от травм.

Физиологические сдвиги, вызванные разминкой, не исчезают сразу после ее прекращения, а оставляют следы, которые и обеспечивают повышение работоспособности при последующей деятельности. Например, при повторении работы легочная вентиляция, несмотря на ее полное восстановление в интервале отдыха, будет больше, чем при предшествующей работе. Этот факт объясняется наличием следовых явлений в центрах, способствующих более быстрой и полной мобилизации дыхания при повторной работе. Следовые явления после работы зависят от ее длительности и интервала отдыха между предварительной работой и последующей. Например, предварительная 10-минутная работа вызывает большее увеличение легочной вентиляции, чем 5-минутная, а 10-минутный интервал отдыха при этом более эффективен, чем 15-минутный (табл. 21).

Таблица 21

Влияние предыдущей работы на легочную вентиляцию при последующей работе (по Б. С. Гиппенрейтеру)

Продолжительность (мин.)		Легочная вентиляция (л)				
		за 5 мин. работы			за 1 мин. перед началом работы	
1-й работы	перерыва	1-й работы	2-й работы	разница	1-й работы	2-й работы
10	10	251,0	308,9	57,9	9,2	9,0
10	15	220,9	265,1	44,2	7,1	7,3
5	10	238,3	258,8	20,5	7,7	7,6
5	15	253,5	265,1	11,6	8,2	8,3

Предварительная работа укорачивает время до начала *потоотделения* при последующей работе. Это объясняется сохранением повышенной температуры тела в течение 20—30 мин. после выполнения первой работы.

Таким образом, благоприятное воздействие разминки заключается не только в возникновении кратковременных положительных физиологических сдвигов, но и в сохранении относительно длительных следовых явлений, обеспечивающих повышение работоспособности.

Оптимальная длительность разминки и длительность интервала отдыха между ее окончанием и началом работы определяются многими факторами: видом спортивной деятельности, степенью тренированности спортсменов, метеорологическими условиями и т. п. В среднем разминка продолжается 10—30 мин. Необходимо, чтобы при ней уже началось потоотделение, которое свидетельствует о готовности теплорегуляционных механизмов к повышенным требованиям во время работы.

Лабораторные исследования показали, что 3—8-минутный интервал отдыха между разминкой и началом работы является наиболее оптимальным. В практике спортивной деятельности эти интервалы обычно более продолжительны. Поэтому следует непосредственно перед стартом выполнять дополнительно несколько движений, характерных для предстоящей работы.

Разминка не должна вызывать ни излишнего возбуждения организма, ни тем более утомления. В связи с этим количество работы, выполняемое при разминке, должно быть строго индивидуализировано. Кроме того, для предупреждения утомления мышц при разминке целесообразно нагружать не только мышцы, которым предстоит основная работа, но и те, которые не будут участвовать в ее выполнении. Хронаксиметрические исследования мышц после напряженной работы показали, что хронаксия не участвовавших в работе, активно расслабленных при этом мышц заметно уменьшается. Это косвенно свидетельствует о повышении лабильности, а следовательно, и работоспособности одних мышц при работе других. При подборе упражнений для разминки надо иметь в виду эту закономерность.

§ 3. Врабатывание

Повышение работоспособности организма в начале работы называется *врабатыванием*. Оно обусловлено усилением деятельности всех физиологических систем, обеспечивающих выполнение работы.

В физиологическом механизме врабатывания важное место принадлежит созданию специфической для данной деятельности доминанты. Этому способствует усиление проприоцептивных и интероцептивных импульсов. Наличие доминанты обеспечивает

необходимую координацию двигательных и вегетативных функций.

В повышении работоспособности в процессе мышечной деятельности большую роль играет автоматически действующая регуляция функций. При этом чем интенсивнее работают мышцы, тем резче выражены изменения во внутренней среде и тем сильнее проприоцептивная и интероцептивная афферентация, рефлекторно регулирующая деятельность организма. Усиление афферентных импульсов изменяет функциональное состояние соответствующих центров и способствует более полной мобилизации ресурсов организма.

Врабатывание следует рассматривать как *приспособление* организма к новому уровню деятельности, как обеспечение возможности выполнять работу необходимой интенсивности.

В практике спорта хорошо известно, что работоспособность при мышечной деятельности возрастает постепенно. Например, при прыжках и метаниях более высокие результаты чаще достигаются при повторных попытках. Эта закономерность менее ярко проявляется при длительной работе умеренной интенсивности. Однако и здесь, если это не идет вразрез с тактическим замыслом, скорость передвижения в начале работы должна быть несколько меньшей, чем на последующих километрах.

Адаптация всех систем организма к деятельности на высоком уровне, необходимом при физической работе, происходит преимущественно условнорефлекторным путем. При этом следует различать условнорефлекторные пусковые воздействия, обеспечивающие переход от состояния покоя к работе, и воздействия, регулирующие деятельность организма непосредственно при работе. О значении условнорефлекторных раздражителей для процессов врабатывания свидетельствуют многие факты. Например, предуведомление человека о предстоящей тяжелой и длительной работе удлиняет период врабатывания.

Более длительным бывает врабатывание при выполнении работы сразу же после пробуждения, т. е. при наличии в коре больших полушарий остаточного торможения, связанного со сном (М. Я. Горкин).

В основе врабатывания лежит изменение функционального состояния мозга и межцентральных отношений. В начале напряженной работы во многих соматических и вегетативных центрах возникает *торможение* (Ю. И. Данько). Это происходит по механизму отрицательной индукции в связи с сильным возбуждением двигательных центров. Тормозная фаза, характерная для начала врабатывания, сменяется возбуждением, обеспечивающим повышение работоспособности. Торможение в начале работы выражено тем резче, чем труднее и непривычнее работа. По мере развития тренированности тормозная фаза укорачивается. О постепенном уравновешивании возбудительно-тормозных нервных

процессов при врабатывании свидетельствует изменение условнорефлекторной деятельности в это время. В начале работы удлиняется скрытый период и уменьшается сила многих условных рефлексов. В конце врабатывания условнорефлекторная деятельность нормализуется.

Изменение в деятельности нервных центров при врабатывании можно наблюдать путем регистрации электрических потенциалов мозга. В начале работы в связи с временным нарушением нервных процессов происходят значительные изменения показателей электроэнцефалограммы (увеличение частоты и уменьшение амплитуды альфа-ритма, чередование альфа-ритма с высокочастотными колебаниями бета-ритма и др.). В конце врабатывания показатели электроэнцефалограммы мало отличаются от исходных.

Не все системы организма настраиваются на рабочий уровень одновременно. Двигательный аппарат, обладающий относительно высокой возбудимостью и лабильностью, настраивается быстрее, чем вегетативные системы. Однако и для повышения работоспособности скелетных мышц требуется определенное время. Например, скорость бега на 100 м на 1-й сек. составляет в среднем 55% от максимальной, на 2-й — 76% и лишь на 5—6-й сек. достигает максимума. Такое относительно медленное повышение скорости бега зависит от биомеханических особенностей старта и от постепенного врабатывания двигательного аппарата.

Включение в необходимый ритм работы отдельных внутренних органов и повышение различных показателей их функционального состояния происходят не одновременно. Сердечный ритм *учащается* уже на первых секундах работы. В большинстве случаев к концу 1-й мин. работы он почти достигает максимального уровня (рис. 94). В одних случаях учащение сердцебиений происходит плавно, в других — скачкообразно. Иногда при этом возникают экстрасистолы, называемые «экстрасистолами включения» (С. П. Летунов и В. В. Матов). Укорочение сердечных циклов в начале работы обычно сочетается с *уравниванием* их длительности.

В некоторых же случаях при врабатывании происходит усиление синусовой аритмии, что объясняется «поиском» оптимального для данных условий ритма. Укорочение и уравнивание сердечных циклов при врабатывании обусловлено усилением влияния на сердце *симпатических нервов* и торможением блуждающих. Сердечный ритм имеет тесные связи с дыхательными движениями. При этом чем выше частота дыханий, тем стабильнее длительность сердечных циклов.

Увеличение *систолического объема крови* при врабатывании почти не отстает от учащения сердечного ритма. Современные исследования показали, что уже первое сокращение сердца при работе обеспечивает увеличенный выброс крови. Это обусловлено

увеличением сократимости миокарда, в связи с чем сердце более полно освобождается от остаточного объема крови.

Артериальное давление очень быстро возрастает уже в начале работы. При этом максимальное давление часто повышается волнообразно, что может быть объяснено несоответствием между временем расширения периферических сосудов и увеличением объема циркулирующей крови.

Врабатывание в отношении дыхательных функций происходит в течение нескольких минут. В начале работы доставка кислоро-

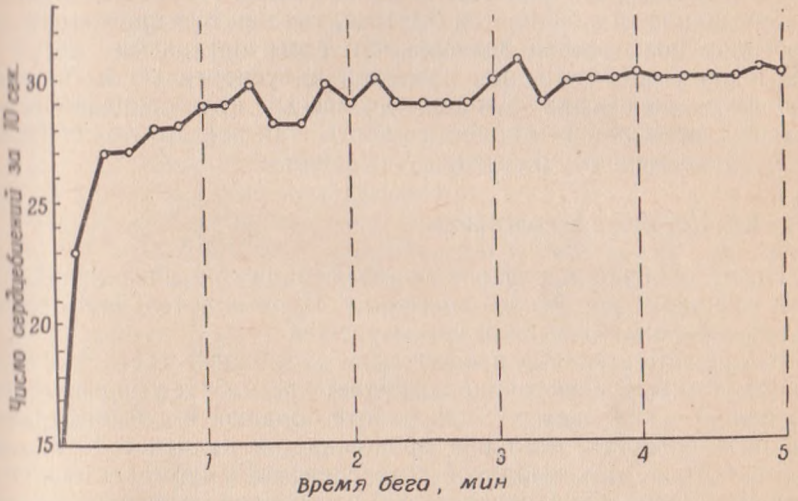


Рис. 94. Учащение сердцебиений в период врабатывания у мастера спорта С. П. при беге на 5000 м в условиях соревнования

да меньше потребности в нем. Поэтому при врабатывании образуется *кислородный долг*. Например, в одном из исследований при работе на велоэргометре, для выполнения которой было необходимо 3,01 л кислорода в 1 мин., фактически поглощалось в 1-ю мин. 1,4 л, во 2-ю — 1,96 л, в 3-ю — 2,06 л, в 4-ю — 2,03 л, в 5-ю — 2,17 л. Таким образом, за 5 мин. работы в этих условиях кислородный долг достиг 5,43 л (А. Д. Лантош).

В конце врабатывания при длительной работе умеренной интенсивности поглощение кислорода становится равным требуемой величине.

При спортивной деятельности наблюдаются те же закономерности в процессах врабатывания, что и при лабораторных экспериментах. Но если при дозированной работе период врабатывания обычно заканчивается в течение 1—3 мин., то при спортивных упражнениях он может иметь разную длительность. Это зависит от характера выполняемой работы, степени тренированно-

сти спортсмена, его индивидуальных особенностей и функционального состояния в день работы. Например, по данным М. Я. Горкина, врабатывание при гребле на 2000 м заканчивается лишь на 7—9-й мин. работы. У более тренированных лиц при прочих равных условиях оно осуществляется быстрее, чем у нетренированных. Чем быстрее заканчивается врабатывание, тем выше производительность работы. Правильно организованная разминка способствует укорочению периода врабатывания.

Явления, сходные с врабатыванием, могут возникать при увеличении мощности работы на ее протяжении. Но в этих случаях врабатывание заканчивается быстрее, так как оно происходит на фоне уже повышенной деятельности всего организма.

В период врабатывания, несмотря на ускоренную мобилизацию физиологических функций, не всегда целесообразно стремиться к предельной мощности работы, так как это может вести к преждевременному развитию утомления.

§ 4. Устойчивое состояние

После окончания периода врабатывания при длительной работе возникает *устойчивое состояние*. Производительность работы при этом оказывается резко возросшей.

Различают *истинное* и *кажущееся* устойчивое состояние. Истинное устойчивое состояние возникает при работе умеренной интенсивности, кажущееся — при работе большой и субмаксимальной интенсивности, если она продолжается не менее 3—5 мин. При работе же максимальной интенсивности и субмаксимальной, длящейся менее указанного срока, устойчивое состояние не возникает — именно в связи с краткостью и высокой интенсивностью работы.

Истинное устойчивое состояние характеризуется высокой согласованностью работы двигательного аппарата и вегетативных органов. Это обеспечивает кислородную потребность организма, в связи с чем внутренняя среда остается при работе почти неизменной. Энергетические ресурсы организма в значительной степени восстанавливаются в процессе работы.

Для поддержания устойчивого состояния при длительной работе необходима мобилизация всех систем организма, в первую очередь органов кровообращения и дыхания. Частота сердцебиений, минутный объем крови, легочная вентиляция и потребление кислорода устанавливаются при этом на необходимом для данной работы уровне.

При длительной работе в скелетных мышцах преобладают аэробные реакции, что обеспечивает почти полный ресинтез гликогена. Молочная кислота почти не накапливается в мышцах и почти не диффундирует в кровь, что обеспечивает сохранение кислотно-щелочного равновесия.

Для поддержания устойчивого состояния большое значение имеет ресинтез макроэргических фосфорных соединений. Существенную роль при длительной работе играет переключение с гликолитического ресинтеза богатых энергией фосфатных связей на окислительный. Опыты на животных показали, что искусственное уменьшение окислительного фосфорилирования затрудняет возникновение устойчивого состояния (Н. Н. Яковлев).

Механизмы возникновения устойчивого состояния при длительной работе имеют индивидуальные различия. У одних людей повышенная доставка кислорода обеспечивается главным образом увеличением легочной вентиляции. У других при относительно небольшом увеличении этого показателя устойчивое состояние обусловлено высоким коэффициентом диффузии кислорода в легких и повышенной его утилизацией. В некоторых случаях устойчивое состояние достигается в основном путем повышения функций органов кровообращения, что сочетается с относительно умеренным усилением внешнего дыхания.

При кажущемся устойчивом состоянии потребление кислорода может быть близким к максимально возможной для данного человека величине или даже равным ей. Несмотря на это, потребность в кислороде все же полностью не удовлетворяется, и в каждый момент работы образуется и постепенно нарастает кислородный долг. В связи с необходимостью усилить доставку кислорода к тканям резко повышаются требования к органам кровообращения. Частота сердечных сокращений и минутный объем крови при кажущемся устойчивом состоянии близки к предельным величинам. Кислородная недостаточность ведет к усилению анаэробных процессов. В результате в мышцах, а затем и в крови возрастает *концентрация молочной кислоты* и происходят значительные сдвиги pH в кислую сторону.

Таким образом, при кажущемся устойчивом состоянии внутренние органы, работая на пределе, не могут полностью обеспечить высокую кислородную потребность. О наличии устойчивого состояния в этих случаях говорят лишь потому, что физиологические процессы, постепенно усиливаясь в периоде врабатывания, достигают почти предела и удерживаются на этом уровне в течение относительно длительного времени (6—10 мин.). На рис. 95 схематически представлено потребление кислорода при истинном и кажущемся устойчивом состоянии. В первом случае потребление кислорода соответствует потребности в нем, во втором случае этого соответствия нет.

Работа при кажущемся устойчивом состоянии является очень тяжелой, требующей максимального напряжения как двигательного аппарата, так и всех систем, обеспечивающих его деятельность.

Стабилизация физиологических процессов, называемая также «устойчивым состоянием», может наступать и при повторной

работе, например при многократном пробегании отрезков дистанции на тренировочном занятии. В этих условиях сначала прогрессивно возрастают при каждой последующей работе частота сердцебиений, легочная вентиляция, потребление кислорода, содержание углекислоты в альвеолярном воздухе и другие физио-

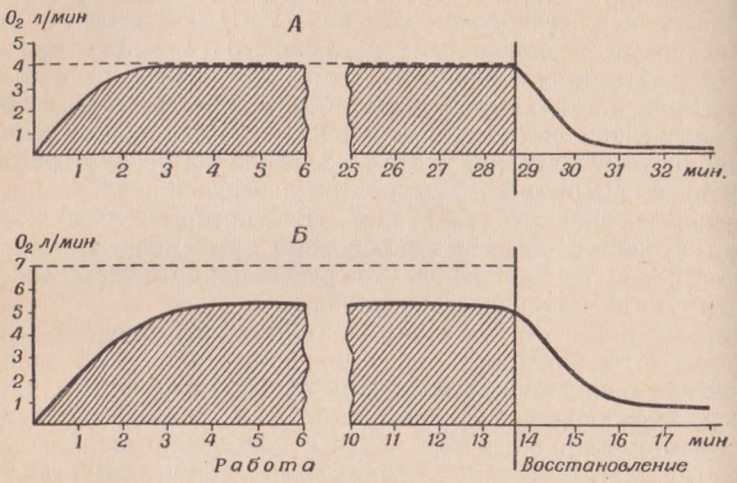


Рис. 95. Потребление кислорода при работе (заштрихованная площадь) и кислородный долг при работе, характеризующейся истинным (*А*) и кажущимся (*Б*) устойчивым состоянием

логические показатели, затем период врабатывания заканчивается и дальнейшее повторение работы осуществляется при стабилизации физиологических функций.

§ 5. «Мертвая точка» и «второе дыхание»

Напряженная работа не может продолжаться длительное время. Через несколько минут или даже секунд такой работы наступающие в организме изменения заставляют прекратить мышечную деятельность. Фактором, ограничивающим продолжительность такой работы, являются изменения во внутренней среде организма, способствующие развитию торможения в нервных центрах, которое возникает в связи с усилением афферентных импульсов.

Большую роль в ограничении продолжительности интенсивной работы играют также постепенное нарушение внутриклеточного обмена и обусловленное этим изменение функционального состояния мозга, сердца и скелетных мышц.

При менее напряженной работе, характеризующейся устойчивым состоянием, также может возникать несоответствие меж-

ду деятельностью двигательного аппарата и внутренних органов. Но здесь это несоответствие выражено менее резко, в связи с чем его можно преодолеть и в известной мере восстановить работоспособность. Такое временное снижение работоспособности называют *«мертвой точкой»*, а состояние, возникающее после ее преодоления, — *«вторым дыханием»*.

«Мертвую точку» и «второе дыхание» у спортсменов впервые обнаружил Кольб (1888). Позднее Эвиг (1926) подробно описал

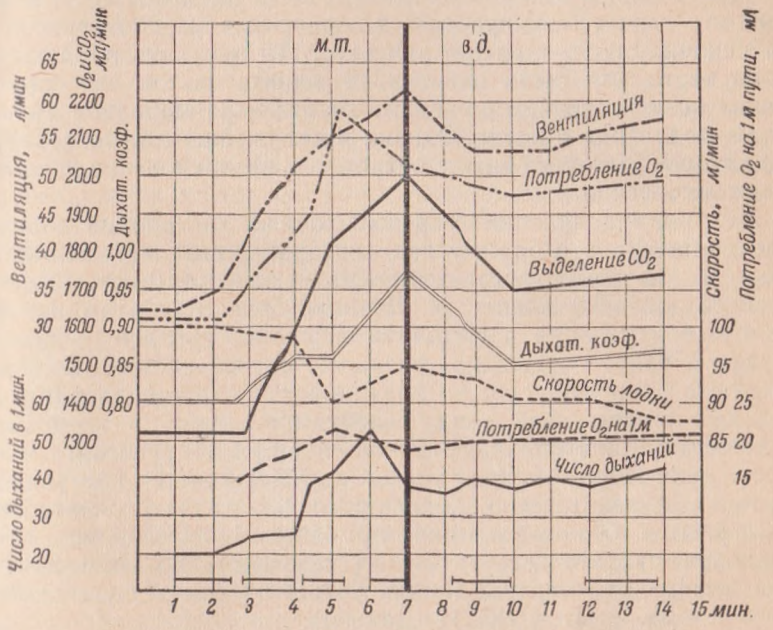


Рис. 96. Изменение в состоянии «мертвой точки» (*м. т.*) и «второго дыхания» (*в. д.*) дыхательных функций и скоростей передвижения лодки у гребцов (по Эвигу)

эти состояния у гребцов. Он отметил, что при «мертвой точке» резко учащается дыхание, увеличиваются легочная вентиляция, поглощение кислорода и выведение углекислоты (рис. 96). Несмотря на увеличение легочной вентиляции при «мертвой точке» напряжение углекислоты в крови и в альвеолярном воздухе повышается. Учащение дыхания при этом сочетается с некоторым уменьшением его амплитуды и нарушением ритма. Частота сердцебиений резко увеличена, кровяное давление повышено, pH крови снижено до 7,2. Артерио-венозная разность по кислороду при «мертвой точке» резко увеличена.

При выходе из «мертвой точки» поглощение кислорода и артерио-венозная разность сразу же уменьшаются. Легочная же вентиляция и выведение углекислоты некоторое время еще повышены, что объясняется необходимостью освобождения организма от накопившейся углекислоты. Постепенно при «втором дыхании» происходит относительное восстановление кислотно-щелочного равновесия.

При «мертвой точке» начинается *потоотделение*, резко усиливающееся при «втором дыхании». Это свидетельствует о настройке теплорегуляционных механизмов на необходимый уровень, что играет большую роль в поддержании работоспособности. Усиление потоотделения при «втором дыхании» наблюдается столь часто, что были попытки объяснить выход из «мертвой точки» освобождением организма от избытка молочной кислоты путем выделения с пóтом. Однако в дальнейшем было доказано, что «второе дыхание» может опережать возникновение усиленного потоотделения.

Механизм появления «мертвой точки» не вполне выяснен. Предполагают, что она обусловлена временным нарушением соответствия в деятельности скелетных мышц и органов, обеспечивающих доставку кислорода. Возникающие при этом неблагоприятные изменения в состоянии нервных центров усиливают разлад в работе отдельных физиологических систем. Выход из «мертвой точки» обусловлен прежде всего восстановлением нормальных соотношений между возбудительными и тормозными процессами в центральной нервной системе. Нарушение нервной деятельности при «мертвой точке» подтверждается наступающими при ней некоторыми изменениями показателей электроэнцефалограммы. О преобладании тормозных процессов при «мертвой точке» свидетельствует также угнетение условных рефлексов. При выходе из «мертвой точки» условнорефлекторная деятельность нормализуется (Ю. И. Данько).

Возникающее при «мертвой точке» несоответствие в деятельности отдельных систем организма может быть преодолено не при всякой работе. Например, это не наблюдается при работе максимальной, а иногда и субмаксимальной интенсивности. «Второе дыхание» в этих случаях не наступает и работа продолжается при нарастающем несоответствии в деятельности отдельных физиологических систем.

При разной по длительности и интенсивности работе «мертвая точка» возникает в разные сроки. Например, при беге на 5 и 10 км — через 5—6 мин. после начала работы; при беге на более длинные дистанции — позднее.

Время возникновения, продолжительность и степень проявления «мертвой точки» зависят от многих факторов. Главнейшие из них — степень тренированности спортсмена и интенсивность выполняемой работы. У более тренированных «мертвая точка» на-

ступает относительно позднее и протекает менее тяжело, иногда почти незаметно. Быстрое включение в интенсивную деятельность ускоряет возникновение «мертвой точки» и усиливает ее. При постепенном же увеличении интенсивности работы «мертвой точки» может и не быть. Проведение разминки в одних случаях предупреждает, в других облегчает явления «мертвой точки» и способствует более быстрому наступлению «второго дыхания».

Преодоление «мертвой точки» требует значительного *волевого напряжения.* В процессе тренировочных занятий спортсмен должен быть приучен к неприятным ощущениям, возникающим при кислородной недостаточности и накоплении в организме кислых продуктов обмена. Наступлению «второго дыхания» способствуют усиленные дыхательные движения. Особенно эффективны при этом повторные глубокие выдохи, освобождающие организм от накопившейся уже углекислоты и тем самым способствующие восстановлению кислотно-щелочного равновесия. Преодоление «мертвой точки» может быть ускорено понижением интенсивности работы. Но это, как и медленный темп в начале работы, не может быть рекомендовано при соревнованиях. Нецелесообразно это и на тренировочных занятиях, в процессе которых должна происходить адаптация организма к деятельности в условиях значительно измененной внутренней среды.

§ 6. Утомление

Даже оптимальная работа на уровне устойчивого состояния не может продолжаться очень долго, так как энергетические ресурсы организма *ограничены*: с их исчерпанием должна прекратиться и работа. В условиях целостного организма полного исчерпания энергетических ресурсов не бывает. Это объясняется тем, что под влиянием работы в организме постепенно развивается особое физиологическое состояние — *утомление*, которое сигнализирует о приближении к существенным биохимическим и функциональным изменениям, автоматически снижает работоспособность и предохраняет от чрезмерных сдвигов.

Утомлением называют состояние, возникшее как следствие работы и проявляющееся в изменении характера координации функций, в понижении работоспособности и в ощущении усталости. Утомление — не результат истощения, а лишь сигнал о его возможности. Даже у очень утомленного человека имеются еще значительные энергетические ресурсы. Этот «аварийный запас» при необходимости может быть использован благодаря волевому, эмоциональному или фармакологическому снятию утомления. В этом случае происходит «работа из последних сил». Большую роль в таком снятии утомления играет симпатическая нервная система.

Физиологическая природа утомления сложна. Многочислен-

ные факты показывают, что основным процессом, приводящим к снижению работоспособности, является постепенное *угнетение деятельности центральной нервной системы*. Под влиянием длительной работы большой и умеренной интенсивности возбудимость и лабильность нервных клеток постепенно снижается. Это при резко выраженном утомлении приводит к развитию запредельного торможения. Нарушение должного соотношения между процессами возбуждения и торможения ведет к угашению двигательной доминанты, ухудшению координации движений, разладу в деятельности двигательного аппарата, дыхательной, кровеносной и других систем. Торможение обусловлено прекращением проведения импульсов через синапсы, прилегающие к нервным клеткам. Вследствие этого торможение, возникающее при утомлении, играет охранительную роль, защищая нервные клетки от истощения (И. П. Павлов).

Развитию утомления способствуют недостаток кислорода, накопление продуктов обмена веществ, расходование энергетических ресурсов. Связанные с этим изменения внутриклеточного метаболизма снижают возбудимость и лабильность нервных клеток, что ведет к развитию запредельного торможения.

Начало утомления характеризуется тем, что привычный стереотип движений начинает изменяться. Это обусловлено возникновением новой комбинации в деятельности нервных клеток, благодаря чему создается возможность в течение какого-то времени еще поддерживать высокую работоспособность. Например, конькобежец, бежавший при определенной длине и частоте шагов, при утомлении может некоторое время поддерживать высокую скорость путем учащения шагов и уменьшения их длины. Однако это продолжается недолго. По мере развития утомления неизбежно уменьшается частота шагов, что ведет к падению скорости (В. С. Фарфель).

Снижение работоспособности при утомлении связано также с изменениями в самом двигательном аппарате. В этом случае уменьшается возбудимость и лабильность скелетных мышц, сокращения становятся более слабыми и медленными (рис. 55), особенно затрудняется расслабление — развивается *«контрактура утомления»*. Проведение импульсов через нервно-мышечные окончания ухудшается. Величина коэффициента полезного действия мышцы уменьшается. Эти функциональные изменения происходят в связи с нарушением нервной регуляции мышечной деятельности, а также под влиянием физико-химических и биохимических изменений, совершающихся в самих мышечных волокнах при длительной работе. Значительную роль при этом играет накопление молочной кислоты и других продуктов обмена веществ, а также постепенное расходование веществ, богатых энергией (АТФ, креатинфосфат, углеводы и др.). В ряде случаев существенным фактором утомления является недостаток кислорода.

При длительной работе недостаточное снабжение тканей кислородом может возникнуть из-за утомления дыхательных мышц.

В связи со спецификой физиологических процессов при разных видах физической работы конкретные причины утомления, возникающие в процессе выполнения упражнений, наряду с общими чертами имеют некоторые особенности.

При циклической работе *максимальной интенсивности* основное значение имеет способность центральной нервной системы и двигательного аппарата производить работу в высоком темпе. Главной причиной снижения работоспособности при кратковременной работе максимальной интенсивности являются *уменьшение подвижности нервных процессов* и развитие торможения в нервных центрах. Это торможение есть результат сильного возбуждения под влиянием высокого ритма и темпа афферентных импульсов, посылаемых работающими мышцами. Большое значение имеет изменение функциональных свойств самих мышц.

Физиологические причины, обусловливающие возникновение утомления при циклической работе *субмаксимальной интенсивности*, многообразны. Во-первых, здесь, как и при работе максимальной интенсивности, происходит постепенное *угнетение* деятельности нервных центров из-за высокого темпа работы. Этому угнетению способствует резкий *недостаток кислорода*: кислородный долг достигает предельно возможных величин. В связи с недостатком кислорода и анаэробным характером внутриклеточного метаболизма значительно увеличивается расходование веществ, богатых энергией, и накапливаются продукты обмена, в частности молочная кислота. Эти изменения происходят не только в мышечных клетках, но и в нервных, способствуя угнетению их деятельности.

При циклической работе *большой интенсивности*, т. е. при работе на уровне кажущегося устойчивого состояния, существенную роль в развитии утомления играет длительно действующая гипоксия. Кислородный долг при этой работе хотя и не так велик, как при работе субмаксимальной интенсивности, но все же значителен и действует на ткани тела длительно, в течение многих минут. Это приводит к снижению работоспособности центральной нервной системы и двигательного аппарата. Определенную роль в угнетении нервных центров на длинных дистанциях может играть монотонное действие на нервные клетки афферентных импульсов, периодически посылаемых работающими мышцами.

При циклической работе *умеренной интенсивности* основной причиной развития утомления является возникновение *запредельного торможения* под влиянием многократного однообразного раздражения нервных центров афферентными импульсами. Угнетение деятельности нервных центров при работе умеренной ин-

тенсивности приводит к расстройству координации движений.

Угнетению центральной нервной системы, анализаторов и двигательного аппарата способствует часто наблюдаемое уменьшение содержания сахара в крови, происходящее из-за расходования запасов углеводов. Известную роль, особенно в конце работы, может играть иногда возникающий в связи с утомлением дыхательных мышц *недостаток кислорода*.

Обильное потоотделение во время длительных спортивных упражнений сопровождается значительной потерей *хлоридов* и изменением количественного соотношения ионов *натрия, калия* и *кальция, хлора* и *фосфора* в крови и тканях тела, что также ведет к понижению работоспособности.

Утомление при длительной работе в условиях высокой температуры и большой влажности окружающей среды может усиливаться в результате *перегревания*. Это нарушает деятельность центральной нервной системы и может привести к тепловому удару (головная боль, помутнение сознания, а в тяжелых случаях потеря его). Фактором, способствующим развитию утомления, является и *охлаждение* организма.

Ациклическая работа также приводит к утомлению. Основную роль в развитии утомления при физических упражнениях этого типа играет изменение функционального состояния *нервных центров*. Во время спортивных игр, когда приходится решать сложные двигательные задачи, предъявляются высокие требования к *подвижности* нервных процессов. Наличие многообразных меняющихся раздражителей, подчас противоположных по сигнальному значению, создает условия для «сшибки» нервных процессов (И. П. Павлов) и для возникновения запредельного торможения. В ряде случаев при ациклической работе, характеризующейся высокой интенсивностью (баскетбол, хоккей и др.), понижение работоспособности может быть обусловлено и изменениями *вегетативных функций*. Большую роль при этом играет накопление кислородного долга.

При *силовых* и *скоростно-силовых упражнениях* в тяжелой и легкой атлетике необходима высокая мобилизационная способность нервных центров — способность развить максимальную деятельность за короткое время. Многократное повторение этих упражнений также ведет к утомлению центральной нервной системы.

Основная причина утомления при *статических усилиях* состоит в относительно быстром развитии запредельного торможения в нервных центрах под влиянием непрерывного мощного потока афферентных импульсов от напряженных мышц.

Степень функциональных сдвигов в организме при утомлении и быстрота восстановления в период отдыха зависят от тренированности человека. Та работа, которая у нетренированных вызывает значительное утомление, сопровождающееся нарушением

физиологических функций, у тренированного может сопровождаться умеренными функциональными сдвигами и приятным чувством небольшой усталости. Борьба с утомлением должна вестись не путем искусственного снятия этого состояния возбуждающими средствами, а путем *правильно организованной* тренировки.

Следовательно, утомление является *нормальным физиологическим* состоянием. Оно служит сигналом не только приближения к предельной зоне физиологических изменений, но и того, что работа произвела необходимое воздействие на организм.

§ 7. Восстановительные процессы

Физиологические процессы, обеспечивающие восстановление измененных при работе функций организма, называются *восстановительными*. Время же, в течение которого происходит восстановление, называется *восстановительным периодом*.

Восстановительные процессы происходят не только после окончания той или иной деятельности, но и непосредственно при ее выполнении. Однако во время работы процессы диссимиляции все же преобладают над процессами ассимиляции. Нарушение баланса этих процессов выражено тем резче, чем больше интенсивность работы и чем меньше подготовлен к ней организм. Только при длительной работе, характеризующейся устойчивым состоянием, устанавливается динамическое равновесие между расщеплением богатых энергией веществ и их ресинтезом. Однако и при этой работе в конце концов процессы диссимиляции начинают преобладать, что ведет к понижению работоспособности.

В восстановительном периоде, наоборот, преобладают процессы ассимиляции. Пополнение энергетических запасов происходит при этом с *превышением исходного уровня* (суперкомпенсация), что имеет большое значение для повышения работоспособности.

В восстановительном периоде устраняются изменения во внутренней среде организма, часто возникающие при мышечной деятельности, возвращаются к исходному уровню возбудимость, лабильность и другие показатели функционального состояния тканей, повышается работоспособность.

Восстановительные процессы протекают *волнообразно*, в несколько фаз. Принято различать *раннюю* и *позднюю* фазы восстановления. Ранняя фаза восстановления после легкой работы заканчивается через несколько минут, после тяжелой — в течение нескольких часов. Поздние же фазы восстановления заканчиваются через несколько суток после произведенной работы.

Сразу после окончания деятельности работоспособность организма в связи с утомлением понижена. Этот период восстановления называется *фазой пониженной работоспособности*. В даль-

нейшем работоспособность восстанавливается и, продолжая возрастать, становится выше исходной. Этот период называется *фазой повышенной работоспособности.* Через некоторое время после этого работоспособность постепенно вновь снижается до исходного уровня.

Длительность фаз пониженной и повышенной работоспособности зависит от степени тренированности и от особенностей выполненной работы. Например, было установлено, что после жима штанги фаза пониженной работоспособности длится в среднем около 7—12 мин., затем работоспособность повышается и на не-

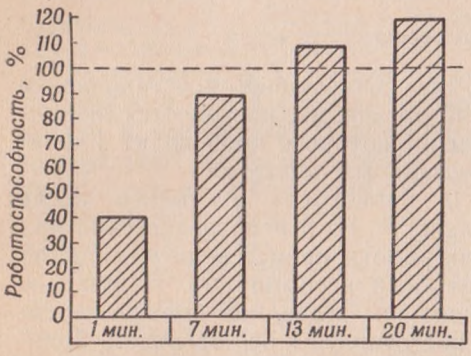


Рис. 97. Восстановление работоспособности после жима штанги двумя руками «до отказа» в зависимости от длительности отдыха (по Б. С. Гиппенрейтеру).
Горизонтальная пунктирная линия — исходная величина работоспособности, взятая за 100%; заштрихованные столбики — работоспособность при повторной работе через разные интервалы отдыха



Рис. 98. Сила мышц кисти на 30-й сек., 2-й и 5-й мин. и длительность повторной статической работы на 6-й мин. после выполнения первой работы (по В. М. Волкову и А. В. Ромашову).
Пунктирная линия — исходные величины

которое время становится выше исходной (рис. 97). У менее тренированных лиц фаза пониженной работоспособности длительнее, чем у более тренированных.

Динамика восстановительных процессов определяет *готовность к повторной деятельности.* Наиболее точным показателем восстановления работоспособности служит максимальный объем повторной работы, которая может быть выполнена человеком. Однако в условиях спортивной практики этот прием не всегда применим. Поэтому о восстановлении работоспособности в данных условиях принято судить по динамике восстановления различных физиологических показателей. Одни исследователи считают наиболее целесообразным изучать восстановление двигательных функций, другие — восстановление показателей сердечно-сосудистой системы и энергетики организма. Результаты при этом получаются разные, так как восстановление отдельных

функций зависит от особенностей работы и не каждая из них может быть критерием восстановления общей работоспособности. Например, после выполнения статических усилий восстановление силы кисти происходит быстрее, чем восстановление выносливости, от которой зависит объем выполняемой работы (рис. 98). После динамической работы максимальной интенсивности восстановление работоспособности лучше всего коррелирует с восстановлением легочной вентиляции и потребления кислорода и хуже — с восстановлением сердечного ритма (В. М. Волков и А. В. Ромашов). При работе субмаксимальной интенсивности для восстановления работоспособности большое значение имеет ликвидация кислородного долга. Кислород же необходим для ресинтеза энергетических запасов, использованных при работе. Наличие кислородного долга служит показателем неполного восстановления этих запасов. Ликвидация кислородного долга происходит в течение различного времени.



Рис. 99. Энергетические траты в условиях основного обмена у лыжников в подготовительном и соревновательном периодах тренировки (по В. В. Михайлову).

По вертикали — величина энергетических трат (ккал); по горизонтали — даты тренировочных микроциклов; стрелками обозначены дни после отдыха; пунктирные линии — стандартные величины энергетических трат (по Гаррису — Бенедикту)

Это зависит от величины долга и интенсивности процессов восстановления. Но, каким бы большим ни был кислородный долг, ликвидация его обычно продолжается не более *1,5—2 час.* Однако, несмотря на погашение кислородного долга, потребление кислорода длительное время может быть выше исходной величины. Это обусловлено увеличением интенсивности окислительных процессов в восстановительном периоде. Расход энергии при этом повышен (рис. 99). Усиление окислительных процессов в послерабочем периоде ведет к относительно более резкому снижению оксигенации крови при задержке дыхания (рис. 100).

Частота сердцебиений и минутный объем крови резко снижаются уже в первую минуту после окончания работы. Но дальнейшее урежение сердечного ритма происходит относительно медленно, затягиваясь иногда на многие часы. Кровяное давление, как правило, быстро возвращается к исходному уровню. Иногда оно становится даже ниже дорабочих величин, что зависит от сохраняющегося после работы расширения сосудистого русла.

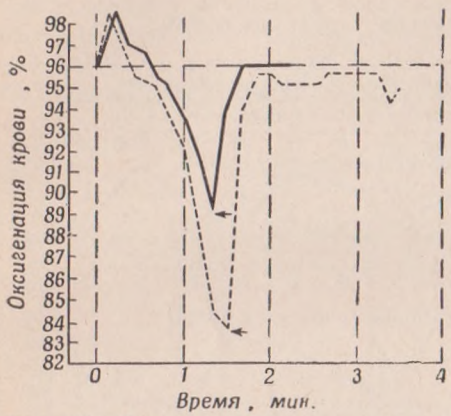


Рис. 100. Изменения оксигенации крови при задержке дыхания у лыжников до (сплошная линия) и после (пунктирная линия) участия в гонке на 15 км

Большое значение для восстановления работоспособности имеет *нормализация внутренней среды* организма. Восстановление pH крови и ее щелочных резервов зависит от длительности и интенсивности работы. Например, после бега на 200 и 10 000 м эти показатели восстанавливаются быстрее, чем после бега на 400 и 5000 м (табл. 22).

Восстановление форменных элементов крови происходит очень медленно. Например, лейкоцитоз и сдвиги в лейкоцитарной формуле после напряженной работы ликвидируются в течение 2—3 суток. Такова же и длительность миогенного тромбоцитоза. При напряженной работе, характеризующейся эмоциональным возбуждением, количество эозинофилов в крови резко уменьшается. Восстановление этих клеток происходит в течение 1—2 суток.

Таблица 22

Восстановление щелочных резервов крови (в объемных %) после бега на разные дистанции (по Шенку)

Длина дистанции (м)	До бега	После бега			
		сразу же	через 1 мин.	через 4 мин.	через 35 мин.
200	48,7	43,9	35,2	32,3	39,1
400	50,2	37,1	26,5	21,7	—
5 000	50,7	25,5	27,5	26,5	45,9
10 000	41,1	36,8	35,8	37,8	—

Длительность восстановления отдельных физиологических показателей и работоспособности организма в целом зависит от

степени тренированности и возраста человека, от его эмоционального состояния и многих других факторов.

Особенности восстановительных процессов должны приниматься во внимание при организации занятий физическими упражнениями. В частности, они необходимы для рационального планирования тренировочных нагрузок и выступлений на соревнованиях.

Повторные нагрузки целесообразно выполнять в *фазе повышенной работоспособности*. Тогда тренированность организма развивается наиболее интенсивно. При слишком коротких интервалах отдыха повторные нагрузки выполняются при еще сниженной работоспособности. Работа в таких условиях очень трудна и может вести к переутомлению. Однако повторная деятельность с короткими интервалами отдыха в ряде случаев *необходима*. При этом, например, наиболее интенсивно нарастают запасы креатинфосфатов, что играет важную роль в развитии быстроты и скоростной выносливости.

Слишком длинные интервалы отдыха между повторными нагрузками *снижают эффективность* тренировки. Повторная деятельность в этих случаях выполняется при уже снизившейся работоспособности, что не стимулирует ее дальнейшего развития. Повышение работоспособности, вызванное мышечной деятельностью, должно подкрепляться последующей работой. Если этого не происходит, то работоспособность снижается до исходного уровня и дальнейшие прогрессивные изменения в организме могут приостановиться.

Длительность интервалов отдыха между отдельными упражнениями на тренировочных занятиях, длительность тренировочных циклов и повторные выступления на соревнованиях должны планироваться с учетом того, что эффективность последующей работы будет больше тогда, когда утомление от предыдущей деятельности уже почти *ликвидировано*, а положительное последействие этой работы еще *сохранено*. О наступлении этого наиболее выгодного для последующей работы момента судят по динамике восстановления некоторых физиологических функций. Например, после скоростного бега на 60—80 м кислородный долг ликвидируется в течение 5—8 мин. Возбудимость же центральной нервной системы в течение этого времени еще сохраняется на высоком уровне. В связи с ликвидацией кислородного долга и сохранением повышенной возбудимости этот интервал, равный 5—8 мин., и будет *оптимальным* для повторения скоростной работы. С увеличением длительности работы при прочих равных условиях соответственно удлиняются и необходимые интервалы отдыха.

На тренировочных занятиях в связи с различным объемом выполняемой работы, тренированностью спортсменов и другими факторами оптимальная продолжительность интервалов отдыха между отдельными упражнениями колеблется от 1 до 20 мин.

Оптимальные интервалы отдыха между тренировочными занятиями могут быть различными, но длительность их не должна превышать *48 час.* Для достижения максимальных спортивных результатов необходимо тренироваться с меньшими интервалами отдыха (5—6 раз в неделю). Но неполное восстановление не является препятствием для повторной работы.

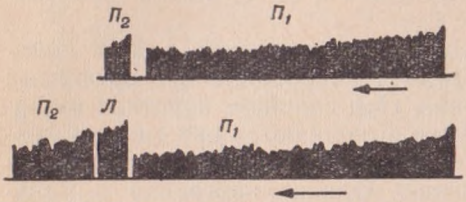


Рис. 101. Влияние активного отдыха на работоспособность мышц (опыт И. М. Сеченова).

Вверху: $П_1$ — работа правой рукой, $П_2$ — повторная работа той же рукой после 10 мин. пассивного отдыха; внизу: $П_1$ — работа правой рукой, $Л$ — работа левой рукой во время отдыха правой, $П_2$ — повторная работа правой рукой

В спортивной практике используются различные приемы и средства, *ускоряющие восстановительные процессы.* В качестве одного из таких средств применяется *активный отдых*, т. е. переключение на другой вид деятельности.

Значение активного отдыха для восстановления работоспособности впервые было установлено И. М. Сеченовым. Он показал, что более быстрое восстановление работоспособности утомленной конечности происходит не при полном ее покое, а при работе другой конечности. Данные одного из опытов И. М. Сеченова приведены на рис. 101. В этом опыте производилась работа правой рукой на эргографе в течение 25 мин. Затем ей предоставлялся полный 10-минутный отдых, в результате которого работоспособность ее несколько восстанавливалась, но все же оставалась ниже исходной. Последующая работа, выполненная левой рукой, превышала работу правой. И. М. Сеченов писал по этому поводу, что он был очень удивлен, что его левая рука работала значительно сильнее правой, хотя он и не был левшой. Работа левой руки повысила работоспособность отдыхающей в это время правой, которая в этих условиях смогла выполнить работу, несколько большую.

Факты, обнаруженные И. М. Сеченовым, объясняются особенностями восстановительных процессов, протекающих в центрах, и межцентральными отношениями, возникающими при активном отдыхе. После утомительной работы правой руки центры, иннервирующие ее мускулатуру, заторможены. При последующей работе левой руки возбуждение в центрах ее мышц усиливает торможение в центрах правой конечности (по механизму отрицательной индукции). Это способствует восстановлению работоспособности правой руки.

Однако такие благоприятные межцентральные отношения возникают при активном отдыхе *не всегда.* В некоторых случаях возбуждение центров работающих мышц иррадиирует в «отдыхаю-

щие» центры, что задерживает протекающие там восстановительные процессы. Особенности межцентральных отношений при активном отдыхе зависят от *степени подготовленности* человека к выполняемой работе. Например, при непривычной работе правой рукой работа левой в целях активного отдыха не дает *положительного эффекта*. По мере же развития тренированности преимущество активного отдыха перед пассивным становится более ярким. Это объясняется тем, что при непривычной работе активный отдых вызывает *иррадиирование* процессов возбуждения с рабочих центров на «отдыхающие». Когда же работа становится привычной, в центрах начинают преобладать *индукционные* отношения. Работа левой руки в этих условиях вызывает торможение в центрах правой с последующим (после прекращения работы левой руки) усилением в них возбуждения.

Упражнения, применяемые с целью активного отдыха, могут быть разными. При их подборе следует учитывать особенности выполняемой работы и степень подготовленности к ней человека. Чаще для активного отдыха утомленных предшествующей работой мышц производят работу другими мышцами. В некоторых случаях процессы восстановления можно ускорить продолжением той же работы, снизив ее интенсивность. Например, в интервалах между скоростным бегом рекомендуется медленный бег или ходьба. Некоторые авторы считают, что при активном отдыхе эффективны упражнения, требующие расслабления утомленных мышц.

Активный отдых дает наибольший эффект при работе средней тяжести. После легкой и кратковременной работы он *не нужен*, а после длительной и истощающей *нецелесообразен*. Длительность активного отдыха, структура выполняемых при этом движений и время его проведения также зависят от особенностей основной работы. Правильно организованный активный отдых не только укорачивает восстановительный период, но и облегчает врабатывание при последующей деятельности.

Кроме активного отдыха для более быстрого восстановления работоспособности применяют *вдыхание газовых смесей, богатых кислородом, водные процедуры, массаж* и другие раздражители умеренной силы.

Вдыхание воздуха, содержащего 65—75% кислорода, ускоряет ликвидацию кислородного долга. Это играет важную роль в интервалах отдыха между повторными нагрузками, например в интервалах между забегами или в перерывах при спортивных играх. В некоторых случаях рекомендуется пребывание в специальной палатке, воздух которой обогащен кислородом.

Водные процедуры оказывают благоприятное воздействие на центральную нервную систему. Это объясняется тем, что афферентные импульсы от рецепторов кожи вызывают новые очаги возбуждения в определенных отделах мозга и этим способствуют установлению оптимальных межцентральных отношений.

Механизм воздействия массажа такой же, как и при водных процедурах. Афферентные импульсы от кожи и мышц изменяют функциональное состояние центральной нервной системы. Особенно эффективным для усиления интенсивности восстановительных процессов оказывается вибрационный массаж.

Восстановительные процессы протекают у человека интенсивнее при наличии *положительных эмоций*. Однако чрезмерное возбуждение после работы отрицательно влияет на восстановление.

Прием кофеина, чая, кофе, шоколада, орехов кола, фенатина и других возбуждающих средств *укорачивает* время восстановления. Повышая возбудимость некоторых отделов мозга, эти вещества способствуют повышению обмена веществ и обеспечивают более быструю ликвидацию утомления. Однако наиболее сильно действующие в этом направлении вещества (допинги или стимуляторы) не должны применяться при занятиях спортом: они оказывают отрицательное влияние на организм.

Для восстановления работоспособности организма имеет значение *витамин* B_1, нормализующий нервную деятельность и способствующий установлению баланса процессов возбуждения и торможения.

В некоторых случаях после участия в соревнованиях, вызывающих чрезмерное эмоциональное возбуждение, для усиления восстановительных процессов рекомендуется прием не возбуждающих средств, а, наоборот, способствующих развитию торможения в центральной нервной системе.

Глава XV.
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ ДВИГАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ПРОЦЕССЕ ФИЗИЧЕСКОГО ВОСПИТАНИЯ

§ 1. Развитие состояния тренированности

Понятие о тренировке и тренированности. В процессе систематических занятий физическим трудом и спортом происходит постепенное совершенствование двигательной деятельности человека.

Спортивная тренировка является педагогическим процессом, направленным на совершенствование двигательных навыков и качеств человека и обеспечивающим повышение его работоспособности. Состояние высокой работоспособности, которое достигается в результате спортивной тренировки, называется *тренированностью*. Различают общую тренированность и специальную в избранном виде спорта.

Физиологическая сущность тренированности. Под влиянием систематической повторной работы, характеризующейся постепенным увеличением общего ее объема и интенсивности, в организме происходят биохимические, морфологические и функциональные перестройки, ведущие к повышению его работоспособности. Все эти изменения *специфичны,* т. е. зависят от особенностей выполняемой работы.

Основой развития тренированности является совершенствование *нервной деятельности.* В процессе тренировки формируются новые координации, складывающиеся в автоматизированные двигательные стереотипы. Нервные процессы становятся при этом более концентрированными во времени и пространстве, взаимоотношения между ними уточняются, подвижность их увеличивается.

Тренированный организм отличается относительно более мощными *энергетическими и функциональными резервами.* Эти резервы могут быстро и достаточно полно мобилизоваться при работе. Однако у тренированных они используются *экономнее,* чем у нетренированных.

В процессе тренировки повышается *резистентность* (сопротивляемость) клеток и органов к происходящим при работе изменениям внутренней среды. В результате тренированный организм может продолжать работу при значительном кислородном долге, при понижении pH и концентрации глюкозы в крови и т. п. Нетренированный же при этих изменениях обычно вынужден прекратить работу.

Тренированность возникает в результате многократно повторяемой работы и является естественным ее следствием. В начале XIX столетия выдающийся французский естествоиспытатель Ламарк высказал мысль о том, что «работа строит органы». Это важное биологическое явление объясняется тем, что во время работы происходят не только процессы диссимиляции, но и процессы ассимиляции. После же окончания работы ассимиляция, т. е. восстановление ресурсов организма, может идти «через край», что обеспечивает не только компенсацию расхода, но и увеличение энергетических запасов по сравнению с исходным уровнем (рис. 102). Увеличение энергетических запасов ведет к повышению работоспособности. При этом каждая последующая работа начинается на фоне повышенной работоспособности и, в свою очередь, ведет к дальнейшему ее повышению.

Восстановительные процессы в тканях усиливаются при накоплении продуктов внутриклеточного обмена. Например, ресинтез АТФ, креатинфосфата и углеводов стимулируется продуктами расщепления этих веществ.

Интенсивность восстановительных процессов повышается также благодаря импульсам из центральной нервной системы, вызывающим сосудистый и трофический эффекты. Особенно велико

тором приобретается способность удерживать в вертикальном положении голову и туловище. Навык в ходьбе образуется на базе навыка стояния. При формировании различных спортивных навыков многие элементы двигательного акта также не являются полностью новыми. В них в качестве составных частей всегда имеются элементы ранее приобретенных навыков.

В тех случаях, когда необходимо усвоить сложный навык, компоненты которого в значительной своей части являются новыми, обычно используются подготовительные упражнения и обучение по элементам. Тем самым на базе освоенных более простых координаций постепенно происходит усложнение навыка.

Наличие прочно закрепившихся навыков в некоторых случаях не только не содействует, но даже препятствует формированию нового навыка. Это наблюдается в тех случаях, когда структура нового движения связана с переделкой прочно закрепленного старого навыка. При этом чем прочнее закреплен старый, тем труднее образовать полноценный новый навык. Этим и объясняется то, что при обучении навыкам необходимо сразу же прививать правильные движения, так как переделка прочно закрепленных неполноценных двигательных актов на новые требует длительных упражнений.

Программирование нервной системой выполнения движений. Двигательные навыки, формируемые при физическом воспитании и в спорте, как правило, протекают в сложных условиях. Движения в этих условиях обычно происходят одновременно во многих суставах. При этом необходимо учитывать, что в каждой мышце сокращаются не все, а только некоторые двигательные единицы, что развиваемая сила мышц зависит не только от количества вовлеченных в деятельность двигательных единиц, но и от степени растяжения их в исходном состоянии и что при движении всегда возникают реактивные силы, различно выраженные в разных звеньях тела. Поэтому в такой сложной системе, как человеческое тело, движения при выполнении двигательных навыков, протекающие с непрерывным изменением циклов и отдельных фаз движения, могут хорошо осуществляться только при весьма сложном программировании их нервной системой (см. гл. X, § 17).

Программирование движений всегда обусловлено многими факторами. Например, осуществление коленного рефлекса, а следовательно, и его программирование различны при неодинаковом угле между бедром и голенью, при растягивании рук, при наличии эмоционального состояния и т. д. При этом отмечается приведение в действие разного комплекса мышц и функциональных единиц в них. В результате этот рефлекс будет протекать неодинаково. Следовательно, даже при безусловных двигательных рефлексах программирование связано не только с унаследованными факторами, но и с характером поступающей в центральную нерв-

ную систему в каждый данный момент афферентной импульсации, с краткосрочными и долгосрочными следами от предшествующих раздражений, с функциональным состоянием нервной системы и т. д.

Краткосрочные и долгосрочные следы от предшествующей двигательной и умственной деятельности особенно большое значение приобретают при программировании сложных двигательных навыков. Вследствие этого непосредственные сигналы о необходимости начать выполнение упражнения, например гимнастического, имеют для программирования лишь пусковое значение, так как выполнение основной структуры двигательного акта определяется следами от ранее выработанных условных рефлексов. Так, у опытного спортсмена характер программирования при выполнении упражнения в первую очередь обусловлен долгосрочными следовыми процессами, связанными с предшествовавшими специальными обучением и тренировкой, т. е. с целым рядом сторон имевшегося жизненного опыта. Эти долгосрочные следовые процессы, сочетаясь с краткосрочными следами от только что совершившихся событий, а также с информацией, поступающей в центральную нервную систему в каждый данный момент через все внешние и внутренние анализаторы, и сигналом о начале выполнения упражнения, формируют программу работы двигательного аппарата.

Вегетативные компоненты навыка. Двигательная деятельность, связанная с участием больших мышечных групп, стимулирует вегетативные функции, необходимые для обеспечения повышенного обмена веществ. Эти функции в первую очередь регулируются безусловными рефлексами. Например, при мышечной работе безусловнорефлекторным путем происходит резкое усиление функций кровообращения и дыхания, увеличение кровоснабжения работающих органов, уменьшение доставки крови к неработающим органам, торможение функций пищеварительного аппарата и почек и т. д. Но наряду с врожденными реакциями на мышечную работу при образовании навыка формируются вегетативные компоненты, свойственные не вообще мышечной работе, а именно данной форме двигательной деятельности. Эти особенности функций вегетативных органов, приобретенные в процессе формирования навыка и соответствующие характеру и интенсивности движений, представляют собою вегетативные компоненты сложившегося движения. Так, если человек длительно тренировался в работе переменной интенсивности, то после перехода к работе постоянной интенсивности некоторое время легочная вентиляция остается неравномерной, с колебаниями, соответствующими ранее имевшимся интервалам в прерывистой работе (М. Е. Маршак). Интересно, что произвольные изменения дыхания легче осуществляются за счет грудного и труднее — за счет брюшного дыхания.

Аналогичные данные были получены и при исследовании перераспределения крови в связи с мышечной работой. При работе только руками, по данным измерения скорости распространения пульсовой волны и кровяного давления, создаются условия для увеличения кровоснабжения рук, а при работе ногами — для кровообращения ног. Однако, если у человека сильно упрочился навык к работе только ногами, например у футболистов, то увеличение тока крови в верхние конечности при деятельности руками происходит в значительно менее выраженной форме. У высококвалифицированных же гимнастов, в основном работающих руками, при работе ногами не отмечается соответствующего увеличения тока крови в нижние конечности (В. В. Васильева).

Различные компоненты двигательного навыка формируются не одновременно. В навыках, в которых движения являются относительно простыми, раньше заканчивается формирование двигательных компонентов, при сложных же движениях — вегетативных компонентов.

Характерно, что после образования навыка вегетативные его компоненты являются более инертными, чем двигательные. Например, при изменении формы деятельности с постоянной на переменную или при переходе от работы верхними конечностями к работе нижними двигательные функции изменяются сразу же. В то же время вегетативные органы еще продолжительное время продолжают функционировать в соответствии с ранее сформировавшимся стереотипом.

Стереотипность и изменчивость в проявлениях двигательного навыка. Двигательный навык представляет собою не элементарное, а комплексное движение, состоящее из нескольких элементов (фаз), сочетанных друг с другом в единый целостный двигательный акт. Например, при ациклических движениях в виде поднятия тяжестей, метаний, выполнения гимнастических упражнений и т. д. отдельные фазы движения в определенном порядке последовательно сменяют друг друга. При циклических движениях (ходьба, бег и т. д.) закономерная связь фаз движения в каждом цикле характеризуется также многократным повторением самих циклов.

Анализ становления двигательного навыка показывает, что в процессе его формирования отдельные фазы движения, представляющие собою как бы различно протекающие двигательные рефлексы, складываются в своеобразную цепь реакций, протекающих в виде определенного стереотипа. Внешнему проявлению этого стереотипа в нервных центрах соответствует определенная система внутренних процессов.

Стереотип нервных функций и его внешних проявлений в виде секреции или движения был назван И. П. Павловым динамическим стереотипом или функциональной системностью. Термин «динамический» был применен потому, что тем самым подчер-

нивается функциональный характер этого стереотипа: формирование и укрепление его только после соответствующих упражнений, ухудшение при утомлении, сильных эмоциях, заболеваниях и угасание при длительных перерывах и т. д.

Одновременное усвоение всех компонентов сложных двигательных навыков весьма затруднено. Вследствие этого при выполнении трудных спортивных упражнений и т. д. обучение в ряде случаев производится по элементам. Но условнорефлекторные связи, сформировавшиеся в процессе выполнения отдельных элементов, не сразу складываются в динамический стереотип, необходимый для выполнения двигательного акта в целом. Для этого требуется специальное обучение в выполнении всего упражнения, при котором отдельные условные двигательные рефлексы, соответствующие различным фазам движения, образуют динамический стереотип, свойственный осуществлению навыка в целом.

После сформирования динамического стереотипа выполнение навыка протекает стандартно только по общему характеру осуществления движения. Во внутренней же структуре его всегда имеются различия, касающиеся мелких деталей работы участвующих в движении мышц — длительности скрытых периодов, включения в деятельность отдельных мышц, продолжительности периода импульсации в них, величины средней и максимальной амплитуды биотоков и т. д. Это объясняется тем, что при наличии в организме большого числа исполнительных приборов (сотни мышц и миллионы двигательных единиц в них) центральная нервная система имеет возможность достигать одного и того же внешнего эффекта за счет многих вариаций тонкой внутренней структуры движения.

Динамический стереотип является характерным только для тех навыков, в которых последовательность фаз движения может протекать по определенному стандарту. Но существуют и другие виды навыков, характеризуемые возникновением каждый раз нового движения. В этих навыках динамический стереотип в виде стабильной целостной системы движений, как правило, не образуется. Если же он образуется, то это относится не к проявлению сложных двигательных комбинаций в целом, а лишь к отдельным его составным элементам, например к штрафным броскам мяча в баскетболе.

К такого рода навыкам относятся спортивные навыки при единоборстве (бокс, борьба, фехтование) и различного рода играх (футбол, хоккей, баскетбол и др.). При этом постоянство последовательности взаимодействия нервных процессов, характерное, по И. П. Павлову, для динамического стереотипа, в ряде случаев способствовало бы не улучшению, а ухудшению соответствия целостного двигательного акта определенным условиям создавшейся ситуации.

Экстраполяция в двигательных навыках. Дви-

гательная деятельность человека характеризуется большой вариативностью. При этом значительная часть моторных актов нового характера осуществляется путем экстраполяции, обеспечивающей так называемый «перенос» навыков. *Экстраполяцией при регуляции моторных функций организма* является способность нервной системы на основании имеющегося опыта адекватно решать вновь возникающие двигательные задачи.

Формы экстраполяции весьма разнообразны. Они связаны с самыми разными сторонами двигательной деятельности. Например,

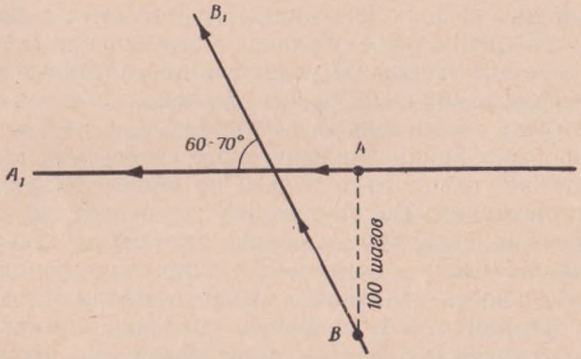


Рис. 103. Экстраполяция в двигательной деятельности с учетом пространства и времени(по Л. В. Крушинскому):

A — месторасположение лосей; *B* — месторасположение собаки в момент, когда она увидела лосей. AA_1 — линия движения лосей; BB_1 — линия движения собаки

на охоте собака, заметив бегущего в определенном направлении зверя, экстраполирует скорость передвижения и место встречи (Л. В. Крушинский). Вследствие этого собака бежит не к тому месту, где был замечен зверь, а к месту предстоящего пересечения путей (рис. 103). Экстраполяция может быть также в отношении правильной оценки создавшейся ситуации, программирования характера и формы предстоящих движений и т. д.

Экстраполяция широко применяется не только для выполнения совершенно новых двигательных актов. Она постоянно используется при привычных движениях, например таких, как ходьба. Человек при ходьбе использует огромное количество различных вариантов комбинаций деятельности мышц, необходимых каждый раз для адекватного приспособления к данным условиям. Любой наклон тела или поворот головы в ту или другую сторону, изменение высоты и длины шага, увеличение или снижение веса переносимого груза, особенности грунта, угол наклона его и т. д. всегда сопровождаются изменениями электромиографической картины деятельности мышц, т. е. мышцы работают при этом в новом взаимосочетании друг с другом. Естественно, что практически

невозможно обучать неограниченному числу встречающихся в жизни вариантов ходьбы. Но при овладении даже ограниченным количеством вариантов этого двигательного акта человек оказывается способным путем экстраполяции осуществлять ходьбу в самых различных условиях.

Еще большее значение экстраполяция имеет при движениях, производимых со значительными изменениями характера двигательного акта. Так, например, футболист бьет по мячу самыми разными частями правой и левой ноги, с неодинаковой силой и при самом различном исходном положении собственного тела. Такого рода разнообразные задачи после обучения относительно ограниченному числу приемов решаются путем экстраполяции.

Таким образом, благодаря экстраполяции организм, обучаясь ограниченному числу вариантов навыков, приобретает способность правильно выполнять огромное число других вариантов. При этом по мере усвоения новых вариантов происходит все большее и большее расширение экстраполяции.

Возможности человека к экстраполяции при координации двигательных актов лишь в небольшой степени обусловлены наследственной информацией. Основное значение имеет при этом формирование временных связей, облегчающих экстраполяцию. При однообразном выполнении двигательных актов возможности к экстраполяции суживаются, при разнообразном, наоборот, расширяются.

Диапазон экстраполяции всегда несколько ограничен. Так, навыки футболиста недостаточны для выполнения путем экстраполяции приемов борца или боксера, и наоборот.

В практике физического воспитания теоретические представления о роли экстраполяции в двигательной деятельности имеют весьма большое значение. Экстраполяция должна учитываться при подборе комплекса вспомогательных подготовительных упражнений. Этот комплекс должен включать в первую очередь такие вспомогательные упражнения, которые путем экстраполяции оказывают значительное влияние на освоение основного упражнения. Кроме того, если несколько вспомогательных упражнений дают по механизму экстраполяции один и тот же эффект, то количество их можно уменьшить. То же самое можно сказать и в отношении общей физической подготовки. При включении упражнений в общую физическую подготовку необходимо всегда учитывать тот эффект, который путем экстраполяции сказывается на выполнении двигательных компонентов основных упражнений по специальности спортсмена и на развитии вегетативных функций (кровообращение, дыхание и т. д.), обеспечивающих двигательную деятельность.

Роль анализаторов и эфферентный синтез в двигательном навыке. Важнейшее значение при форми-

ровании и осуществлении двигательных навыков принадлежит той информации, которая поступает в нервную систему через афферентные нервы из внешней и внутренней среды. В формировании двигательных навыков принимают участие многие анализаторы, но роль их в разных навыках неодинакова. Особенно велико значение двигательного анализатора, осуществляющего обратные связи при всех движениях. Показания двигательного анализатора дополняются информацией, получаемой от вестибулярного анализатора. Во многих спортивных и производственных навыках в начальных стадиях их формирования весьма существенная роль принадлежит зрительному анализатору, но в дальнейшем его значение может сильно уменьшиться. Так, например, в начале обучения печатанию на машинке движение пальцев к месторасположению букв контролируется зрительным путем, в последующих же стадиях развития навыка становится возможным печатать вслепую.

В ряде спортивных и производственных навыков значение зрительной информации остается весьма большим и на высших стадиях их совершенствования. Это связано с необходимостью постоянного восприятия и оценки внешней обстановки, например в спортивных играх, стрелковом спорте, при вождении различных машин, работе с мелкими деталями и т. д.

При обучении ритмическим движениям весьма существенно участие слухового анализатора. Большое значение имеет и тактильный анализатор. В формировании вегетативных компонентов навыка всегда участвуют различные виды интероцептивного анализатора. Сигналы, осуществляющие эту информацию, можно разделить на две основные группы. Первую составляют импульсы, сигнализирующие о начале, изменении или окончании движения. Вторая группа импульсов обеспечивает физиологические обратные связи, осуществляющие сигнализацию в нервную систему о тех изменениях, которые произошли в двигательном аппарате и вегетативных органах при той или иной деятельности организма.

Как при восприятии сигналов, обусловливающих начало тех или других движений, так и при выполнении самих движений в центральной нервной системе осуществляется так называемый афферентный синтез (П. К. Анохин), т. е. интегрирование со следами от прежних возбуждений (память) всей поступающей через внешние и внутренние анализаторы информации. В результате этой интеграции возникают доминантные очаги возбуждения, обусловливающие выполнение двигательных задач и их вегетативное обеспечение по определенным программам. По мере формирования двигательного навыка как афферентный синтез, так и программирование двигательных навыков и их вегетативных компонентов совершенствуются. Например, при недостаточном освоении навыка у спортсмена афферентный синтез происходит относи-

тельно медленно и недостаточно полноценно, программирование движений — несовершенно. При улучшении навыка полноценный афферентный синтез может происходить в секунды и даже в доли секунды, что весьма важно в неожиданно возникающих ситуациях в спортивных играх и различных видах единоборства.

Афферентные, центральные и эфферентные компоненты физиологических механизмов навыка. При формировании и осуществлении двигательных навыков можно выделить их афферентные, центральные и эфферентные компоненты. Деление это условное, так как ни афферентные, ни эфферентные компоненты физиологических механизмов навыка не осуществляются без участия центральных. Это деление вызвано практическими соображениями. Оно подчеркивает ведущие компоненты в навыках разного характера.

Афферентные компоненты характеризуют восприятие воздействий, обусловливающих начало, конец или изменение движения. В некоторых случаях они просты и связаны лишь с четкими сигналами в виде устных команд, стартового выстрела и т. д. В других случаях афферентные компоненты могут быть весьма трудными для восприятия, так как пусковая афферентация почти полностью сливается со сложной обстановочной афферентацией. Это имеет место, в частности, в спортивных играх. В этом случае правильное восприятие непрерывно изменяющейся ситуации требует большой практики, в результате которой совершенствуется способность человека путем экстраполяции адекватно и быстро оценивать все вновь создающиеся ситуации.

Центральные компоненты навыка характеризуются выработкой эффективных алгоритмов и программ выполнения предстоящих двигательных актов. В одних случаях эти программы уже выработаны и лишь незначительно изменяются в соответствии с особенностями обстановки (бег, плавание, гимнастические упражнения и т. д.). В других случаях каждый раз нужно создавать особую программу, так как обстановка оказывается новой. Например, в шахматной игре возможно исключительно большое разнообразие расстановки фигур и шахматист почти перед каждым ходом должен составлять новую программу предстоящих действий. При этом нужно предусматривать эффективность движения (постановки фигур) как для данного, так и для ряда последующих ходов. Изучение некоторого количества основных правил шахматной игры дает возможность путем экстраполяции эффективно осуществлять огромное количество других алгоритмов.

Выполнение эффекторных компонентов навыка теснейшим образом связано с центральными компонентами, т. е. с формированием программы движения. Эта программа должна учитывать состояние периферического двигательного аппарата — мышц, суставов, связок и костей. В некоторых случаях при сложном про-

цессе программирования само движение является простым, например передвижение фигуры в шахматах. В других случаях, наоборот, относительно легкое воспроизведение ранее применявшихся программ связано с весьма трудным выполнением соответствующих действий, например при сложных гимнастических упражнениях, предельных для данного человека прыжках, подъемах значительного веса и т. д. В некоторых случаях трудным и требующим при обучении и тренировке особого внимания является какой-либо один компонент (центральный — у шахматистов, эффекторный — у гимнастов и т. д.), в других же — два или все три компонента. Например, при игре в футбол или хоккей трудны и восприятие, и оценка непрерывно изменяющейся обстановки, и правильное программирование действий, и, наконец, выполнение их. В связи с этим при формировании двигательных навыков необходимо главное внимание уделять в первую очередь трудным компонентам, в число которых в некоторых случаях приходится включать все три. Нужно считаться также и с фактором времени, недостаток которого (постоянно встречающийся в спорте, особенно в спортивных играх и единоборстве) может затруднить полноценное осуществление навыка.

Стадии формирования двигательного навыка. При своем формировании двигательный навык проходит через несколько стадий, или фаз. Обычно выделяют три фазы. *Первая фаза,* когда происходит объединение отдельных элементов движения в целостное действие, характеризуется иррадиацией нервных процессов с генерализацией ответных реакций и вовлечением в работу многих мышц, *вторая* — концентрацией возбуждения, улучшением координации, устранением излишних движений и большей стереотипностью движений, *третья* — стабилизацией, высокой степенью координации и автоматизации движений. Но нужно учесть, что становление двигательного акта является сложным процессом и в каждой фазе навыки отличаются друг от друга не по одному, а по целому комплексу показателей. В ряде случаев некоторые из фаз могут отсутствовать. Это связано со многими факторами: со степенью владения другими двигательными навыками, со сходством или различиями нового навыка с имеющимися, с характером, длительностью и мощностью мышечной работы, с исходным состоянием двигательного аппарата и т. д.

Автоматизация движений. В процессе образования и совершенствования навыка происходит автоматизация его, характеризующаяся осуществлением двигательного акта в целом или его компонентов без осознавания их.

Различаются два вида автоматизмов — первичные и вторичные. Первичные автоматизмы характерны для различных, всегда протекающих без осознавания безусловнорефлекторных реакций, регулирующих вегетативные и некоторые двигательные функции. К ним принадлежат, например, рефлексы, регулирующие функции

сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта, мочеобразования, эндокринных желез и т. д. К вторичным автоматизмам относятся реакции, которые ранее протекали с осознаванием их и лишь потом получили возможность осуществляться автоматически. К ним относятся, в частности, двигательные навыки.

В соответствии с представлениями И. П. Павлова автоматизация движений связана с уровнем возбудимости нервных центров. Различные двигательные условные рефлексы и дифференцировки хорошо осознаются в том случае, если соответствующие нервные центры (представляемые как мозаика из возбужденных и заторможенных нервных клеток) находятся в состоянии оптимальной возбудимости. Если же нервные центры находятся в состоянии пониженной возбудимости (торможения), то их творческая деятельность, проявляющаяся в образовании новых условных рефлексов и дифференцировок, затруднена или даже полностью исключена. Но в состоянии такого торможения нервные центры еще способны осуществлять хорошо закрепленные условные рефлексы, хотя возникновение их может протекать без отражения в сознании.

В сформировавшихся двигательных навыках условнорефлекторные связи закреплены прочно. Вследствие этого такого рода навыки могут осуществляться в условиях не только оптимального возбуждения соответствующих нервных центров, но и при снижении их возбудимости, когда выполнение их происходит автоматизированно, т. е. без осознания.

Если движение в целом или какие-то его компоненты осуществляются автоматизированно, то это не значит, что этот двигательный акт не будет в поле сознания и в дальнейшем. Следовые процессы в центральной нервной системе могут оживляться, и это приводит к осознаванию характера движений после их совершения.

В условиях известной степени заторможенности нервных центров в них может автоматизированно осуществляться и аналитико-синтетическая деятельность, связанная с выполнением новых, ранее не применявшихся структур движений, т. е. происходит экстраполяция. Это имеет место в тех случаях, когда человек при внезапно возникшей ситуации, требующей немедленной ответной реакции, автоматизированно осуществляет новый вариант имевшегося навыка или полностью сформированное новое движение. Такого рода автоматизированно выполняемые новые двигательные акты характерны для реакций, когда для сознательного обдумывания своих действий не остается времени. Эти реакции с резким дефицитом времени для ответных движений постоянно встречаются в спортивных играх, борьбе, боксе, фехтовании и т. д.

Весьма важно, что аналитико-синтетическая деятельность, связанная с формированием новых движений, может происходить

автоматизированно только при наличии значительного числа хорошо закрепленных, доведенных до автоматизма, родственных навыков. Поэтому в процессе обучения спортсменов навыки должны быть достаточно закреплены и доведены до возможности осуществления их автоматизированно, без осознавания мелких деталей собственных действий.

При трактовке явлений автоматизации следует разграничивать навык в целом, его основные компоненты и деятельность определенных мышечных элементов, участвующих в движении. Деятельность таких мелких структурных элементов, как отдельные функциональные моторные единицы или их небольшие группы, как правило, не осознается человеком. Без специальной тренировки в сфере сознания не отражается и деятельность многих отдельных мышц. Хорошо осознаются движения различных звеньев тела и всего тела в целом. Весьма мало отражаются в сознании вегетативные компоненты навыков.

В процессе автоматизации из сферы сознания «уходят», т. е. автоматизируются, прежде всего двигательные акты, связанные с менее крупными звеньями тела. Например, у человека при движениях руки в сознании чаще всего и более четко отражается положение всей руки, меньше — положение кисти и еще меньше — положение какой-либо отдельной фаланги пальцев. Однако при выполнении специальных задач, например тонких манипуляциях часовщика, в поле сознания могут вступать данные именно о положении пальцев и их фаланг, а не всей руки в целом. При травме или болезненности какой-либо части тела, например кисти руки, при движениях в поле сознания будет находиться именно эта часть тела. Общим же при автоматизации движений является следующее. Поле сознания ограничено, и в нем каждый данный момент четко отражается или положение всего тела в целом, или положение каких-либо отдельных его частей. В связи с этим при любом движении одни из общих и частных особенностей и деталей двигательной деятельности отражаются в сознании, другие же протекают автоматизированно. При этом часто информация о деталях движения осознается лишь после завершения двигательного акта путем оживления следовых процессов.

Но, хотя в сознании одновременно четко отражаются не все компоненты навыка, сознательный контроль за движениями в процессе обучения и тренировки имеет огромное значение. При обучении двигательным навыкам сознательное осуществление общей структуры движения положительно воздействует на те процессы в нервных центрах, мышцах и вегетативных органах, которые протекают всегда автоматизированно и не осознаются человеком.

Устойчивость навыков при разных состояниях организма и длительность сохранения их после прекращения упражнений. Условнорефлекторная

деятельность характеризуется торможением временных связей в неблагоприятных условиях деятельности организма и угасанием после прекращения сочетания соответствующих раздражителей с безусловным рефлексом. Двигательные навыки, формирующиеся на основе механизма временных связей, также подчиняются этим законам.

Уже указывалось, что осуществление навыков страдает при дефиците времени, особенно в случаях, когда они недостаточно закреплены. Существенное значение имеют эмоциональные факторы.

Нормально выраженные эмоции, особенно положительные, влияют на осуществление навыка благоприятно. Чрезмерно же выраженные эмоциональные состояния, в частности отрицательного характера, например страх, могут значительно ухудшать осуществление двигательного навыка.

Выполнение навыков может, по законам внешнего торможения, ухудшаться при действии сильных или необычных раздражителей, особенно если с ними не приходилось встречаться ранее. Существенно страдают двигательные навыки при утомлении, развитии в организме резких явлений гипоксии и т. д. Для некоторых лиц сильным раздражителем, влияющим на навыки, является укачивание.

После прекращения систематической тренировки двигательные навыки подвергаются обратному развитию. Но угасание условнорефлекторных связей при этом протекает различно в отношении разных компонентов навыка.

Известно, что ряд навыков, приобретенных, например, в детстве или в юношестве, могут сохраняться после прекращения упражнений на протяжении многих лет и даже десятилетий. Например, после прекращения упражнений десятки лет сохраняются навыки в плавании, в езде на велосипеде или катании на коньках. Однако это относится лишь к основным проявлениям, но не к деталям навыка, характеризующим мастерство овладения тем или другим сложным двигательным актом.

Сохранение тонких деталей навыка, необходимых для высококачественного выполнения его, наблюдается лишь при регулярной тренировке. Перерывы в упражнениях, измеряемые неделями и месяцами, весьма заметно ухудшают спортивные результаты.

Следует специально отметить особенности угасания вегетативных компонентов навыка. При кратковременных перерывах или смене одной формы двигательной деятельности другой они благодаря своей инертности перестраиваются медленнее, чем двигательные. В то же время при длительных перерывах, измеряемых месяцами и в особенности годами, вегетативные компоненты, в противоположность двигательным, могут угасать полностью, а не только в отношении тонких своих деталей.

§ 3. Физиологическая характеристика мышечной силы, скорости (быстроты) движений, выносливости и ловкости

Образование двигательного навыка и физическая тренировка всегда в той или иной мере связаны с изменениями качественных параметров двигательной деятельности (двигательных, или физических, качеств) — силы, быстроты (скорости), выносливости и ловкости.

При осуществлении двигательной деятельности форма движения и его качественные характеристики тесно связаны между собой. Каждое движение всегда может быть охарактеризовано какой-то степенью развиваемой при этом *силы и скорости.* В тех случаях, когда двигательная деятельность продолжается некоторое время, можно говорить по мере наступления утомления о степени *выносливости* при данной деятельности организма. Наконец, при выполнении сложных двигательных актов последние могут характеризоваться *ловкостью,* с которой они осуществляются.

При выполнении различных физических упражнений требуются разнообразные градации проявления силы, скорости движений, выносливости и ловкости — от самых малых степеней до максимальных. При этом максимальные степени проявления одних из них, например скорости, могут сочетаться со средними и даже малыми степенями проявления других качеств — силы, выносливости и т. д. Так, движения фехтовальщика, связанные с максимальной их скоростью и ловкостью, могут выполняться при использовании лишь некоторого процента той силы, которой обладает спортсмен.

Выяснение физиологической природы и особенностей развития двигательных качеств имеет значение при всех видах и формах физической культуры. Но для спорта особый интерес представляет знание факторов, обеспечивающих весьма значительные и максимальные проявления этих качеств, т. е. максимальную или значительную силу, скорость и т. д.

Биологические факторы, обусловливающие развитие качественных параметров двигательной деятельности. Сила, скорость (быстрота), выносливость и ловкость, проявляемые при различных движениях человека, обусловлены, с одной стороны, состоянием периферических элементов двигательного аппарата, т. е. мышц, с другой — характером нервной регуляции и с третьей — состоянием вегетативных функций: кровообращения, дыхания и т. д.

Структурные особенности скелетных мышц — количество мышечных волокон, толщина, перистое и параллельное расположение их, состояние кровеносных сосудов в них и т. д.,— несомненно, в известной мере обусловливают возможность проявить значительную или максимальную силу, скорость или выносливость

(П. Ф. Лесгафт, А. А. Красусская, А. К. Ковешникова, Е. С. Яковлева и др.). Не меньшее значение имеет и химический состав мышц. Как известно, содержание химических веществ в мышцах — белков, гликогена, креатина, фосфагена, аденозинтрифосфорной кислоты, ферментных систем и т. д.— в результате тренировки изменяется (А. В. Палладин, Н. Н. Яковлев и др.).

После прекращения тренировки биохимические показатели постепенно возвращаются к исходным величинам, причем показатели, связанные со скоростью движений, снижаются раньше, чем показатели, связанные с выносливостью (Н. Н. Яковлев).

Скелетные мышцы человека сокращаются только под влиянием нервных импульсов. Вследствие этого структурные и химические особенности мышц и обильное снабжение их кровеносными сосудами благоприятствуют проявлению значительной или максимальной силы только при соответствующей регуляции сокращения мышц нервными центрами. Одни и те же мышцы при оптимальных условиях нервной регуляции их деятельности обнаруживают наличие высокой степени силы, скорости движений, выносливости и ловкости, при нарушении же этой регуляции, например при заболеваниях, переутомлении и т. д., оказываются неполноценными. Поэтому вопрос о роли и особенностях физиологических механизмов рефлекторной регуляции мышечной деятельности имеет для правильного понимания развития и форм проявления силы, скорости, выносливости и ловкости исключительно большое значение.

При движениях с участием больших мышечных групп проявление значительной силы, выносливости, скорости движений и ловкости теснейшим образом связано с деятельностью внутренних органов. Особенно большое значение состояние вегетативных функций имеет для развития выносливости.

Максимальная степень проявления у человека силы, скорости движений, выносливости и ловкости не является неизменной величиной; она увеличивается в результате упражнений и уменьшается после прекращения их.

Развитие физическими упражнениями силы, скорости, выносливости и ловкости обусловлено, с одной стороны, безусловнорефлекторными и гуморальными воздействиями на органы и ткани и прогрессивными морфологическими и биохимическими перестройками их, с другой же — улучшением регуляции функций организма путем *формирования соответствующих двигательных и вегетативных условных рефлексов*. При длительных же перерывах в тренировке происходит обратный процесс — регрессивные структурные и биохимические изменения, угасание временных связей и ухудшение координации деятельности мышц и вегетативных органов.

Среди физиологических факторов, влияющих на развитие двигательных качеств, особенно важное значение принадлежит формированию в результате упражнения временных связей, улучша-

ющих координацию деятельности мышц и внутренних органов.

При высокой степени координации двигательных и вегетативных функций в определенной последовательности сокращаются только те мышцы, деятельность которых совершенно необходима при данном упражнении; в таком же соответствии с производимой работой функционируют и внутренние органы.

Ведущая роль условнорефлекторных факторов в развитии качеств двигательной деятельности подтверждается целым рядом экспериментальных данных. Во-первых, некоторое увеличение максимальной силы, скорости движений, выносливости и ловкости можно обнаружить после многократной тренировки на протяжении нескольких десятков минут или часов, т. е. в течение времени, за которое вряд ли могут произойти существенные прогрессивные изменения в морфологической структуре или в химизме мышц. Во-вторых, прирост силы, скорости движений и выносливости, наблюдаемый в процессе тренировки при работе мышцами одной стороны тела (например, рук или ног), обнаруживается почти в той же степени при исследовании работы симметрических нетренировавшихся мышц. В-третьих, при изменении возбудимости коры больших полушарий, например в различные часы суток, могут наблюдаться соответствующие изменения максимальной силы, скорости движений и выносливости.

Осуществление координационных процессов, способствующих проявлению значительной или максимальной силы, скорости движений, выносливости и ловкости, происходит через двигательные (пусковые влияния) и симпатические (адаптационно-трофические влияния) нервы, иннервирующие мышцы. Существенное значение имеют при этом регуляция нервной системой (через вегетативные нервы) деятельности внутренних органов и образование условных рефлексов, связанных с кровообращением, дыханием и другими функциями организма.

Следует отметить также, что при координационных процессах, улучшающих силу, выносливость и т. д., наряду с непосредственными влияниями центральная нервная система воздействует на деятельность мышц и внутренних органов и косвенно — через железы внутренней секреции. Например, при воздействии нервных центров на надпочечники появление в крови адреналина может увеличить силу мышечных сокращений не только путем изменения деятельности центральной нервной системы, но и непосредственно влияя на функциональное состояние периферических приборов; при воздействии на ряд других желез внутренней секреции и изменении содержания кортикостероидов, инсулина, тироксина и других гормонов изменяется обмен веществ в различных тканях организма и т. д.

Специфичность качественных сторон двигательной деятельности. Поскольку разные физические упражнения требуют участия разных мышц, работающих в раз-

личном режиме деятельности (статические напряжения, динамическая работа, быстрое и относительно медленное вовлечение мышц в работу, неодинаковая длительность упражнения и т. д.), необходимо учитывать, что *двигательные качества весьма специфичны* и отражают особенности деятельности спортсменов. Быстрота фехтовальщика, например, или боксера существенно отличается от быстроты бегуна-спринтера, сила гимнаста — от силы метателя. Вследствие этого, как показали специальные исследования, сила, выявляемая при изометрическом режиме деятельности мышц, может не коррелировать с так называемой «взрывной» силой (В. М. Зациорский и др.), латентный период двигательной реакции — со скоростью движения звеньев тела в соответствующем суставе или со скоростью передвижения во время бега, выносливость при скоростной работе — с выносливостью при силовой работе или при длительной работе умеренной интенсивности (Н. В. Зимкин и др.). Поэтому, определяя силу, скорость или выносливость при каком-либо определенном режиме деятельности, нельзя полученные закономерности механически переносить на другие виды работы. Однако, различаясь в деталях, основные физиологические механизмы развития двигательных качеств у спортсменов разной специализации имеют и много общих сторон. Это позволяет выявить физиологические особенности каждого из двигательных качеств, свойственных представителям не одного, а различных видов физической культуры и спорта.

Мышечная сила. При двигательной деятельности человека сила характеризуется степенью напряжения, развиваемого мышцами. Благодаря наличию высококоординированной нервной регуляции одни и те же мышечные группы могут развивать напряжение, варьирующее от нескольких граммов до десятков килограммов. При этом точность силового усилия может быть весьма большой, что имеет важное значение для регулирования степени усилий при точно координированных движениях, например бросках мяча баскетболистами, ударах теннисиста и т. д.

Как известно, возникшие в результате филогенетического и онтогенетического развития структурные особенности мышц (поперечник, направление мышечных волокон и толщина отдельных мышечных волокон) имеют существенное значение для развития мышечной силы. При прочих равных условиях мышцы с большим поперечным сечением могут развивать и большую величину напряжения. Перистое расположение волокон в мышце по сравнению с параллельным при том же ее объеме значительно увеличивает физиологический поперечник, повышая тем самым силу мышцы и скорость ее сокращения.

Гипертрофия мышечных волокон, способствующая увеличению мышечной силы, теснейшим образом связана с упражнением их. Бездействие же мышц, например при иммобилизации конечностей (в случае наложения на длительное время гипсовых повязок),

после повреждения нервов и т. д., приводит к истончению мышечных волокон, к атрофии (перерождению) их.

Силовая работа с тяжестями обусловливает также *перестройку и укрепление костного и суставно-связочного аппарата.*

Важное значение при развитии силы принадлежит также *повышению в мышцах химических потенциалов.* Силовые нагрузки приводят к увеличению содержания в мышцах структурных белков, к повышению потенциальной возможности анаэробного энергетического обеспечения работы, содействуют ускорению важных ферментативных процессов. Белок миозин, количество которого при развитии силы возрастает, является, как известно, не только сократительным белком мышцы, но и ферментом, расщепляющим АТФ,— аденозинтрифосфатазой.

Физиологические механизмы, способствующие развитию силы путем улучшения координации двигательных и вегетативных функций, многочисленны. К важнейшим из них принадлежат: 1) увеличение степени мобилизации в мышцах-агонистах двигательных функциональных единиц; 2) торможение деятельности мышц-антагонистов и 3) поступление в мышцы импульсов через симпатическую нервную систему.

Величина максимального силового напряжения мышцы зависит от количества сокращающихся мышечных волокон в ней. Экспериментальными исследованиями ряда авторов было установлено, что при безусловнорефлекторных реакциях мышца часто отвечает сокращением не всех, а только некоторых мышечных волокон. Например, у животных в эксперименте при рефлекторных движениях в мышцах обычно сокращается не более 20—30% двигательных функциональных единиц. При развитии силы у человека формируются условные рефлексы, способствующие при силовых напряжениях мобилизовать в соответствующих мышцах возможно большее количество двигательных единиц.

Проявление значительной или максимальной силы связано с деятельностью не только нервных центров *мышц-агонистов,* например сгибателей, но и их *антагонистов,* в данном случае разгибателей. Сила, развиваемая при плавных движениях без нагрузки, является результатом одновременно более сильного напряжения агонистов и менее сильного напряжения антагонистов. При движениях со значительной нагрузкой, а также при рывковых движениях напряжение в мышцах-антагонистах уменьшается и даже может полностью отсутствовать. Поэтому в целях развития значительных и максимальных силовых усилий при тренировке в силовых и скоростно-силовых упражнениях человеку необходимо условнорефлекторным путем образовать в нервных центрах координационные отношения, связанные с сокращением мышц-агонистов при значительном, а в некоторых случаях и при полном торможении деятельности центров мышц-антагонистов.

Кроме того, существенное значение имеют условно- и безус-

ионорефлекторные *влияния центральной нервной системы трофического характера,* оказываемые на мышцу через вегетативные нервы, в частности через симпатические. Симпатические нервы могут усиливать деятельность как сердечной (И. П. Павлов), так и поперечнополосатых (Л. А. Орбели) мышц.

При выполнении движений, особенно в соревновательных условиях, симпатическая нервная система возбуждена, и адаптационно-трофические влияния, которые она оказывает на мышцы и нервные центры, приводят к повышению их возбудимости, к увеличению функциональной подвижности, к значительному возрастанию работоспособности. Через вегетативные нервы регулируются также кровоснабжение работающих органов и деятельность желез внутренней секреции. Гормоны этих желез, в частности адреналин, выделяемые при возбуждении симпатической нервной системы в повышенном количестве, также способствуют повышению работоспособности мышц, проявлению ими большой силы.

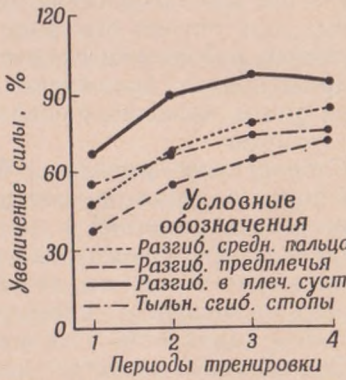


Рис. 104. Среднее увеличение силы упражняемых мышц (%) после четырех десятидневных периодов тренировки на 10, 20, 30 и 40-й тренировочные дни (по И. Г. Васильеву)

Длительная силовая работа с тяжестями, имеющая место при тренировках, когда за одно занятие поднимается большое число тонн груза (в некоторых случаях до 15—20 т), связана также со значительными требованиями к состоянию сердечно-сосудистой системы.

Эффективность развития силы при динамической работе и статических усилиях. Мышечная сила возрастает при тренировке с использованием как динамической работы, так и статических усилий. При целенаправленных динамических упражнениях после 10—20 тренировочных занятий сила отдельных мышечных групп может увеличиться на 35—80% (рис. 104). Значительный прирост силы, по данным ряда авторов, выявлен при тренировке в максимальных статических усилиях, т. е. при изометрическом режиме. Поэтому для развития мышечной силы могут быть рекомендованы оба эти режима тренировки. Положительной стороной изометрических упражнений является их кратковременность. Весь комплекс из 5—6 упражнений проводится за 2—4 мин. Однако при подборе физических упражнений для развития силы необходимо учитывать и отрицательные стороны изометрических упражнений. Тренировка в изометрическом режиме не только не развивает, но даже

может ухудшить способность к расслаблению мышц. Изометрический режим не содействует также быстрому развитию напряжения и способности к тонкой дифференциации величины, длительности и скорости развития усилий при мышечных напряжениях. Между тем в преобладающем числе видов спорта при выполнении упражнений требуются и расслабления мышц и тонкая дифференцировка усилий (от самых слабых до самых сильных). В связи с этим при развитии силы изометрический режим тренировки должен использоваться только как составная часть комплекса упражнений, в котором основное место принадлежит движениям динамического характера.

Скорость (быстрота) движений. Термин «скорость» при характеристике движений человека применяется, во-первых, для оценки быстроты осуществления движения вообще; во-вторых, для оценки скрытого периода реакции при внезапном раздражении или усложнении обстановки; в-третьих, для определения темпа мышечных сокращений и быстроты перемещения в пространстве.

Скорость как проявление быстроты движений, не связанных с реакциями на неожиданное раздражение, имеет место при различного рода метаниях и других упражнениях скоростно-силового характера. В такого рода упражнениях скорость осуществления координированного двигательного акта является одним из важных компонентов, определяющих результат производимого движения (дальность метания, сила удара боксера и т. д.).

Скорость как скрытый период реакции при появлении раздражителя или усложнении ситуации учитывается, например, при оценке ответных реакций в целом ряде видов спорта.

Скрытый период имеет особое значение в таких видах спорта, где необходимо реагировать на непрерывно меняющиеся условия (в спортивных играх, фехтовании, боксе и т. п.). Очень важна быстрота реакции и при взятии старта в спринтерском беге и подобных ему видах деятельности. В ряде других упражнений (бег на сверхдлинные дистанции и т. п.), даже если само движение, особенно заключительные его фазы, необходимо совершить очень быстро (метания, прыжки и др.), скрытый период реакции имеет несколько меньшее значение.

У спортсменов, применяющих скоростные упражнения, скрытый период реакции меньше, чем у других (А. Н. Крестовников и В. В. Васильева).

Скорость как характеристика темпа мышечных сокращений и быстроты перемещения в пространстве, как правило, относится к оценке движений циклического характера: ходьбы, бега, переползания, плавания, ходьбы на лыжах, бега на коньках, гребли, езды на велосипеде и т. д.

Важнейшим физиологическим фактором, обусловливающим скорость движений, является подвижность нервных процессов

При высокой степени подвижности нервных процессов в корковых и других центрах возбуждение и торможение могут быстро чередоваться друг с другом. Тем самым создается возможность для быстрой смены сокращения и расслабления мышц. Под влиянием скоростных упражнений наблюдается изменение функционального состояния нервно-мышечного аппарата. Об этом свидетельствуют изменения хронаксии различных мышц у лиц, занимающихся скоростными упражнениями.

Темп ритмических двигательных реакций, имеющий большое значение при таких упражнениях циклического типа, как ходьба, бег, плавание и т. д., при увеличении нагрузки закономерно замедляется. При этом уменьшается также и время, в течение которого можно поддерживать максимальный или близкий к нему темп движений.

Выносливость. При мышечной работе *выносливость* характеризуется удлинением времени сохранения человеком работоспособности и повышенной сопротивляемостью организма утомлению.

Выносливость является понятием, имеющим отношение к различным проявлениям жизнедеятельности организма. Термин «выносливость» широко используется как при мышечной или умственной работе, так и при характеристике действия на организм различных других факторов внешней и внутренней среды: пониженного атмосферного давления, ускорений, тепла, холода, болевых раздражений, различных ядов и т. д.

Развитие выносливости благодаря улучшению регуляции функций организма способствует более длительному сохранению работоспособности, а при наступлении явлений утомления отдаляет момент резкого снижения работоспособности.

Длительность работы находится в теснейшей связи с ее темпом и величиной нагрузки. При предельно высоком темпе работы или предельно большой нагрузке выносливость определяется всего лишь секундами или десятками секунд, как, например, при беге на 100 м и при других спринтерских упражнениях. Наоборот, при небольшом темпе и небольшой нагрузке выносливость характеризуется возможностью совершать работу без значительного уменьшения интенсивности ее в течение нескольких часов и даже десятков часов, например при ходьбе в медленном темпе.

Повышение выносливости, возникающее у человека в результате целенаправленных систематических физических упражнений, имеет весьма сложную природу и связано с морфологическими, биохимическими и физиологическими изменениями в его организме.

Морфологические сдвиги состоят в перестройке структуры мышц, связок, костей и в изменениях в вегетативных органах. Эти сдвиги при развитии выносливости упражнениями различного характера имеют неодинаковый характер. Различны также и

биохимические изменения в организме, возникающие при тренировке в упражнениях разной длительности и интенсивности.

В развитии выносливости, как и при утомлении, представляющем собой как бы другую сторону выносливости (В. С. Фарфель), важнейшими определяющими факторами являются процессы, протекающие в нервной системе. В результате улучшения деятельности нервных центров и нервной регуляции движений и всех вегетативных функций — кровообращения, дыхания, обмена веществ, выделительных процессов и т. д. — работоспособность организма значительно возрастает.

Одним из главных факторов совершенствования регуляции функций организма является образование целого ряда условных рефлексов. При каждом виде физической работы или физических упражнений повышение выносливости сопровождается образованием особой, характерной для данного вида мышечного напряжения, комбинации условных рефлексов. Например, выносливость, приобретаемая при быстрых передвижениях (бег, ходьба на лыжах, плавание, гребля и т. д.), характеризуется образованием условных рефлексов, улучшающих регуляцию деятельности не только мышц, но и вегетативных функций организма: кровообращения, дыхания и т. д. Выносливость же, необходимая для сохранения неподвижного положения тела, как длительного (например, у охотника при ожидании приближения чуткого зверя), так и кратковременного, но требующего сохранения трудного положения («крест» на кольцах у гимнастов и т. д.), предъявляет высокие требования к нервным центрам, регулирующим деятельность мышц. При этом к регуляции вегетативных функций не предъявляется особых требований. Выносливость в беге и плавании в значительной мере связана близкими по своему характеру требованиями к регуляции кровообращения и дыхания. В то же время эти виды упражнений характеризуются различными условными рефлексами в отношении теплорегуляции и координации движений. Вследствие этого выносливость к совершению движений, характерных для бега, не будет полностью соответствовать выносливости, необходимой для плавания. При деятельности групп мелких мышц выносливость развивается только в отношении способности центральной нервной системы длительно поддерживать координацию движений при сокращении именно этих мышц.

Таким образом, выносливость, аналогично силе и скорости, является конкретной качественной особенностью деятельности человека, свойственной тому или иному виду работы. Поэтому особые черты выносливости характерны не только для резко отличающихся друг от друга видов работы (например, умственная работа и физическая работа), но и для различных видов физических напряжений.

Выносливость, приобретаемая при разных видах физических

напряжений, наряду с различиями имеет и общие черты. Значительное число условнорефлекторных связей, повышающих выносливость при каком-либо одном виде физических напряжений, например при беге, может быть полностью или в значительной своей части использовано и при другом виде мышечной работы, например при ходьбе. Повышению выносливости содействует также и совершенствование периферических органов, например изменение структуры мышц, их химизма и кровоснабжения. Например, такие различные виды передвижений, как бег, ходьба обычная, ходьба на лыжах, плавание и езда на велосипеде, характеризуются весьма близким характером изменений в организме, проявляющихся в улучшении регуляции вегетативных функций, в изменениях структуры и химизма мышц, в развитии кровеносных сосудов в них.

Исходя из общности и различия в выносливости, приобретаемой при различных физических упражнениях, можно выделить несколько видов ее. Особенно большое прикладное значение имеет так называемая *«общая выносливость»*, характеризующая способность человека совершать динамическую работу определенной интенсивности в течение длительного времени, измеряемого десятками минут и часами. Общая выносливость особенно хорошо воспитывается упражнениями, связанными с передвижениями: бегом, быстрой ходьбой, греблей, лыжными переходами, плаванием, ездой на велосипеде, спортивными играми (футбол, баскетбол, ручной мяч, хоккей и др.). При этих упражнениях наряду с улучшением регуляции деятельности мышц достигается высокая степень совершенства важнейших вегетативных функций организма: кровообращения, дыхания, выделительных процессов, теплорегуляции, обмена веществ и т. д.

Термин «общая выносливость» является условным. Все образуемые в организме связи в известной мере специфичны. Поэтому естественно, что условные рефлексы и изменения состояния мышц, сердца и других органов тела, улучшающие так называемую общую выносливость, не могут повысить выносливость человека к любым видам движений, совершаемым разными группами мышц. Однако поскольку общая выносливость обеспечивает лучшее выполнение мышечной работы при ряде важнейших видов физической работы на производстве и в обычной жизни, название этого вида выносливости — «общая», несмотря на свою условность, получило широкое распространение.

В основе выносливости к длительным физическим напряжениям лежат развитие функций различных систем и тонкая их координация, повышение энергетического потенциала организма, его способность к более полной мобилизации ресурсов, эффективная работа биохимических систем, осуществляющих окислительные процессы в работающих органах, и высокая функциональная устойчивость нервных центров.

Помимо способности поддерживать среднюю интенсивность работы в течение продолжительного времени, спортсмен, выполняющий длительные физические напряжения, должен обладать способностью ускорять движение на разных участках дистанции, т. е. переходить от работы умеренной интенсивности к работе большой и субмаксимальной интенсивности. Таким образом, помимо выносливости при длительных физических нагрузках спортсмены этой группы должны обладать и другими видами выносливости.

Наряду с общей выносливостью в практике физического воспитания и спорта выделяют еще несколько видов выносливости, в частности выносливость при скоростной, статической и силовой работе.

Выносливостью при скоростной работе (скоростной выносливостью) называется способность поддерживать высокий темп движения при очень быстром или максимально быстром передвижении на короткие дистанции. В основе скоростной выносливости спринтера лежит развитие функциональной устойчивости нервных клеток и нервно-мышечного аппарата к высоким ритмам оказываемых на них воздействий.

Высокая устойчивость может быть связана также с быстрым протеканием восстановительных процессов, которые в условиях недостатка кислорода должны осуществляться за счет анаэробных реакций.

При работе субмаксимальной и большой интенсивности наряду с указанными выше моментами особое значение как неблагоприятный фактор приобретает возникающий в работающих мышцах недостаток кислорода (гипоксия), который организму приходится переносить в течение более длительного времени, чем при работе максимальной интенсивности. Несмотря на усиление деятельности кровеносной и дыхательной систем, доставляемое мышцам количество кислорода намного ниже кислородного запроса. В связи с этим в организме накапливается значительное количество недоокисленных продуктов, которые сдвигают реакцию тканей в кислую сторону. Эти условия могут ограничивать возможность продолжать работу. Оказываясь в условиях кислородного голодания, организм вырабатывает ряд приспособительных реакций.

Выносливостью при статических усилиях (статической выносливостью) называется способность к непрерывному, длительному поддержанию мышечных усилий. Этот вид выносливости в мышечных группах, в обычной жизни постоянно поддерживающих статическое усилие (мышцы шеи и туловища), выражен больше, чем в мышцах, производящих динамическую работу (мышцы конечностей). При этом чем меньше нагрузка, тем больше может поддерживаться статическое усилие (табл. 23).

Выносливость в поддержании статических усилий имеет важ-

Таблица 23

Средняя длительность поддержания статического усилия (мин.) различными группами мышц при нагрузках 80, 60, 40, и 20% от их максимальной силы (по И. М Товбину)

Мышцы	Средние величины нагрузки (%)			
	80	60	40	20
Разгибатели плеча	0,22	1,00	1,27	4,35
Сгибатели плеча	0,41	1,34	3,16	9,73
Разгибатели бедра	0,57	1,38	2,28	6,90
Сгибатели бедра	1,50	1,25	3,28	6,00
Разгибатели шеи	1,95	3,80	11,38	64,24
Сгибатели шеи	1,25	1,95	4,65	27,75
Разгибатели туловища	3,58	7,30	27,25	62,51
Сгибатели туловища	0,78	3,98	19,17	74,13

ное значение при выполнении многих физических упражнений. В гимнастических упражнениях эти усилия обычно совершаются при нагрузках, близких к максимальной силе соответствующих групп мышц («крест» на кольцах и др.), вследствие чего длительность их непродолжительна. При езде на велосипеде статические усилия для поддержания головы и туловища в определенном положении осуществляются при напряжениях мышц, во много раз меньших, чем их максимальная сила. Эти напряжения, осуществляемые мышцами, весьма выносливыми при статических усилиях (табл. 23), могут продолжаться длительное время.

Выносливостью при силовой работе называется способность сохранять работоспособность при динамической работе со значительными нагрузками. В некоторых случаях динамическая работа одних мышц при этом сочетается со статическими усилиями других мышц (жим штанги).

В связи с тем, что в спортивной деятельности силовые нагрузки выполняются обычно в течение очень коротких промежутков времени, выносливость в силовой работе выражается, в сущности, в способности к многократному их повторению. Выносливость при силовых упражнениях связана со всеми теми процессами, которые обусловливают силу. Этот вид выносливости связан также и с развитием функциональной устойчивости по отношению к тем неблагоприятным для сердечно-сосудистой системы факторам, которые возникают при явлениях натуживания.

Физические упражнения специального характера увеличивают выносливость при действии такого рода внешних факторов, как ускорения (фигурное катание на коньках, вращение при гим-

настических упражнениях, прыжки в воду, укачивание на кораблях, самолетах и автомашинах и т. д.), пониженное содержание в атмосфере кислорода (альпинизм, авиационный и парашютный спорт) и т. д.

Ловкость. *Ловкость в отношении двигательной деятельности* характеризует способность человека к осуществлению сложных в координационном отношении двигательных актов, способность переключаться от одних точно координированных движений к другим и способность быстро создавать новые двигательные акты в соответствии с внезапно возникшими в связи с изменившейся обстановкой задачами.

Человек рождается с ограниченным количеством врожденных двигательных реакций. Все то исключительное богатство форм движений, которыми обладает человек, в основном представляет собой результат образования временных связей. Ловкость, таким образом, с физиологической точки зрения — это проявление условнорефлекторной деятельности (выражающейся в возможности создания сложнейших координаций, необходимых для осуществления трудных двигательных задач), проявление высокой пластичности нервных процессов, обусловливающих быстрое переключение с одних реакций на другие и создание новых временных связей.

Важнейшим фактором, способствующим проявлению ловкости, является *экстраполяция*, характеризующаяся возможностью осуществления нервной системой новых координационных актов на основе ранее применявшихся программ выполнения различных, родственных по своему характеру, двигательных актов.

Функциональные возможности человека в отношении развития качественных сторон двигательной деятельности. В процессе возрастного развития и в результате систематических упражнений сила, скорость, выносливость и ловкость претерпевают существенные изменения. Степень этих изменений связана с целым рядом факторов: уровнем исходного состояния, величиной применяемых нагрузок, длительностью и режимом тренировки, индивидуальными особенностями человека и т. д.

Исследования изменений максимальной силы, возникающих в результате систематических упражнений отдельных мышечных групп, показывают, что мышечная сила часто возрастает на 75—150% и более. В отдельных случаях отмечено ее увеличение в 3,5—3,75 раза.

Результаты обследования мастеров и перворазрядников показывают, что у них прирост максимальной силы (по сравнению с силой, показанной в первый год участия в соревнованиях) за 5—10 лет систематических упражнений возрастает на 60—100%, в отдельных же случаях достигает 160—180%. Меньший прирост силы у тяжелоатлетов по сравнению с лабораторными данными

объясняется тем, что поднятый вес штангист впервые регистрирует на соревнованиях уже на фоне значительного увеличения силы в результате предварительной тренировки.

Анализ данных о приросте поднимаемого веса у тяжелоатлетов на протяжении ряда лет показывает, что увеличение силы идет особенно интенсивно в первые годы занятий. Но вместе с тем при систематических упражнениях этот прирост может наблюдаться даже спустя 8—10 лет.

Согласно данным исследования отдельных мышечных групп, значительный прирост силы происходит уже после 10 специальных занятий. В дальнейшем он хотя и продолжается, но в меньшей степени (см. рис. 104).

Скорость (быстрота) ранее хорошо освоенных движений возрастает после ряда упражнений на 30—60%, и лишь в отдельных случаях это увеличение приближается к 100%. Например, лица, ранее специально не тренировавшиеся в беге на 100 м, пробегают это расстояние за 15—17 сек., т. е. со скоростью 5,87—6,66 м в 1 сек. В дальнейшем, по мере упражнения, скорость бега хотя и возрастает, но у преобладающего большинства не превышает 8,5—9 м в 1 сек., увеличиваясь, следовательно, в пределах 30—50%. Несколько больший прирост, в пределах 60—100%, был получен в лабораторной обстановке при упражнениях в скоростных движениях отдельных мышечных групп.

Если двигательный навык ранее не был достаточно освоен, прирост скорости может быть очень большим (например, при обучении начинающих лиц плаванию, бегу на коньках и т. д.). Но здесь, в сущности, следует говорить не о приросте скорости как таковой, а об усвоении техники движений, так как после овладения техническими приемами скорость возрастает лишь в указанных выше пределах.

Возможности, возникающие в результате упражнений для увеличения общей выносливости, значительно большие, чем для силы и скорости движений, в частности в тех случаях, когда движение совершается в ритме, не превышающем 50—60% от максимального темпа. Известно, что совершенно нетренированный человек с трудом пробегает расстояние 1 км, в то время как подготовленные спортсмены во время марафонского бега преодолевают в 42 раза большее расстояние. При исследовании выносливости в работе отдельных мышечных групп после 15—35 упражнений также наблюдалось увеличение длительности работы «до отказа» в 9—20 раз (рис. 105) и более.

Охарактеризовать точными цифрами развитие в результате упражнения ловкости труднее, чем развитие силы, скорости движений и выносливости. Но, как показывает опыт работы гимнастов, прыгунов в воду, прыгунов с шестом и т. д., эта сторона двигательной деятельности развивается в весьма значительных пределах.

Эффективность упражнений, применяемых для развития силы, скорости и выносливости, тесно связана с режимом тренировки — интервалами между выполнением отдельных упражнений и между днями занятий физическими упражнениями, с величиной применяемых нагрузок, с темпом движений. При высоком состоянии тренированности можно упражняться с относительно короткими интервалами, с движениями в высоком темпе и со значительными весовыми нагрузками. У начинающих спортсме-



Рис. 105. Развитие выносливости у испытуемых К., М. и Э. при движениях пальца в темпе 60 раз в 1 мин. с нагрузкой в 20% от максимальной силы (по Я. А. Эголинскому)

нов упражнения с весьма высоким темпом и большими весовыми нагрузками при коротких интервалах между тренировочными днями могут существенно снижать эффективность тренировки (рис. 106).

О «переносе» результатов упражнения на симметричные неупражнявшиеся мышцы. Общность изменений в организме, наблюдаемых при различных физических упражнениях, а также облегчение выработки новых условных рефлексов, близких по своему характеру к уже имеющимся, являются основой так называемого «переноса» качественных особенностей двигательной деятельности: выносливости, силы, скорости и ловкости.

На явлениях «переноса» основана вся трудовая направленность физического воспитания. Физические упражнения, используемые в процессе физической культуры, как бы они ни были разнообразны, ни в какой мере не могут соответствовать тому исключительно большому разнообразию мышечных напряжений, которые могут встретиться в жизни. Однако благодаря «переносу» выносливость, сила, скорость и ловкость, приобретенные при занятиях физической культурой, облегчают выполнение мышечных напряжений при самых разнообразных условиях трудовой деятельности.

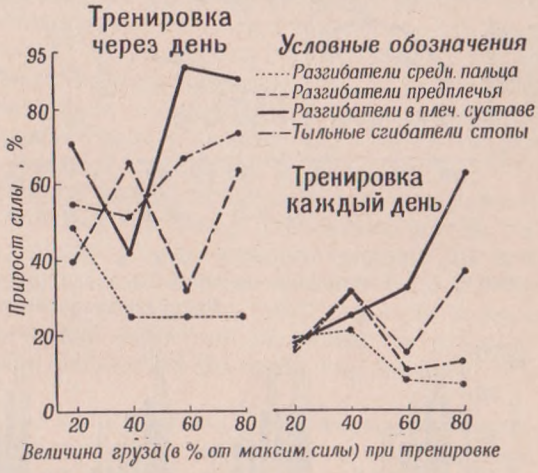


Рис. 106. Средний прирост мышечной силы в начальном периоде тренировки после 10 тренировочных дней с различными интервалами между ними. Темп работы 45 раз в 1 мин. (по И. Г. Васильеву)

В процессе физических упражнений, осуществляемых мышцами одной стороны тела, отмечается особый вид «переноса», проявляющийся в приросте силы, скорости движений, выносливости и ловкости при работе мышц симметричной неупражнявшейся стороны. После упражнений, совершаемых мышцами одной стороны тела, прирост силы и скорости движений в симметричных мышцах лишь незначительно уступает приросту упражнявшихся мышц (рис. 107). Интересно, что приобретенная сила на симметричной стороне сохраняется после перерывов в упражнениях через 3, 6, 9 и 12 месяцев почти в той же мере, в какой сохраняется и приобретенная сила упражнявшихся мышц (рис. 108).

Важнейшим фактором физиологической природы «переноса» на симметричные неупражнявшиеся мышцы результатов развития силы, скорости и выносливости является генерализация условнорефлекторных связей, благодаря наличию тесного взаимодействия между симметричными центрами коры больших полушарий и других отделов мозга.

Явление «переноса» эффекта тренировки на симметричные нетренировавшиеся мышцы следует учитывать как в лечебной физкультуре, так и при спортивной тренировке.

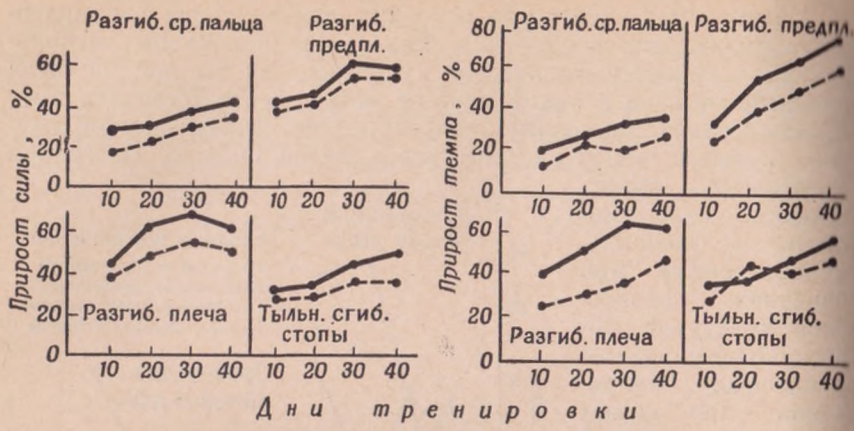


Рис. 107. Среднее изменение силы и темпа движений упражнявшихся (линия) и симметричных неупражнявшихся (пунктир) мышц после 40 тренировочных дней

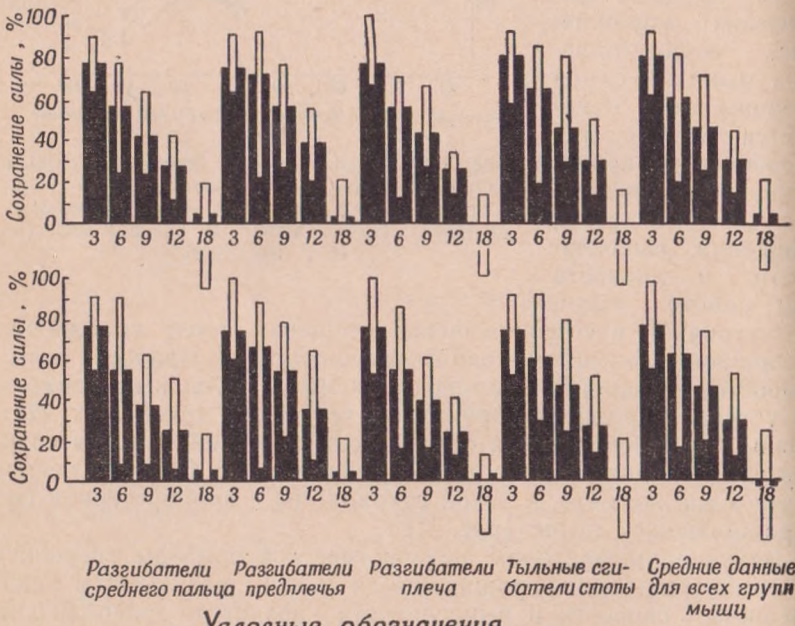


Рис. 108. Степень сохранения приобретенной в результате тренировки мышечной силы упражнявшихся (верхний ряд) и симметричных им неупражнявшихся (нижний ряд) мышц (по И. Г. Васильеву).

Прирост силы после 40 тренировок взят за 100%. Черные широкие столбики — средние данные для 18 человек; белые столбики внутри них — диапазон индивидуальных колебаний; цифры под столбиками — длительность перерыва после окончания тренировочного периода (в месяцах)

Взаимосвязь между развитием силы, скорости движений и выносливости при различных условиях тренировки. В начальных стадиях тренировки большинство физических упражнений способствует одновременному развитию и силы, и скорости, и выносливости. Однако в дальнейшем взаимосвязи между развитием силы, скорости движений и выносливости усложняются, и при определенных условиях тренировки улучшение одних из этих качественных сторон двигательной деятельности может сопровождаться ухудшением других. Например, упражнения в движениях с большой нагрузкой, увеличивая силу соответствующих мышц, в то же время приводят к уменьшению частоты движений, совершаемых без нагрузки. Описанное явление можно объяснить тем, что улучшение работоспособности при тех или иных движениях всегда связано с образованием специфических временных связей, способствующих регуляции двигательных и вегетативных функций при данном виде работы. При переходе же на иной тип работы ранее установившийся динамический стереотип не только не способствует оптимизации нервной регуляции функций, но даже ухудшает ее.

Высокая пластичность, которой обладают нервные центры, особенно кора больших полушарий, позволяет путем специальных упражнений выработать условные рефлексы для регуляций самых различных движений. Поэтому при соответствующем режиме тренировки возможно, если это требуется, одновременно развивать силу, скорость движений и выносливость не только на начальных, но и на дальнейших этапах совершенствования спортсмена.

Суточные колебания силы, скорости движений и выносливости. На протяжении суток сила, скорость движений и выносливость человека не остаются стабильными, они подвергаются колебаниям то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения. Важнейшим фактором, обусловливающим эти колебания, являются изменения возбудимости и других показателей функционального состояния нервной системы, связанные с суточной периодичностью функций, с характером режима жизни человека.

Особенно значительными эти колебания возбудимости нервных центров становятся при переходах от сна к бодрствованию или от состояния повышенной возбудимости, например после разминки при выполнении физических упражнений на тренировках и состязаниях, к состоянию пониженной возбудимости при развитии утомления.

Суточные колебания максимальной мышечной силы (рис. 109) достигают 15—30%, а в некоторых случаях, например при исследовании относительно менее тренированных мышечных групп, сила может на протяжении суток изменяться почти в 2 раза. Ко-

§ 4. Физиологическая характеристика тренированности

Спортивная тренировка вызывает целый ряд изменений в функциональном состоянии различных систем организма. Эти изменения служат *физиологическими показателями* тренированности и свидетельствуют о высокой работоспособности — как общей, так и, особенно, в избранном виде спорта.

Степень тренированности устанавливают путем исследования функционального состояния организма в покое и изучения его реакций на работу. При этом определяют реакции как на *дозированные нагрузки,* так и на *предельно напряженную работу* в избранном виде спорта.

Физиологические показатели тренированности оказываются различными при тренировке к мышечной деятельности разного типа. Так, у тренирующихся к длительной работе изменения в органах дыхания и кровообращения, которые можно обнаружить в состоянии покоя, выражены более резко, чем у тренирующихся к кратковременным мышечным усилиям. Различными будут у них и реакции отдельных физиологических систем на работу.

Показатели тренированности во многом зависят от *индивидуальных особенностей организма.* Например, редкий пульс в состоянии покоя характерен для тренированных лыжников и бегунов на длинные дистанции. Однако иногда среди них встречаются лица и без выраженной брадикардии.

Адаптация организма к выполнению напряженной работы также имеет индивидуальные варианты. У одних спортсменов в этих условиях быстрее улучшаются функции органов кровообращения, у других—дыхания, у третьих — кислородная потребность при работе обеспечивается главным образом за счет большой кислородной емкости крови и значительного увеличения артериовенозной разности. Но каким бы путем ни обеспечивалось потребление кислорода, этот процесс играет ведущую роль при длительных нагрузках. Однако и здесь могут быть исключения из общих правил. У лиц, отличающихся рациональной экономной техникой движений, кислородный запрос при работе меньше, и они могут достигать высоких спортивных результатов при относительно небольшом потреблении кислорода.

Степень тренированности нельзя оценивать по состоянию только одной из физиологических систем. Повышение работоспособности при спортивной тренировке — сложный процесс, поэтому тренированность следует определять *комплексными методами.* Физиологические исследования при этом должны обязательно сочетаться с данными педагогических наблюдений.

Физиологические особенности тренированного организма как в состоянии покоя, так и, особенно, при выполнении мышечной

деятельности являются *временными:* нарастают по мере развития тренированности и снижаются при прекращении тренировки.

Характеристика тренированности в состоянии покоя. Исследование функционального состояния человека в покое дает возможность в известной мере судить о степени его тренированности. Ниже будут рассмотрены особенности физиологических функций у тренированных в состоянии покоя.

Центральная нервная система. Мозг животных, подвергаемых экспериментальной тренировке, отличается как увеличенным весом по сравнению с мозгом нетренированных животных, так и некоторыми биохимическими особенностями. У тренированных животных увеличено число разветвлений дендритов нервных клеток больших полушарий (Хелловей, 1966). Систематическая мышечная деятельность сопровождается увеличением буферных свойств нервной ткани и повышением активности окислительных и некоторых других ферментов.

Электроэнцефалограмма тренированного человека характеризуется относительно более частым альфа-ритмом и более выраженной амплитудой его колебаний. Тренированный может более быстро усваивать ритм раздражений и воспроизводить его большую частоту, что свидетельствует о повышенной лабильности нервных клеток.

У тренированных лиц, особенно к скоростной работе, увеличена подвижность нервных процессов. Это проявляется в укорочении скрытого периода двигательных реакций, уточнении дифференцировок и повышении скорости переработки поступающей от анализаторов информации. Тренирующиеся же к длительной работе, как правило, отличаются высокой уравновешенностью нервных процессов.

Двигательный аппарат. При тренировке во всех звеньях двигательного аппарата (мышцы, кости, сухожилия, связки) происходят значительные морфологические и функциональные изменения. Влияние мышечной деятельности на развитие скелета было отмечено П. Ф. Лесгафтом, который обнаружил, что развитие скелетных мышц сопровождается утолщением костей и увеличением их прочности. У тренированных людей, а также у животных, подвергаемых экспериментальной тренировке, поперечные размеры костей увеличены, корковый слой утолщен. На поверхности костей образуются выступы и шероховатости. Наряду с макроскопическими изменениями костей происходят и гистологические сдвиги в структуре и расположении костных балок, увеличении числа остеонов и др. Все это является рабочей гипертрофией, способствующей увеличению механической прочности костей.

При тренировке увеличиваются масса и объем скелетных мышц. Больше всего гипертрофируются мышцы, выполняющие работу силового и статического характера. Динамическая работа вызывает меньшие морфологические изменения мышц.

Рабочая гипертрофия мышц осуществляется главным образом за счет увеличения размеров отдельных мышечных волоконец, в которых утолщается сарколемма, нарастает количество саркоплазмы, миофибрилл и других структурных элементов.

Гипертрофия скелетных мышц сопровождается улучшением их кровоснабжения. У животных при экспериментальной тренировке происходит увеличение капилляров в скелетных мышцах. В одном из исследований, при котором тренировке подвергались мышцы лишь одной стороны тела, в нетренированных мышцах обнаружено 46 капилляров на 100 мышечных волоконец, в тренированных — 98.

В мышечной ткани имеются артерио-венозные анастомозы. При покое в нетренированной мышце часть из них открыта, в тренированной же они закрыты, что обеспечивает лучшее ее кровоснабжение (П. З. Гудзь и А. И. Наврота).

При рабочей гипертрофии происходит развитие иннервационных приборов мышцы. По мере утолщения мышечного волоконца в нем увеличиваются, разрастаются, становятся шире нервные окончания. Количество концевых веточек и ядер шванновской глии в них возрастает. Расщепление мышечных волоконец начинается со стороны, противоположной двигательной пластинке. В дальнейшем, по мере развития нового волоконца, на нем возникает самостоятельная двигательная пластинка. Изменения в иннервационном приборе мышцы при ее гипертрофии обеспечивают увеличение контактирующей поверхности между мышечным волокном и нервом.

Гипертрофия мышц при спортивной тренировке сопровождается увеличением *удельного веса тела.* Этому способствуют потери воды и жира. В течение недели при систематической тренировке мышечная масса в определенные периоды тренировки может увеличиваться до 1,5 кг. При ограничении же двигательной деятельности она быстро уменьшается.

Опытами на животных установлено, что в результате экспериментальной тренировки в мышцах увеличиваются *энергетические потенциалы* и повышается *активность ферментов.* В тренированной мышце больше содержится белка миозина, что особенно важно для ее работоспособности. Миозин, как известно, не только обладает сократительными свойствами, но, являясь ферментом, способствует расщеплению АТФ.

При тренировке в мышцах нарастает количество *миоглобина,* что увеличивает их кислородную емкость и обеспечивает повышение интенсивности окислительных процессов при работе. У животных, ведущих более подвижный образ жизни, относительно больше миоглобина. Например, мышцы комнатной собаки содержат 400 мг% миоглобина, а мышцы охотничьей собаки — 1000 мг%.

Экспериментальная тренировка животных ведет к увеличению *запасов креатинфосфата* в мышцах, что способствует ресинтезу

АТФ и гликогена. В тренированной мышце повышена активность фосфоролазы, гексокиназы и многих других ферментов, ускоряющих аэробные и анаэробные реакции. Изменяется при тренировке и ионный состав мышц.

Наступающие в процессе тренировки биохимические и морфологические изменения скелетных мышц ведут к *функциональным сдвигам*. У тренированных, особенно в скоростной работе, повышены возбудимость и лабильность мышц.

У лиц, не занимающихся физическими упражнениями, возбудимость и лабильность мышц-антагонистов, измеряемых по величине реобазы и хронаксии, как правило, неодинаковы. В процессе тренировки эти величины сближаются, что способствует совершенствованию координации двигательной деятельности.

Одним из важных показателей функционального состояния мышц является их способность развивать максимальные напряжения и хорошо расслабляться. Эти свойства мышц определяются путем измерения их твердости (миотонометрия) при максимальных произвольных напряжениях и расслаблениях. У тренированных лиц эти величины и разница между ними выражены более резко, чем у нетренированных.

Обмен веществ и энергии. При нормальном питании у спортсменов обычно наблюдается азотистое равновесие. Лишь в подготовительном периоде тренировки, когда работа направлена на развитие скелетной мускулатуры, азотистый баланс может быть положительным. Запасы углеводов в тренированном организме увеличены, что очень важно для повышения работоспособности, особенно при выполнении длительной работы. Запасы жира у тренированных относительно уменьшены.

Основной обмен, т. е. уровень окислительных процессов, в состоянии полного мышечного покоя и натощак, у тренированных находится или в пределах стандартных величин или несколько понижен. При частых тренировочных занятиях и выступлениях на соревнованиях основной обмен у спортсменов может быть выше стандартов. Особенно он высок в дни после напряженных нагрузок. После же дней отдыха основной обмен вновь понижается (см. рис. 99). В связи с этими наблюдениями повышение основного обмена у спортсменов следует рассматривать как проявление неполного восстановления после тяжелой работы.

Дыхание. В процессе тренировки происходят существенные изменения в функциональном состоянии органов дыхания. Это является одним из важнейших условий, обеспечивающих аэробную производительность организма.

У тренированных в состоянии покоя дыхание относительно менее частое и более глубокое. Частота дыханий у них в среднем не превышает 10—16 раз в 1 мин. Углубление дыханий ведет к увеличению дыхательной поверхности легких, что способствует обмену газов между альвеолярным воздухом и кровью.

При тренировке происходит *развитие дыхательных мышц*. Это ведет к нарастанию силы вдоха и выдоха и *увеличению жизненной емкости легких* (ЖЕЛ). У спортсменов-мужчин этот показатель равен 4500—6000 мл, у женщин — 3500—4500 мл. ЖЕЛ особенно велика у пловцов, что обусловлено спецификой дыхания при плавании: преодоление сопротивления воды при вдохе и выдохе способствует развитию дыхательных мышц. Так называемый *жизненный показатель* (отношение ЖЕЛ к весу тела) особенно высок у бегунов на длинные дистанции и у лыжников.

Для оценки функционального состояния органов дыхания имеет значение не только величина ЖЕЛ, но и соотношение ее отдельных частей. У тренированных лиц объем дополнительного вдоха больше объема дополнительного выдоха, что является наиболее благоприятным показателем функций дыхания.

Более точные сведения о развитии дыхательных мышц дает не однократное определение ЖЕЛ, а повторные определения с небольшими интервалами отдыха (проба Розенталя). В последнем случае величина ЖЕЛ у тренированных либо не изменяется, либо даже повышается, у нетренированных же в связи с возникновением утомления дыхательных мышц происходит ее понижение.

Одним из показателей функционального состояния органов дыхания является величина *произвольной максимальной вентиляции легких* за 1 мин. (МВЛ). Этот показатель повышается по мере развития тренированности. Степень его увеличения зависит от вида спортивной деятельности. У тренированных спортсменов-мужчин максимальная вентиляция легких составляет 100—200 л, у нетренированных — 60—120 л.

Отношение величин МВЛ и ЖЕЛ свидетельствует о скорости движения воздуха по бронхам. Этот показатель выше у более тренированных.

Легочная вентиляция и *потребление кислорода* в состоянии покоя находятся у тренированных лиц либо в пределах нормальных величин, либо несколько понижены. Содержание же углекислоты в альвеолярном воздухе у них несколько повышено (особенно у стайеров). Это обусловлено увеличением концентрации углекислоты в крови в связи с нарастанием щелочных резервов.

Об интенсивности тканевого дыхания и о степени возбудимости дыхательного центра можно судить по времени произвольной задержки дыхания. Обычно оно оказывается более длительным у тренированных. Оксигемометрические исследования показали, что у них при задержке дыхания более продолжительны как устойчивая, так и, особенно, гипоксемическая фазы. Восстановление оксигенации крови после окончания задержки дыхания у тренированных происходит быстрее (табл. 24).

Кровообращение. Систематическая тренировка сопровождается морфологическими, биохимическими и функциональными

Таблица 24

Длительность задержки дыхания и изменения оксигенации крови у лиц разной степени тренированности (по С. Н. Попову)

Степень тренированности	Количество испытуемых	Время (сек.) (M±m)			% HO_2 к концу задержки дыхания (M±m)
		задержка дыхания	устойчивая фаза	гипоксемическая фаза	
Нетренированные	22	96,4±6,1	49,5±1,9	54,4±5,9	86±6
Тренированные	42	149,9±4,4	62,8±1,8	88,2±3,6	73±1

изменениями сердца и сосудов. Главную роль в возникновении этих сдвигов играет *усиление парасимпатических влияний* на органы кровообращения. Эти сдвиги ведут к *экономизации деятельности сердца* и к увеличению его функциональных резервов.

Размеры сердца. Еще в XIX в. было обнаружено, что занятия спортом ведут к увеличению размеров сердца. Тогда это рассматривалось как неблагоприятное явление. В дальнейшем же было установлено, что систематическая мышечная деятельность, как правило, вызывает увеличение полостей сердца (тоногенная дилатация) и умеренную гипертрофию миокарда. В сердечной мышце при этом увеличивается содержание гликогена и белковых соединений, в частности миоглобина. Последнее предохраняет ее от развития гипоксии.

Гипертрофия миокарда сопровождается развитием капиллярной сети, увеличением диаметра капилляров и возникновением между ними поперечных анастомозов (Н. В. Казакова).

При экспериментальной тренировке животных вес правого желудочка сердца может увеличиваться на 10—16%, вес левого — на 10—13%. Показатель отношения веса сердца к весу тела при этом повышается на 40%.

С. П. Летунов и Р. Е. Мотылянская путем рентгенологических исследований обнаружили у спортсменов увеличенные размеры сердца в *74% случаев*. Наиболее часто это наблюдалось у тренирующихся в длительной циклической работе. Например, у лыжников гипертрофия сердца наблюдалась в 84%. Среди них чаще, чем у специализирующихся в других видах спорта, отмечалась гипертрофия обоих желудочков сердца (табл. 25).

Степень гипертрофии сердца зависит от вида спортивной деятельности, от особенностей организации тренировки, от возраста, в котором начаты занятия спортом.

В настоящее время установлено, что эффективной является лишь умеренная гипертрофия миокарда. Более же резкое ее развитие ведет к понижению функциональных возможностей сердца

Таблица 25

Размеры сердца у спортсменов (по С. П. Летунову и Р. Е. Мотылянской)

Специализация	Отсутствие изменений размеров	Гипертрофия левого желудочка	Гипертрофия обоих желудочков
		в процентах к числу обследованных	
Лыжники	16	30	54
Гребцы	16	43	41
Легкоатлеты-бегуны	34	46	20
Конькобежцы	35	46	19
Борцы	43	44	13
Средние данные для спортсменов различной специализации	26	40,9	33,1

и рассматривается как один из начальных показателей изнашивания миокарда (А. Г. Дембо).

Вес сердца у лиц, не занимающихся спортом, обычно находится в прямой зависимости от веса тела. У спортсменов, в связи с гипертрофией миокарда, эта зависимость выражена в меньшей степени.

Объем полостей сердца у тренированных равен в среднем около 1000 мл, у нетренированных он меньше на 36% (Рейнделл). Индивидуальная вариация этого показателя очень велика. Например, у участников Олимпиады 1960 г. объем сердца колебался в пределах от 505 до 1300 мл.

Объем сердца зависит от веса тела. При расчете на 1 кг веса он составляет у тренированных мужчин 10—18,5 мл/кг, у женщин — 9—14,5 мл/кг.

Поскольку объем сердца зависит не только от веса тела, но и от роста, его относительную величину целесообразно вычислять по формуле: $\frac{\text{объем сердца (мл)}}{\text{вес (кг)} \times \text{рост (см)}}$. Эта величина, выраженная в условных единицах, у тренированных равна 40—152, у нетренированных — 25—80 (В. Л. Карпман).

Увеличенный объем сердца обеспечивает возможность значительного нарастания систолического и минутного объемов крови при мышечной деятельности. Однако чрезмерное его увеличение (свыше 1200 мл, или 16 мл/кг) является уже неэффективным. Экономичность деятельности сердца и его резервные возможности при этом оказываются сниженными.

Частота сердцебиений у тренированных, как правило, меньше, чем у лиц, не занимающихся спортом. На большом материале установлено, что у спортсменов-мужчин ритм сердечных сокращений составляет в среднем 55 ударов в 1 мин., у женщин — 59, у не

занимающихся спортом — 70. Брадикардия у спортсменов обусловлена усилением воздействий блуждающего нерва на сердце и некоторыми биохимическими изменениями в синоатриальном узле. Эти явления больше выражены у тех спортсменов, в тренировке которых преобладает работа над развитием выносливости. По средним данным, у бегунов-стайеров сердечный ритм не превышает 52 ударов в 1 мин., у спринтеров же он равен 60 ударам. Частота сердцебиений меньше 50 ударов в 1 мин. у стайеров наблюдается в 30% случаев, у спринтеров — лишь в 9%. У тренированных лыжников сердечный ритм в покое в среднем равен 44 ударам в 1 мин., в отдельных случаях он не превышает 30 ударов.

Брадикардия может быть не только у стайеров, но и у лиц, занимающихся скоростными и силовыми упражнениями. Это объясняется индивидуальными особенностями человека и воздействием общей физической подготовки, одной из задач которой является развитие общей выносливости.

У тренированных спортсменов брадикардия нередко сочетается с *синусовой аритмией.* При умеренной аритмии разница в длительности отдельных сердечных циклов колеблется в пределах 0,10—0,15 сек., при резко выраженной аритмии — превышает 0,30 сек.

По данным разных авторов, синусовая аритмия у спортсменов наблюдается в 24—57% случаев. Чаще это явление встречается у стайеров. Например, среди тренированных лыжников аритмия отмечается почти в 90% случаев.

Синусовая аритмия у спортсменов, как и брадикардия, обусловлена усилением влияния на сердце блуждающих нервов.

На электрокардиограммах тренированных спортсменов часто отмечаются синусовые брадикардия и аритмия. Все остальные показатели электрокардиограммы находятся в пределах нормы. Некоторые особенности электрокардиограммы спортсменов, которые иногда рассматриваются как признаки высокого функционального состояния сердца, нередко указывают на начальные стадии его перенапряжения (А. Г. Дембо).

Под влиянием тренировки происходят значительные изменения в *фазовой структуре сердечного цикла.* У спортсменов отмечается удлинение фазы изометрического сокращения (табл. 26). В связи с этим удлинен и период напряжения миокарда. Удлинение фазы изометрического сокращения у спортсменов наблюдается в 20% случаев. Иногда, чаще у стайеров, длительность этой фазы значительно превышает границы нормы.

Механическая систола у спортсменов удлинена. Период же изгнания крови из левого желудочка почти не изменен. В связи с этим внутрисистолический показатель (отношение длительности периода изгнания к длительности механической систолы) у тренированных меньше, чем у нетренированных.

Удлинение изометрического сокращения и некоторые другие изменения в фазовой структуре сердечного цикла у тренированных свидетельствуют о гиподинамии миокарда.

Таблица 26

Средняя длительность фаз сердечного цикла (сек.) у тренированных спортсменов и у людей, не занимающихся спортом (по В. Л. Карпману)

Фазы сердечного цикла	Спортсмены	Не занимающиеся спортом
Фаза асинхронного сокращения	0,061	0,051
Фаза изометрического сокращения	0,047	0,031
Период напряжения	0,108	0,082
Период изгнания крови	0,258	0,256
Механическая систола	0,305	0,287
Сердечный цикл	0,948	0,850

Гиподинамия миокарда возникает у спортсменов в результате усиления влияний блуждающего нерва. Она наблюдается лишь в состоянии покоя. При работе же сменяется гиперфункцией сердца. Гиподинамия миокарда у спортсменов называется *регулируемой*, она свидетельствует об экономичности деятельности сердца и о наличии у него значительных функциональных резервов.

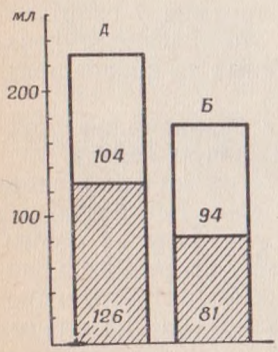


Рис. 110. Объем левого желудочка сердца у тренированных (*А*) и нетренированных (*Б*) (по Дюрану и др.).

Незаштрихованный участок — систолический объем крови; заштрихованный — остаточный объем крови

Одним из показателей гиподинамии миокарда в состоянии покоя у спортсменов является увеличение остаточного объема крови в желудочках после их систолы. Систолический объем крови у тренированных относится ко всему объему крови как 1 : 2,2, тогда как у нетренированных это соотношение составляет 1 : 1,8 (рис. 110). Увеличенный в состоянии покоя остаточный объем крови является резервом для повышения систолического объема при мышечной деятельности.

Систолический объем крови у спортсменов в состоянии покоя по одним данным увеличен (рис. 110), по другим уменьшен по сравнению с нетренированными. Некоторые исследователи считают малый систолический объем крови в покое одним из показателей адаптации организма к физическим нагрузкам. По этим данным си-

столический объем крови в состоянии покоя при снижении уровня тренированности повышается (табл. 27).

Таблица 27

Систолический и минутный объемы крови у лыжников в разные периоды тренировки (по В. Ф. Луткову и Н. А. Степочкиной)

Периоды тренировки	Систолический объем (мл)	Минутный объем (л)	Сердечный индекс (л/мин/м²)
Соревновательный	63	3,0	1,64
Переходный	81	4,7	2,54

Минутный объем крови у тренированных понижен, что объясняется экономизацией тканевого обмена. При снижении уровня тренированности минутный объем крови возрастает (табл. 27).

Кровяное давление в плечевой артерии в процессе развития тренированности изменяется мало. Показатели артериального давления у спортсменов находятся в пределах возрастных норм (табл. 28).

Таблица 28

Кровяное давление в плечевой артерии у спортсменов разной специализации в состоянии покоя (по В. В. Васильевой)

Специализация спортсменов	Артериальное давление (мм рт. ст.)		
	систолическое	среднее	диастолическое
Мужчины			
Бегуны-спринтеры	121	86	68
Бегуны на средние дистанции	131	89	68
Бегуны-стайеры	130	91	67
Лыжники-гонщики	125	90	66
Пловцы	124	84	64
Гимнасты	123	87	60
Боксеры и борцы	125	86	69
Женщины			
Бегуны	122	87	71
Лыжницы	121	89	68
Пловцы	118	83	67

Упруго-вязкое состояние артериальных стенок у спортсменов, как и кровяное давление, не имеет существенных отклонений от возрастных стандартов.

В процессе тренировки изменяется лишь отношение между показателями упругости артерий нижних и верхних конечностей. Характер этих изменений зависит от спортивной специализации. У не занимающихся спортом величина этого отношения в среднем равна 1,3, т. е. упругость артерий нижних конечностей на 30% больше, чем верхних. У спортсменов, деятельность которых в основном связана с работой мышц верхних конечностей (метатели, гребцы на байдарке), это отношение оказывается повышенным. У спортсменов же, у которых более активны мышцы нижних конечностей (бегуны, футболисты), оно понижено. Изменение этого показателя в состоянии покоя является отражением тех изменений в упруго-вязком состоянии артериальных стенок, которые происходят при мышечной деятельности.

Кровь. Содержание *эритроцитов* и *гемоглобина* в крови тренированного человека несколько увеличено. Это обеспечивает повышение кислородной емкости крови. Есть данные, что для высоких результатов в спорте необходимо содержание эритроцитов не менее 4,7 млн. в 1 мм^3 крови и гемоглобина не менее 14,5%. По данным А. Н. Крестовникова, число эритроцитов у тренированных спортсменов в отдельных случаях может превышать 6 млн. в 1 мм^3, общее количество гемоглобина при этом достигает 800 г. Эти показатели особенно высоки у спортсменов, тренирующихся к циклической работе большой и умеренной интенсивности. Например, у известного лыжника, неоднократного чемпиона Олимпийских игр Мянтюранты при спортивной форме число эритроцитов было равно 6,8 млн. в 1 мм^3, количество гемоглобина — 18%.

Лейкоцитарная формула у тренированных, особенно у стайеров, изменена в сторону увеличения количества лимфоцитов.

Щелочной резерв крови у спортсменов увеличен. По данным Херксгеймера, у тренированных щелочной резерв в среднем составляет 72 объемных %, у нетренированных — 65%. Активность ферментов крови (каталазы, карбоангидразы и др.) у тренированных повышена.

Все факты, изложенные выше, свидетельствуют о том, что в состоянии покоя у тренированных лиц наблюдаются глубокие и разносторонние морфологические и функциональные сдвиги. Эти изменения обеспечивают экономичность физиологических процессов в состоянии покоя и готовность организма выполнять напряженную мышечную деятельность.

Характеристика тренированности по реакциям организма на дозированную (стандартную) работу. Для установления степени тренированности пользуются проведением так называемых *функциональных проб.*

Суть их заключается в исследовании тех или иных физиологических функций (частота сердцебиений, артериальное давление, систолический и минутный объемы крови, легочная вентиляция, потребление кислорода и др.) до дозированной работы, при ее выполнении (если это возможно) и в восстановительном периоде.

Нагрузки, выполняемые при функциональных пробах, имеют заранее определенную длительность и мощность. Они заведомо меньше предельных возможностей человека.

Наиболее распространенными являются пробы с применением дозированных по интенсивности и длительности нагрузок в форме бега, прыжков, приседаний. В некоторых случаях при функциональной пробе применяют двухкратную и трехкратную нагрузки, что позволяет более детально выявить степень тренированности. К таким пробам относится комбинированная проба, предложенная С. П. Летуновым, при которой последовательно выполняются три нагрузки: 20 приседаний, 15-секундный бег на месте в максимальном темпе и 3-минутный бег в темпе 180 шагов в 1 мин.

Особый интерес представляет изучение реакций организма на дозированную работу, выполняемую непосредственно в условиях тренировочных занятий. В этих целях пловец проплывает определенную дистанцию с определенной скоростью, штангист поднимает определенное число раз штангу определенного веса и т. п.

При выполнении дозированной работы тренированные отличаются от нетренированных тем, что у них: 1) развертывание всех функций в периоде врабатывания осуществляется быстрее; 2) во время работы деятельность всех физиологических систем происходит на менее высоком уровне; 3) процессы восстановления заканчиваются быстрее (рис. 111).

Экономичность работы у тренированных обусловлена наличием у них правильных, достаточно закрепленных и автоматизированных двигательных навыков и развитием двигательных качеств.

Экономичность работы организма в целом связана также с экономичностью внутриклеточного метаболизма с понижением требований к органам кровообращения и дыхания.

Остановимся на некоторых особенностях в деятельности физиологических систем тренированного организма при выполнении дозированной работы.

Центральная нервная система. Для выяснения особенностей функционального состояния центральной нервной системы в процессе дозированной работы было проведено изучение условной рефлекторной деятельности, не имеющей прямой связи с выполняемой работой (например, условные мигательные или слюноотделительные рефлексы). У нетренированных в начале работы эти рефлексы тормозятся. У тренированных же угнетение рефлексов в периоде врабатывания выражено меньше, а иногда и совсем не

происходит. Это объясняется уменьшением силы начального возбуждения двигательных центров и ослаблением в связи с этим индукционного торможения в других центрах. При дальнейшей работе возбуждение двигательных центров у более тренированных выражено также в меньшей степени. Это приводит к относительному снижению всех реакций организма на дозированную работу. Охранительное торможение при одинаковой работе у тренированных наступает позднее, чем у нетренированных.

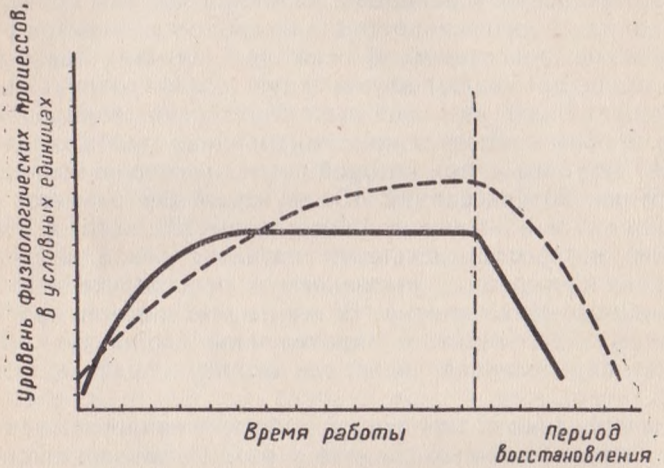


Рис. 111. Схема протекания физиологических процессов при одинаковой работе у тренированных (сплошная линия) и нетренированных (пунктирная линия)

В восстановительном периоде после дозированной работы нервные процессы у тренированных протекают более слаженно, чем у нетренированных. Скрытый период двигательных реакций у тренированных укорочен по сравнению с исходным уровнем, способность к дифференцировкам улучшена, явления последовательного торможения уменьшены. У нетренированных после такой же работы в связи с большим утомлением и развитием охранительного торможения, наоборот, удлиняется скрытый период двигательных реакций, ухудшаются дифференцировки, нарастают явления последовательного торможения.

Двигательный аппарат. По мере развития тренированности изменяется характер *электрической активности* мышц при выполнении дозированной работы. М. А. Киселев и М. Е. Маршак, наблюдая за испытуемыми в течение двух месяцев тренировки в силовой работе, установили увеличение концентрации электрических потенциалов во времени. В начале тренировки они отмечались на протяжении всего движения, по мере же развития тре-

нированности — лишь в моменты максимального напряжения мышц. Последующие электромиографические исследования движений гимнастов, баскетболистов, фехтовальщиков, штангистов и других спортсменов показали, что при выполнении одинаковой работы электрическая активность мышц выражена меньше у бо-

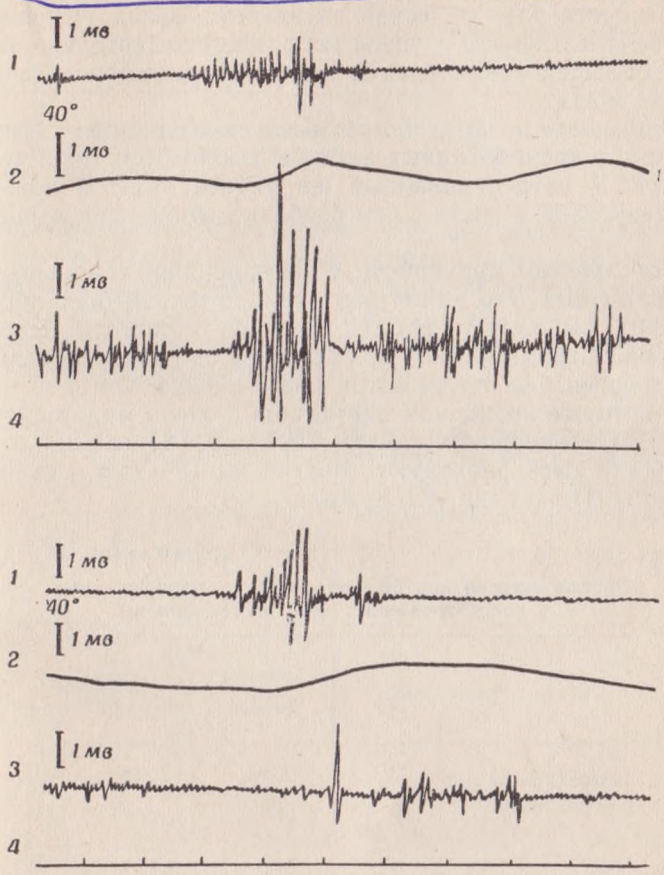


Рис. 112. Электромиограммы до (вверху) и после (внизу) тренировки при движениях в локтевом суставе (по Р. С. Персон):

1 — трехглавая мышца; *2* — механограмма; *3* — двуглавая мышца; *4* — отметка времени 0,1 сек.

лее тренированных. Потенциалы действия у них концентрируются в активных фазах движения и почти полностью исчезают в фазах относительного покоя (рис. 112).

Регистрация электрических потенциалов с отдельных двигательных единиц разных мышц (при помощи игольчатых электро-

дов) показала, что в процессе тренировки при выполнении одинаковой работы уменьшается средняя частота потенциалов и увеличивается длительность интервалов между электрическими разрядами. Амплитуда электрических потенциалов по мере развития тренированности снижается.

Особенности электрической активности мышц у тренированных свидетельствуют о лучшей координации деятельности центров и о большей концентрации нервных процессов в двигательных зонах мозга.

Возбудимость и лабильность мышц под влиянием дозированной работы у тренированных либо не изменяются, либо даже повышаются. У нетренированных же работа ведет к понижению этих показателей, в связи с чем реобаза и хронаксия мышц нарастают.

Расход энергии при работе у тренированных меньше, чем у нетренированных. Это может быть даже в тех случаях, когда тренированные выполняют работу большей мощности. Например, у тренированных лыжников при большей скорости передвижения расход энергии был почти в три раза меньше, чем у нетренированных, которые проходили дистанцию с очень малой скоростью (табл. 29). Сильнейшие лыжники Советского Союза при одинаковой скорости бега расходуют энергии на 18—25% меньше, чем спортсмены III разряда (Ю. Х. Кальюсто).

Таблица 29

Расход энергии при беге на лыжах у тренированных и нетренированных (по Леви и Кнолю)

Степень тренированности	Скорость бега (м/мин)	Затрата энергии (%)
Нетренированные	93	100
Тренированные	192	38

Дыхание. У тренированных дыхание более согласовано с движениями, чем у нетренированных. В процессе тренировки формируется тип дыхания, наиболее эффективный при данной двигательной деятельности.

Легочная вентиляция и потребление кислорода при дозированной работе у тренированных меньше, а коэффициент утилизации кислорода больше, чем у нетренированных.

Кислородный запрос на одинаковую работу меньше у тренированных. Удовлетворение кислородной потребности непосредственно во время работы по мере развития тренированности повышается. Кислородный же долг понижается (табл. 30).

Таблица 30

Кислородный запрос и кислородный долг (л) при прохождении отрезка дистанции на лыжах в разные периоды тренировки (по А. В. Фомичеву)

Периоды тренировки	Кислородный запрос	Кислородный долг
Начало подготовительного периода	17,1	6,4
Конец подготовительного периода	13,6	4,3
Соревновательный период	11,8	3,8

Кровообращение. Относительно меньший кислородный запрос и лучшая утилизация кислорода тканями у тренированных обеспечивают меньшие требования к органам кровообращения.

Частота сердцебиений при дозированной работе в абсолютных величинах меньше, а в процентном отношении к исходному уровню больше у тренированных (табл. 31).

Таблица 31

Частота сердечных сокращений в 1 мин. при одинаковой работе у тренированных и нетренированных (по Карповичу)

Интенсивность работы	Тренированный		Малотренированный		Нетренированный	
	абсол. велич.	%	абсол. велич	%	абсол. велич	%
Покой	58	100	88	100	90	100
Работа с потреблением кислорода (мл/мин) 500	64	110	93	106	96	107
750	71	123	99	115	102	113
1000	79	136	107	121	111	123
1250	89	153	115	130	122	135
1500	98	170	126	143	134	150
1750	108	186	138	157	146	162
2000	118	203	150	170	160	177

Изменение сердечного ритма в процессе работы неодинаково у лиц разной степени тренированности. В периоде врабатывания он интенсивнее нарастает у тренированных, а затем, несмотря даже на меньшую мощность работы, больше учащается у нетренированных (рис. 113). Восстановление сердечного ритма после работы происходит быстрее у более тренированных. Эти различия наблюдаются столь часто, что по скорости восстановления сердечного ритма с достаточной точностью можно судить о степени адаптации органов кровообращения к физическим нагрузкам.

Синусовая аритмия, часто наблюдающаяся у спортсменов в состоянии покоя, уменьшается при мышечной деятельности. Это объясняется усилением возбуждения в центрах симпатических нервов и торможением в центрах блуждающих. Синусовая аритмия при прочих равных условиях позднее исчезает при работе и раньше возникает после ее окончания у более тренированных. Например, у рекордсмена СССР в беге на средние дистанции О. Р. синусовая аритмия при работе в лабораторных условиях

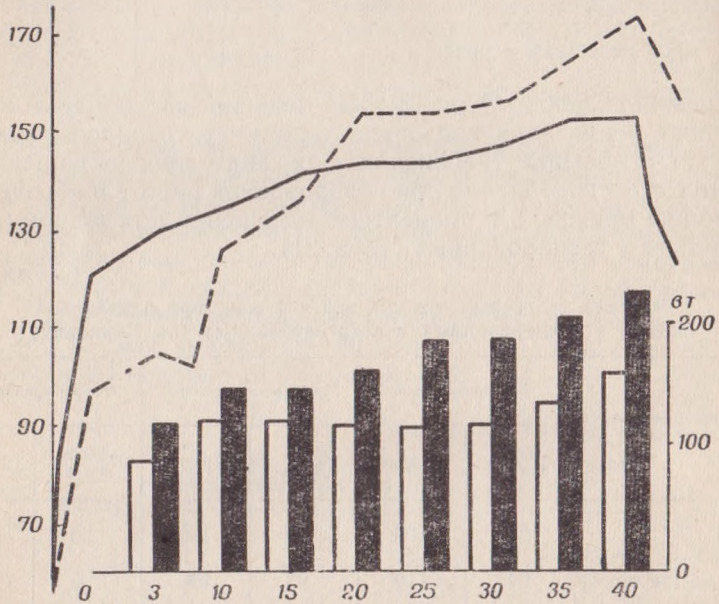


Рис. 113. Частота сердечных сокращений у тренированных (сплошная линия) и нетренированных (пунктирная линия) при 40-минутной работе на велоэргометре (по Н. А. Степочкиной).

По оси абсцисс — время работы (мин.); по оси ординат — частота сердцебиений в 1 мин.; черные столбики — мощность работы (вт) у тренированных; белые столбики — у нетренированных

исчезала лишь на 3-й мин. работы и восстанавливалась сразу же после ее окончания (рис. 114).

Кроме уменьшения и уравнивания длительности сердечных циклов при работе происходят и другие изменения автоматии сердца. Однако эти сдвиги не зависят от степени тренированности. Так, и у тренированных, и у нетренированных спортсменов при работе снижаются зубцы *R* в грудном отведении, углубляются зубцы *S* и в начале работы уплощаются зубцы *T*. Это обусловлено изменением положения сердца в грудной клетке при работе в связи с опусканием грудной клетки при глубоких дыхательных

движениях. При более длительной и напряженной работе начальное уплощение зубцов *Т* может сменяться повышением. Это происходит в результате усиления метаболических процессов в миокарде.

В состоянии покоя механическая систола сердца, определяемая путем фонокардиографии, и электрическая систола (интервал *Q—T* на электрокардиограмме) неодинаковы по длительности. При работе происходит их уравнивание. При этом у более

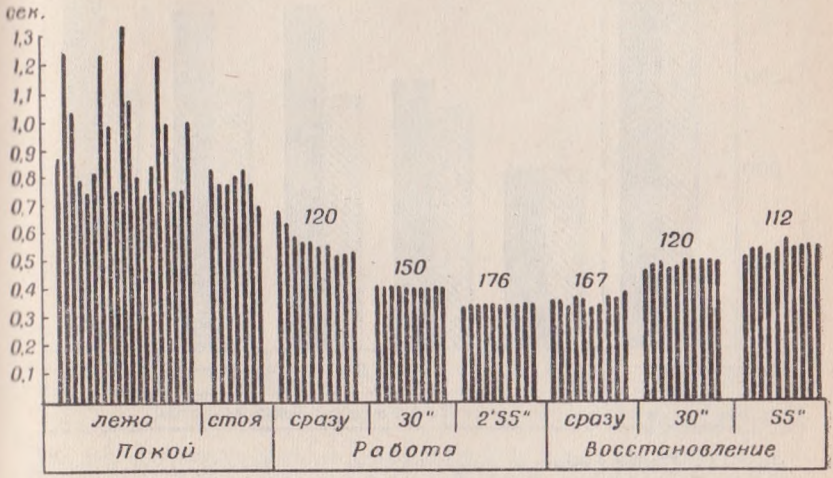


Рис. 114. Длительность сердечных циклов (сек.) в состоянии покоя, во время работы и после ее окончания у тренированного спортсмена О. Р. Цифры над столбиками — средняя частота сердечных сокращений в пересчете на 1 мин.

тренированных синхронизация механической и систолической систол происходит раньше, чем у нетренированных.

Минутный объем крови при дозированной работе у тренированных нарастает меньше, чем у нетренированных.

Периферическое сопротивление изменяется соответственно степени увеличения минутного объема крови. Восстановление этого показателя у тренированных протекает замедленно (рис. 115). Это — благоприятное явление, так как при относительно низком периферическом сопротивлении сердце затрачивает меньше энергии на продвижение крови.

Артериальное давление в плечевой артерии у тренированных при дозированной работе увеличивается меньше, чем у нетренированных. Однако сдвиги этого показателя могут быть и одинаковыми, а в ряде случаев даже больше у тренированных. Исследования показали, что сдвиги артериального давления зависят не только от степени тренированности, но и от особенностей выполняемой работы.

В связи с меньшим увеличением артериального давления у тренированных под влиянием дозированных нагрузок меньше нарастает и *скорость распространения пульсовой волны* по сосудам, что свидетельствует о меньшем изменении упругости их стенок. Это более ярко выражено на артериях эластического типа, на-

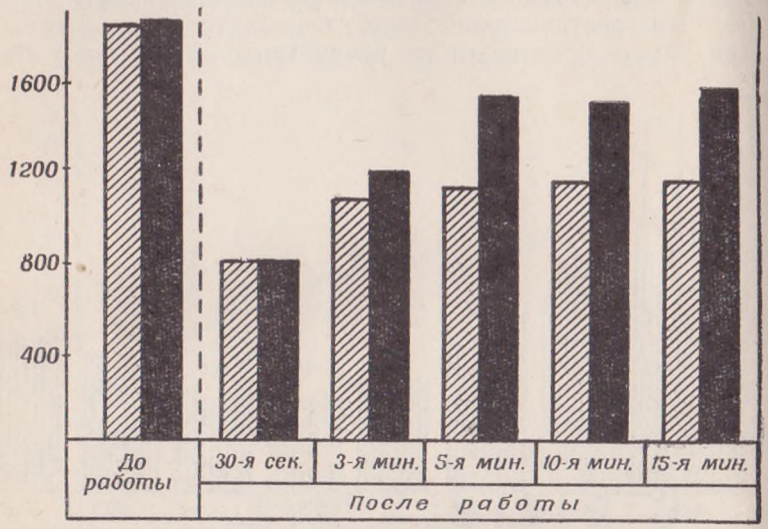


Рис. 115. Периферическое сопротивление (дин·сек·см$^{-5}$) до и после 40-минутной работы на велоэргометре у тренированных (заштрихованные столбики) и нетренированных (черные столбики)

пример на аорте. Изменение же упругости стенок артерий верхних и нижних конечностей в большей степени зависит от особенностей нагрузки. Например, повторный бег в лабораторных условиях у тренированных сопровождается относительно меньшими изменениями упругости стенок аорты и большими изменениями стенок артерий верхних конечностей (рис. 116).

Упругость стенок артерий нижних конечностей под влиянием бега изменяется меньше, чем верхних. У тренированных упругость артерий ног иногда оказывается при этом даже сниженной (рис. 117), что обеспечивает усиление кровотока к работающим мышцам.

Повторные исследования функционального состояния сосудистых стенок у пловцов показали, что по мере развития тренированности дозированные нагрузки вызывают меньшие изменения упругости артерий работавших конечностей и большие неработавших (А. В. Козлов).

Кровь. У тренированных изменения во внутренней среде организма выражены меньше, чем у нетренированных. У трениро-

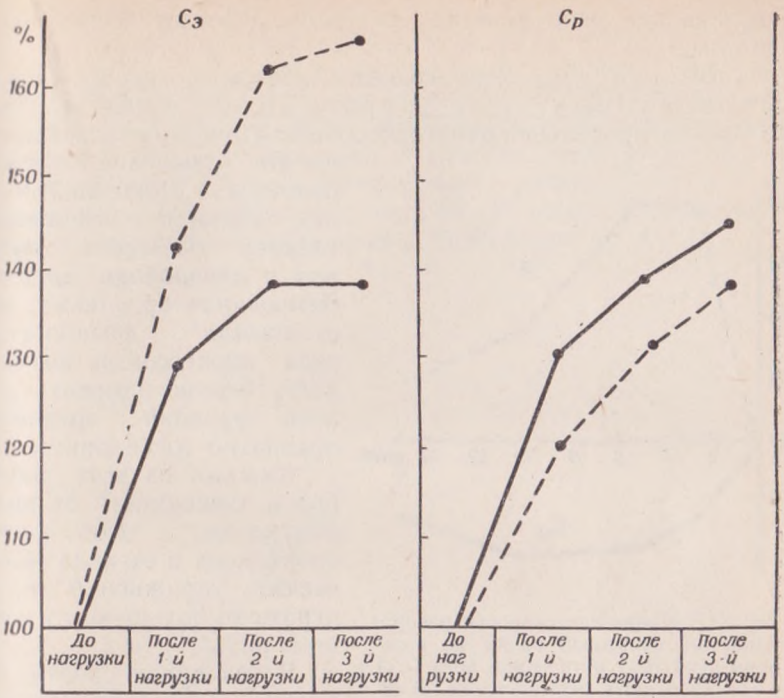


Рис. 116. Изменение скорости распространения пульсовой волны по аорте ($C_э$) и артериям руки ($C_р$) после повторных нагрузок (бег) у тренированных (сплошная линия) и нетренированных (пунктирная линия) (в % к исходной величине)

ванных меньше снижается pH (табл. 32), меньше нарастает концентрация молочной кислоты, меньшие сдвиги происходят и в составе форменных элементов.

Таблица 32

Изменение pH крови при одинаковой работе у лиц разной тренированности (по Карповичу)

Степень тренированности	pH до работы	pH после 20-минутной работы
Тренированные	7,42	7,40
Нетренированные	7,42	7,27

Таким образом, изучение реакций на дозированную работу позволяет сделать вывод, что тренированный человек благодаря более совершенной координации функций и более экономному

расходованию энергетических ресурсов работает более производительно.

Особенности физиологических функций у тренированных при предельной работе. Для достижения предельной работоспособности при занятиях спортом имеют значение многие факторы. Важнейшими из них являются совершенная *техника движений, аэробная* и *анаэробная производительность* организма, *экономизация* физиологических процессов и возможность быстро изменять уровень функций организма адекватно требованиям.

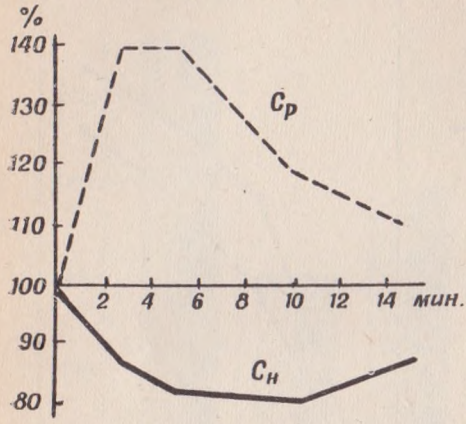


Рис. 117. Изменение скорости распространения пульсовой волны по артериям руки ($C_р$) и артериям ноги ($C_н$) у тренированных бегунов после 1,5-часового кросса (в % к исходному уровню)

Каждый из этих факторов в зависимости от индивидуальных особенностей спортсмена и от вида физических упражнений может играть то большую, то меньшую роль.

В тех видах спорта, где оценка результата производится за технику движений (спортивная гимнастика, акробатика, прыжки в воду и др.), этот фактор является решающим. В других же видах спорта, где преобладает циклическая работа (бег, плавание, лыжные гонки и др.), техника движений имеет несколько меньшее значение. Например, по данным Маргариа, совершенствование в технике бега обеспечивает увеличение работоспособности не более чем на 7%. В велосипедном спорте и, особенно, в лыжных гонках техника движений играет большую роль, чем при беге. Совершенствование техники движений экономизирует двигательную деятельность и поэтому является необходимым во всех видах спорта.

Аэробная производительность имеет значение при всех видах физических упражнений. Кислородная недостаточность может в известной степени снижать работоспособность даже при кратковременной работе. Однако роль аэробной производительности нарастает по мере удлинения сроков работы. При работе большой и умеренной интенсивности аэробная производительность является важнейшим фактором, обеспечивающим работоспособность. Этот показатель высок у лиц, тренирующихся в циклической работе субмаксимальной, большой и умеренной интенсивности (табл. 33). Аэробная производительность определяется макси-

мально возможным потреблением кислорода (МПК) при работе. Хотя при спортивной деятельности потребление кислорода значительно меньше МПК, эта величина очень важна для высокой работоспособности. МПК выражается или в литрах, или в миллилитрах на 1 кг веса тела. У нетренированных эта величина не превышает *2,5—3 л*, что составляет около *40 мл/кг*. У тренированных МПК может достигать *80—90 мл/кг*. У современных спортсменов наибольшая величина МПК равна *6,5 л*.

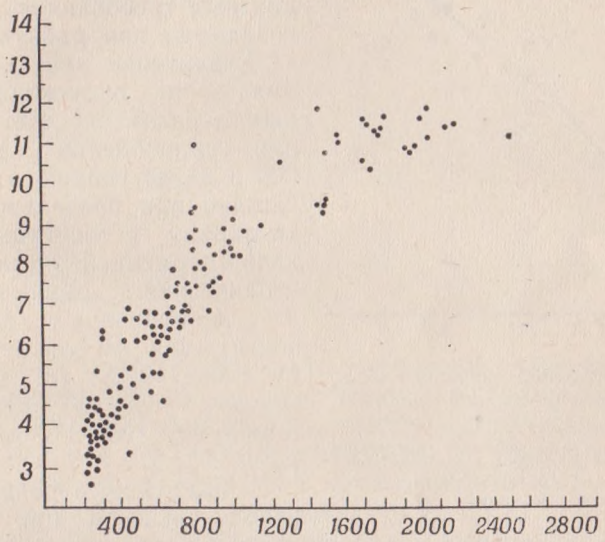


Рис. 118. Артерио-венозная разность по кислороду при работе разной мощности (по Р. Рашмеру).

По оси абсцисс — потребление кислорода (мл/мин); по оси ординат — артерио-венозная разность (в объемных %)

Аэробная производительность обеспечивается увеличением легочной вентиляции, кислородной емкости крови, артерио-венозной разности по кислороду, минутного объема крови и повышением активности окислительных ферментов. Легочная вентиляция при предельной работе у тренированных спортсменов-мужчин может нарастать до *140—203 л/мин*, у женщин — до *90—130 л/мин* (Б. Салтин и Астранд).

Содержание гемоглобина в крови может увеличиваться при работе до *16—16,5%*. Это обеспечивает увеличение кислородной емкости до *20—22 мл на 100 мл крови*.

Артерио-венозная разность по кислороду нарастает при работе пропорционально ее мощности (рис. 118). При предельной работе у тренированных она может достигать 18 мл и более на 100 мл крови (Астранд).

Насыщение крови кислородом в легких происходит у трени-

рованных столь эффективно, что оксигенация крови даже при предельной работе обычно не падает ниже 90%.

Минутный объем крови возрастает у тренированных мужчин до 30 л , у женщин — до 20 л (рис. 119). В отдельных случаях минутный объем крови может быть даже несколько больше 30 л.

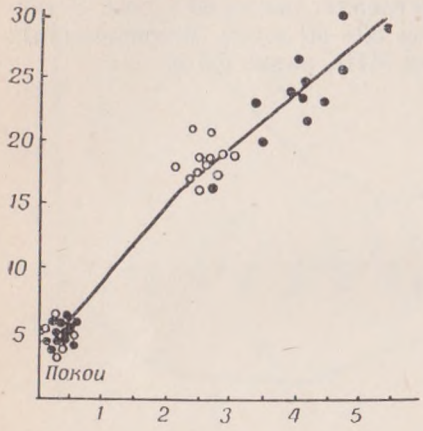


Рис. 119. Увеличение минутного объема крови при предельной работе у спортсменов (по Астранду и др.).

По оси абсцисс — потребление кислорода (л/мин); по оси ординат — минутный объем крови (л); черные кружки — мужчины; белые — женщины

Нарастание минутного объема крови сочетается с перераспределением крови, адекватным требованиям, которые создаются при работе.

Увеличение минутного объема крови происходит главным образом за счет учащений сердцебиений (до 180—200 и более ударов в 1 мин.). Однако при предельной работе наряду с учащением сердечного ритма нарастает и систолический объем крови. У тренированных спортсменов-мужчин он увеличивается до 120—140 мл (в отдельных случаях — до 160 мл), у женщин — до 100—110 мл (Астранд и др.).

Повышение аэробной производительности при работе имеет индивидуальные различия. У одних это происходит преимущественно за счет увеличения легочной вентиляции, у других — за счет повышения коэффициента утилизации кислорода в легких, у третьих — за счет увеличения артерио-венозной разности. У одних в обеспечении кислородной потребности играют большую роль органы дыхания, у других — кровообращения.

Величина МПК зависит от спортивной специализации. По данным Салтина и Астранда, она является наибольшей у лыжников-гонщиков (табл. 33).

Однако как бы ни была высока аэробная производительность спортсмена, кислородная потребность при предельной работе субмаксимальной и большой интенсивности полностью не удовлетворяется. Даже при работе умеренной интенсивности во время врабатывания, при ускорениях на дистанции и при финишировании возникает кислородная недостаточность. Энергия, необходимая для работы, в этих условиях освобождается в результате анаэробных реакций.

Способность организма работать при недостатке кислорода за счет анаэробных источников энергии называется *анаэробной производительностью.*

Таблица 33

Максимальное потребление кислорода у спортсменов сборных команд Швеции (по Салтину и Астранду)

Спортивная специализация	МПК (л)	МПК (мл/кг)
Мужчины		
Лыжники	5,6	83
Бегуны на средние дистанции	5,4	75
Велосипедисты	5,2	74
Пловцы	5,0	66
Женщины		
Лыжницы	3,8	64
Пловцы	3,2	56
Бегуны на средние дистанции	3,1	55

Анаэробная производительность организма зависит от активности ферментов, обеспечивающих протекание биохимических реакций без участия кислорода, от запасов энергетических веществ, используемых при анаэробном ресинтезе, и от уровня адаптации тканей к изменениям внутренней среды организма.

О степени анаэробной производительности судят по *величине кислородного долга.* Наибольшей величины он достигает при циклической динамической работе субмаксимальной и большой интенсивности. По современным данным, у высокотренированных спортсменов он может возрастать при предельной работе до 18—20 л и более. Продолжать работу при наличии большого кислородного долга может лишь человек, ткани которого адаптированы к значительным изменениям внутренней среды. Концентрация молочной кислоты в крови в этих условиях может увеличиваться до 200—250 мг%, что ведет к резкому снижению pH.

§ 5. Физиологическое обоснование принципов тренировки

Повышение работоспособности организма в процессе спортивной тренировки происходит достаточно эффективно лишь при правильной ее организации.

Тренировка строится на основе *общих педагогических* и *специфических принципов.* К первым относятся наглядность обучения, сознательность, активность, систематичность, доступность и прочность. Ко вторым — *принцип единства разносторонней* и

специальной направленности тренировки, принципы *непрерывности* и *цикличности* тренировочного процесса и принципы *постепенного* и *максимального* увеличения тренировочных нагрузок.

Наглядность обучения и сознательное отношение к тренировочному процессу повышают его эффективность. В этих условиях у тренирующихся увеличивается активность первой и второй сигнальных систем, что способствует формированию и закреплению условнорефлекторных связей, необходимых для развития тренированности.

Большое значение при спортивной тренировке имеет принцип систематичности. Под этим принципом понимают последовательность в обучении двигательным навыкам и развитии двигательных качеств, повторность тренировочных нагрузок и постепенность в увеличении их объема. При строгом соблюдении принципа систематичности создаются оптимальные условия для формирования и закрепления условнорефлекторных связей, лежащих в основе повышения тренированности спортсмена. Постепенность в увеличении тренировочных нагрузок необходима для предупреждения перенапряжений и перетренированности.

Важнейшим специфическим принципом является принцип единства разносторонней и специальной направленности спортивной тренировки.

Разносторонняя общая физическая подготовка необходима как основа развития специальной тренированности. Последняя будет тем эффективней, чем богаче фонд двигательных навыков и чем выше развитие необходимых физических качеств.

Л. А. Орбели считал, что разностороннее физическое воспитание обеспечивает возможность использовать врожденные задатки организма при определенных жизненных ситуациях. Эти задатки могут остаться неиспользованными, если им своевременно не будет обеспечено надлежащее развитие. Одной из важнейших задач физического воспитания, по мнению Л. А. Орбели, является «тренировка тренируемости», т. е. повышение способности организма к овладению различными формами двигательной активности.

Совершенствование физических способностей обеспечивает успех не только в том виде физических упражнений, которые были использованы, но и в других видах спорта. Это явление объясняется так называемым «положительным переносом» двигательных навыков и физических качеств. Однако *«положительный перенос»* может быть не всегда. Некоторые виды физических упражнений являются как бы *«несовместимыми»*. Параллельное занятие ими задерживает спортивное совершенствование, что называют «отрицательным переносом» двигательных навыков и физических качеств. Положительные и отрицательные «переносы» объясняются сходством или различием в динамических сте-

ротипах нервной деятельности, лежащих в основе выполнения движений, сходством или различием морфологических и функциональных перестроек в организме, обеспечивающих развитие качеств.

На ранних этапах тренировки почти все виды физических упражнений способствуют совершенствованию в избранном виде спорта. По мере же нарастания тренированности круг упражнений, обеспечивающих специальную подготовку, суживается. Это объясняется тем, что эффективность «переноса» физических качеств снижается по мере развития тренированности. На ранних этапах тренировки наибольший специфический эффект оказывают упражнения, близкие по структуре, длительности и интенсивности к избранному виду спорта. Это положение играет большую роль в правильном использовании так называемых «подводящих» упражнений в тех видах спорта, где определяющей является техническая подготовка.

Общая физическая подготовка должна предшествовать спортивной специализации и в дальнейшем органически с ней сочетаться. При этом чем выше тренированность спортсменов, тем больший удельный вес приобретает специальная физическая подготовка. При наличии высокого спортивного мастерства даже общая физическая подготовка должна иметь специальную направленность. Развитие физических качеств на этом этапе тренировки преимущественно обеспечивается занятиями избранным видом спорта или упражнениями, близкими к нему по структуре и по физиологическому эффекту.

Вторым важным принципом тренировки является повторность или непрерывность тренировочного процесса. Этот принцип обусловлен условнорефлекторными закономерностями развития тренированности. Длительные перерывы в тренировке, как правило, ведут к угасанию временных связей, лежащих в основе двигательных навыков и физических качеств. При этом раньше других угасают связи, наиболее тонко специализированные и позднее приобретенные.

Разнообразные сдвиги в организме, наступающие под влиянием мышечной деятельности, сохраняются лишь некоторое, строго определенное, время. Поэтому для развития тренированности необходимо, чтобы интервал отдыха между упражнениями не был излишне продолжительным.

Тренировочный процесс, сохраняя непрерывность, разносторонность и специальную направленность, не остается неизменным на своем протяжении. Содержание его и структура должны периодически изменяться в связи с принципом цикличности.

В основе периодизации тренировки лежит объективная необходимость, обусловленная сроками развития тренированности. В меньшей степени периодизация тренировки зависит от сезонно-климатических условий и от календаря соревнований.

Развитие тренированности имеет фазовый характер. Первая фаза обеспечивает приобретение *спортивной формы,* вторая характеризуется ее относительной *стабилизацией,* третья — *временной ее утратой.*

Соответственно фазам развития тренированности каждый тренировочный цикл состоит из трех периодов: *подготовительного, соревновательного* и *переходного.* В отдельные периоды тренировочного цикла содержание и структура занятий различны.

Подготовительный период тренировки можно разделить на два этапа. Первый имеет целью развитие физических качеств, восстановление ранее приобретенных и формирование новых двигательных навыков. Определяющей стороной первого этапа является общая физическая подготовка, в связи с чем применяемые средства могут быть очень разнообразны. Второй этап подготовительного периода направлен на дальнейшее совершенствование двигательных навыков и развитие физических качеств, необходимых для высоких спортивных результатов. Удельный вес специальной физической подготовки на втором этапе повышается. Основными средствами становятся упражнения, типичные для избранного вида спорта. Стандартизация физических упражнений содействует формированию необходимых стереотипов нервной деятельности.

Общая задача второго этапа подготовительного периода сводится к становлению спортивной формы. Этому способствует не только стереотипность двигательной деятельности, но и создание ряда условий тренировки, близких к тем, которые будут на предстоящих ответственных соревнованиях. Стандартизация условий тренировки не исключает необходимости преодолевать некоторые трудности в осуществлении двигательной деятельности. Это содействует сохранению «гибкости» стереотипов нервных процессов и адаптирует организм к работе в разных условиях.

Тренировочные нагрузки в подготовительном периоде постепенно возрастают. При этом интенсивность их повышается несколько медленнее, чем объем. На втором этапе подготовительного периода необходимо применять максимальные нагрузки. Это осуществляется путем участия в контрольных соревнованиях и путем увеличения объема и интенсивности нагрузок в процессе занятий.

Подготовительный период продолжается около 3—4 месяцев и заканчивается к тому сроку, когда организм спортсмена приобретает готовность к соревнованиям, так называемую «первичную» спортивную форму. Продолжительность подготовительного периода зависит от спортивной специализации, планирования круглогодичной тренировки, индивидуальных особенностей спортсмена и уровня его общей и специальной тренированности.

Соревновательный период тренировки характеризуется участием в основных соревнованиях. Он может состоять из двух и

более собственно соревновательных этапов. Задачи соревновательного периода заключаются не только в поддержании спортивной формы, но и в некотором ее повышении. Соревнования, неоднократно повторяющиеся в этом периоде тренировки, являются одним из наиболее эффективных средств развития тренированности.

Количество соревнований и длительность интервалов между ними определяются видом спорта, индивидуальными особенностями организма и степенью его тренированности.

Соревновательный период может продолжаться несколько месяцев. В интервалах отдыха между соревнованиями должны проводиться тренировочные занятия. Их содержание связано с длительностью интервалов отдыха между соревнованиями. Если интервалы кратковременные, то нагрузки по объему должны быть небольшими. При удлиненных интервалах отдыха нагрузки увеличиваются. За счет участия в соревнованиях удельный вес специальной подготовки в этом периоде круглогодичной тренировки очень высок. Однако это не исключает использования средств общей физической подготовки. Разнообразные физические упражнения применяются для поддержания уровня тренированности и в целях активного отдыха.

Длительность соревновательного периода определяется продолжительностью сохранения спортивной формы, т. е. не более чем 4—5 месяцами. Во многих случаях соревновательный период заканчивается раньше срока возможного поддержания спортивной формы. Это зависит от календаря соревнований, а также от содержания и общей направленности спортивной тренировки.

В переходном периоде тренировки прекращается участие в соревнованиях, уменьшаются тренировочные нагрузки и изменяется их характер. В этом периоде необходим отдых, предупреждающий переутомление организма, обеспечивающий восстановление и увеличение его энергетического потенциала. Это достигается активным отдыхом, т. е. переключением на иные виды двигательной деятельности. Активный отдых в определенной мере способствует сохранению тренированности и создает предпосылки для ее дальнейшего развития.

Переходный период продолжается не более 4—6 недель. Длительность его обусловлена особенностями соревновательного периода.

Тренировочный цикл в зависимости от многих условий, в частности от вида спорта, может иметь разную продолжительность: либо равную календарному году, либо меньшую, либо бóльшую. В связи с этим круглогодичность тренировки не следует понимать как обязательное совпадение тренировочного цикла с календарным годом.

Эффективность тренировки повышается при соблюдении *принципов постепенного увеличения нагрузок* и предъявления

максимальных требований к организму. Если тренировочные нагрузки не будут постепенно увеличиваться, то выполняемая работа станет привычной и реакции организма на нее понизятся. В этих условиях, не обеспечивающих суперкомпенсации энергетических ресурсов и расширения функциональных возможностей, развитие тренированности прекращается.

Увеличение нагрузок в процессе тренировки происходит волнообразно. Увеличение объема нагрузок сопровождается некоторым уменьшением интенсивности. Наоборот, нарастание интенсивности требует относительного снижения объема нагрузок.

Максимальные нагрузки, при которых спортсмен достигает предела своих физических возможностей, способствуют повышению его тренированности. Эти нагрузки совершенствуют адаптацию организма к деятельности при измененных условиях внутренней среды и содействуют развитию всех его систем.

Весь тренировочный процесс по возможности должен быть индивидуализирован. При этом важно учитывать возраст и пол занимающихся и уровень их общей и специальной подготовленности. Определенное значение имеет при этом и тип высшей нервной деятельности спортсмена, от которого в известной степени зависят особенности реакций на тренировочные нагрузки.

§ 6. Физиологическая характеристика перетренированности

При неправильной организации спортивной тренировки (несоблюдение постепенности в увеличении нагрузок, чрезмерно частое и бессистемное применение максимальных нагрузок, отсутствие достаточного отдыха между отдельными тренировочными занятиями и выступлениями на соревнованиях) возникает *состояние перетренированности*. Оно характеризуется длительным понижением работоспособности, сопровождающимся остановкой роста или даже снижением спортивных результатов. Состояние перетренированности чаще возникает у тренированных спортсменов, стремящихся форсированной тренировкой достичь еще более высоких результатов.

Перетренированность не следует смешивать с *острым перенапряжением,* появляющимся чаще у малотренированных спортсменов при выполнении однократной чрезмерной нагрузки, превышающей их функциональные возможности. Острое перенапряжение часто проявляется в расстройстве сердечной деятельности. Размеры сердца при этом увеличиваются в связи с резким расширением полостей, происходящим в результате увеличенного притока крови к сердцу и недостаточного его опорожнения. Острые перенапряжения снижают работоспособность и иногда оставляют след на очень продолжительное время.

Механизм возникновения перетренирован-

ности. Перетренированность возникает в результате нарушения *нервной деятельности* в связи с длительным переутомлением. А. Н. Крестовников рассматривал состояние перетренированности как своеобразный невроз. Дальнейшие специальные исследования подтвердили эту точку зрения.

И. П. Павлов на основе экспериментального материала установил, что неврозы возникают в результате «срыва» нервной деятельности. Он утверждал, что причинами невроза могут быть либо перенапряжения возбудительных процессов, либо перенапряжения тормозных процессов, либо чрезмерные требования к их подвижности. В первом случае на нервные клетки действуют раздражители чрезмерной силы, что и вызывает перенапряжение возбудительного процесса. Во втором случае на нервные клетки длительно действуют отрицательные раздражители, вызывающие торможение. Наконец, в третьем случае создаются условия, когда требуется чрезмерно быстрая смена возбуждения и торможения в нервных клетках. При этом может происходить, по образному выражению Павлова, их столкновение, или «*сшибка*». Все эти условия ослабляют нервную клетку, делают ее неспособной производить ту работу, которую она выполняла раньше. Такое стечение обстоятельств может иметь место при интенсивных занятиях спортом. Так, например, во время напряженной мышечной деятельности в связи с мощным потоком импульсов, поступающих от проприо- и интерорецепторов, в нервных клетках возникает сильнейшее возбуждение. Оно исчезает не сразу после прекращения мышечной деятельности, а задерживается в течение более или менее длительного времени в виде следовых явлений. При отсутствии достаточного отдыха между отдельными тренировочными занятиями и соревнованиями следовые изменения полностью не ликвидируются, и новые раздражения, возникающие при повторный работе, падают на функционально измененные нервные клетки. В этих условиях при наличии некоторых других неблагоприятных моментов может наступать перенапряжение возбудительного процесса, что ведет к нарушению достигнутого в результате тренировки оптимума соотношений между процессами возбуждения и торможения. Нарушение функционального состояния нервной системы вызывает нарушение регуляции и координации отдельных функций, что сопровождается снижением работоспособности организма.

В тех видах спорта, где требуется высокая координация движений (например, спортивная гимнастика), нарушения нервной деятельности могут возникать при чрезмерно ускоренной работе над усвоением сложных двигательных навыков. Необходимое в этих случаях образование тончайших дифференцировок и переделок может при неблагоприятном стечении обстоятельств привести к перенапряжению подвижности процессов возбуждения и торможения.

Перетренированность в зависимости от характера выполняемой мышечной деятельности и индивидуальных особенностей спортсмена может протекать с преимущественными нарушениями то двигательных функций, то вегетативных. Но как бы ни были различны условия возникновения перетренированности и разнообразны ее проявления, во всех случаях основной причиной этого состояния является *нарушение высшей нервной деятельности*, сопровождающееся нарушением регуляции физиологических функций.

Характеристика функций организма в состоянии перетренированности. Перетренированность может иметь различные степени проявления. Если не принимаются соответствующие меры, то легкая степень ее переходит в более тяжелые формы. Нарушения нервной деятельности при перетренированности возникают раньше всего, они как бы предваряют изменение функционального состояния двигательного аппарата и внутренних органов.

Изменения нервной деятельности проявляются в характере *биоэлектрической активности мозга*. В состоянии перетренированности наблюдаются изменения фонового альфа-ритма. При выраженных формах перетренированности понижается его амплитуда. После функциональных нагрузок на электроэнцефалограмме отмечается нерегулярность и нестабильность электрических потенциалов.

Ранний и довольно постоянный признак перетренированности — *нарушение сна*. Чрезмерно длительное засыпание, неспокойный сон отмечаются у спортсмена иногда тогда, когда он находится еще в состоянии спортивной формы. Это может являться предвестником наступающей перетренированности.

В начальных стадиях перетренированности часто исчезает желание продолжать тренировочную работу, появляется стремление избежать физических напряжений. В связи с этим возможны необоснованная критика применяемых методов тренировки и конфликты с тренером.

Обычно спортсмены, находящиеся в состоянии перетренированности, отличаются повышенной раздражительностью или, наоборот, общей вялостью и апатией.

При дальнейшем развитии перетренированности нарушаются сначала *тончайшие,* а затем и более *грубые двигательные координации*. В основе этого явления лежит растормаживание дифференцировок, возникших в процессе тренировки и необходимых для правильного выполнения движений. Расстройство координации отражается на технике выполняемых движений. Наступающее при этом уменьшение силы, быстроты, выносливости ведет к снижению спортивных результатов.

В опытах на животных было показано, что при перетренировке в мышцах понижается содержание аскорбиновой кислоты и

глютатиона. В более поздних стадиях перетренированности наблюдается уменьшение и запасов гликогена (Н. Н. Яковлев). Нарушение химизма мышц вызывает изменение активности окислительных процессов, что ведет к увеличению расхода энергетических потенциалов и, следовательно, к уменьшению работоспособности. Весьма характерно для состояния перетренированности уменьшение фосфоролитической, гликогенолитической и гликогеносинтетической активности мышечной ткани.

На более поздних стадиях развития перетренированности к указанным явлениям со стороны нервной системы и двигательного аппарата присоединяются нарушения и вегетативных функций. По данным некоторых авторов, у перетренированных отмечается тенденция к повышению обмена веществ. При выполнении одинаковой работы в состоянии перетренированности повышается уровень *окислительных процессов.* Невозможность обеспечить кислородную потребность ведет к образованию значительного кислородного долга. Об этом косвенно можно судить по уровню оксигенации крови. У перетренированных этот показатель резко снижается при мышечной деятельности и очень медленно восстанавливается после ее окончания.

Весьма характерным для состояния перетренированности является обеднение организма аскорбиновой кислотой (витамином С), потребность в которой при этом резко возрастает. Дефицит ее в организме в этом случае может достигать 2700—4500 мг.

При перетренированности возникают *нарушения сердечной деятельности.* Так, С. П. Летунов при исследовании спортсменов, находящихся в состоянии перетренированности, отмечал в 72% случаев различные жалобы на деятельность сердца. Пульс замедленный у хорошо тренированных лиц учащается при возникновении перетренированности. Но в некоторых случаях развитие перетренированности сопровождается нарастанием брадикардии.

Увеличение размеров сердца, по С. П. Летунову,— довольно поздний признак перетренированности. Он наблюдал у 50% перетренированных увеличение площади сердца на 25—28% по сравнению с должной величиной.

Иногда в состоянии перетренированности *уменьшаются жизненная емкость* и *максимальная вентиляция легких.*

Нередко у перетренированных отмечается *увеличение печени,* что обусловлено застойными явлениями в ней и свидетельствует об относительной недостаточности сердца.

При перетренированности часто понижается аппетит и возникают другие нарушения деятельности органов пищеварения. Это ведет к понижению веса тела.

При мышечной деятельности перетренированные быстро утомляются. Даже при сравнительно небольших нагрузках у них возникает резкая одышка, учащается пульс, появляются дыхательная аритмия и экстрасистолия. После выполнения дозиро-

ванной работы у перетренированных происходит смещение интервала *ST* и *RQ* ниже изоэлектрического уровня, снижение суммарного вольтажа зубцов *R*, значительное повышение зубца *T* в третьем отведении и разнонаправленное изменение электрических осей зубца *T* и комплекса *QRS*. После более напряженных нагрузок отмечается увеличение электрической систолы сердца по сравнению с должной величиной, зубец *T* становится отрицательным во втором и третьем отведениях, электрическая ось резко смещается вправо. Изменения показателей электрокардиограммы у перетренированных связаны с нарушением *иннервации сердца* и его *автоматии*. Чаще они носят функциональный характер и исчезают при более или менее длительном отдыхе.

В тяжелых случаях перетренированности в сердце могут возникать и необратимые морфологические изменения, которые также сопровождаются нарушениями показателей электрокардиограммы.

После выполнения работы у перетренированных значительное учащение пульса сочетается с относительно малым повышением кровяного давления. После работы у них часто наблюдается увеличение размеров сердца.

Меры предупреждения и ликвидации перетренированности. Возникновение перетренированности можно предупредить путем правильной организации тренировочного процесса с учетом индивидуальных особенностей спортсмена.

И. П. Павлов, изучая причины возникновения нервных заболеваний, установил, что неврозы чаще возникают у представителей безудержного и слабого типов высшей нервной деятельности. В связи с тем, что в основе перетренированности лежат изменения нервной деятельности, можно предполагать, что и это состояние относительно быстрее возникает у представителей слабого и безудержного типов. Поэтому при индивидуальном планировании тренировки следует учитывать тип нервной деятельности спортсмена. Возникновению перетренированности способствуют нерациональное, бедное белками и витаминами питание, недостаточный и неполноценный сон и раннее начало интенсивной тренировки после перенесенных заболеваний.

При возникновении перетренированности прежде всего необходимо *снизить объем* и *интенсивность* тренировочных нагрузок. Эта мера бывает достаточно эффективной при легкой степени перетренированности. При более тяжелой ее степени необходим *активный отдых*, т. е. переключение на другой вид спортивной деятельности. В очень тяжелых случаях перетренированности спортсмен нуждается в *полном отдыхе*, вплоть до постельного режима. Большое значение при этом имеет насыщение организма витаминами, особенно аскорбиновой кислотой. В некоторых

случаях при лечении перетренированности назначают препараты надпочечников и половых желез.

Начальные формы перетренированности при соответствующих мерах могут быть ликвидированы в течение 15—30 дней. Более выраженные формы требуют отдыха в течение 1—2 месяцев с полным прекращением тренировки на 2—3 недели.

Глава XVI. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СПОРТА

Направление и степень биохимических, морфологических и функциональных изменений в организме зависят от *особенностей двигательной деятельности* при занятиях тем или другим видом спорта.

Различные спортивные упражнения не одинаково воздействуют на отдельные системы организма и на развитие физических качеств. Например, при тренировке в беге на длинные дистанции увеличивается аэробная производительность организма, что связано с совершенствованием функций органов дыхания и кровообращения, и обеспечивается повышение общей выносливости. Тренировка же в спринте преимущественно повышает анаэробную производительность организма и, развивая быстроту, сопровождается сдвигами главным образом в функциональном состоянии центральных и периферических звеньев двигательного аппарата.

Разное воздействие на организм отдельных видов спорта зависит не только от особенностей двигательной деятельности, но и от *условий, в которых проводятся занятия*. Например, зимние и водные виды спорта способствуют закаливанию организма к холоду в бóльшей степени, чем виды спорта, занятия которыми происходят в закрытых помещениях.

Кроме того, одни и те же виды спорта оказывают различное влияние на организм человека в зависимости от его *возраста* и *уровня физической подготовленности*.

§ 1. Спортивная гимнастика

Гимнастика является эффективным средством физического развития и совершенствования двигательных способностей человека. С помощью гимнастических упражнений можно воздействовать на все мышечные группы человека. При занятиях гимнастикой формируются разнообразные двигательные навыки и совершенствуются ловкость, сила и быстрота.

В гимнастических упражнениях преобладает динамическая работа в сочетании с одновременными статическими усилиями многих мышечных групп. Эти упражнения часто выполняются в

необычных условиях опоры, в виде слитных поточных комбинаций. Одни упражнения характеризуются собственно силовой (силовые упражнения и статические положения), другие — скоростно-силовой (большинство маховых движений) работой. При выполнении движений (особенно маховых) большое значение имеют учет и правильное использование гимнастом веса и инерции своего тела, центробежной силы, реакции опоры, условий равновесия и других механических факторов, влияющих также и на функциональное состояние организма.

Овладение мастерством в исполнении систематически усложняющихся упражнений особенно проявляется при занятиях гимнастикой со спортивным уклоном (спортивная гимнастика, акробатика, художественная гимнастика).

Спортивная гимнастика, являющаяся одним из весьма распространенных и массовых видов спорта, наиболее ярко отражает особенности физиологических сдвигов в организме, возникающих при гимнастических упражнениях. Поэтому физиологическая характеристика различных видов гимнастики более подробно рассмотрена на примере именно спортивной гимнастики.

Двигательный аппарат. Тренировка в спортивной гимнастике вызывает специфические морфологические и функциональные изменения двигательного аппарата. Значительная *силовая работа* при гимнастических упражнениях способствует развитию скелетных мышц. Наличие *скоростно-силовой работы* вызывает повышение возбудимости и лабильности двигательного аппарата. При занятиях спортивной гимнастикой происходит выраженное укорочение хронаксии мышц верхних конечностей и плечевого пояса. У наиболее квалифицированных гимнастов укорочение хронаксии сочетается со сближением этого показателя в отдельных мышцах. Квалифицированные гимнасты отличаются большой разницей (амплитудой) между показателями твердости мышц при произвольном напряжении и расслаблении.

Центральная нервная система. В процессе тренировки у гимнаста сначала образуются относительно простые условные рефлексы, лежащие в основе самых легких упражнений. Одновременно с этим формируются и очень важные для него рефлексы, обеспечивающие выполнение упражнений в требуемом гимнастикой стиле: с хорошей осанкой, прямыми ногами, вытянутыми носками и т. п. Все эти рефлексы служат необходимой предпосылкой для овладения более сложными, но имеющими ту же техническую основу упражнениями.

Специфика двигательной деятельности гимнаста способствует формированию четких и достаточно закрепленных двигательных условных рефлексов в виде динамических стереотипов, обусловливающих выполнение разнообразных гимнастических упражнений. При этом работа мышц становится более согласованной и строго дозированной по времени и величине усилия.

Важное значение в изучении процессов становления двигательных стереотипов имеют данные об изменениях внешней и внутренней структуры движения. О внешней структуре ценные сведения можно получить путем биомеханического анализа движений и использования срочной информации о временных и пространственных компонентах движения, регистрируемых с помощью специальной аппаратуры (В. С. Фарфель).

О характере координации деятельности отдельных мышц и нервных центров, т. е. внутренней структуре двигательного акта, наиболее полно можно судить по *биотокам мышц*, возникающим во время выполнения упражнения.

Двигательная деятельность гимнаста осложняется постоянным чередованием динамической работы (собственно силовой и скоростно-силовой) и статическими усилиями. При такой работе ритм нервных импульсов к мышцам все время изменяется, что затрудняет деятельность нервных центров.

Наличие скоростно-силовой работы и необходимость быстро изменять силу и направление движений в процессе выполнения гимнастических упражнений способствуют развитию подвижности нервных процессов. Это проявляется, в частности, в уменьшении скрытых периодов двигательных реакций по мере развития тренированности.

Большое значение в двигательной деятельности гимнастов имеет правильное использование *безусловных тонических рефлексов*, возникающих при движениях тела. Импульсы от вестибулярного аппарата, проприорецепторов мышц и сухожилий тела изменяют тонус мышц туловища и конечностей. Например, при подъеме махом назад на кольцах в упор или в стойку на кистях наклон головы назад повышает напряжение мышц задней поверхности тела, что способствует завершению подъема и удержанию стойки.

Врожденные тонические рефлексы в одних случаях облегчают выполнение движений, в других, наоборот, затрудняют. В последнем случае гимнасту приходится их затормаживать. Это удается не сразу, а требует многократных повторений. Выполнение упражнений, связанных с большой амплитудой движения в суставах (шпагаты, перемахи и т. д.), сопровождается значительным увеличением рефлекторного напряжения растягиваемых мышц. Это приводит к уменьшению и ограничению возможной амплитуды движения в суставах, особенно у слабо подготовленных гимнастов. У хорошо владеющих упражнениями рефлекторное напряжение растягиваемых мышц возрастает, но незначительно и не препятствует достижению необходимой амплитуды движения в суставах. Двигательные навыки, в процессе которых подавляются безусловные рефлексы, труднее формируются и медленнее автоматизируются.

Анализаторы. Роль анализаторов при выполнении слож-

ных по координации гимнастических упражнений очень велика. При этом чем больше двигательный опыт гимнаста, чем выше его спортивная квалификация, тем тоньше развиты его способности к восприятию и анализу степени напряжения мышц, скорости, ритма, направления движений, положения тела в пространстве. Совершенная анализаторная деятельность обеспечивает необходимую коррекцию движения и своевременный пуск в ход его следующих фаз. Занятия гимнастикой, предъявляя большие требования к двигательному, тактильному, вестибулярному и звуковому анализаторам, способствуют совершенствованию их функций. У гимнастов хорошо развита проприоцептивная чувствительность во всех звеньях двигательного аппарата.

Гимнастические упражнения, характеризующиеся необычными положениями тела в пространстве и быстрыми его перемещениями, увеличивают возбудимость и функциональную устойчивость вестибулярного аппарата.

Повышение спортивного мастерства гимнастов обусловлено главным образом совершенствованием его *нервной деятельности* и развитием *двигательного аппарата.* Состояние внутренних органов не играет такой большой роли в работоспособности гимнаста, как это имеет место в других видах спорта, характеризующихся необходимостью непрерывно выполнять длительную однообразную работу. Однако и при занятиях гимнастикой в состоянии внутренних органов происходит целый ряд существенных специфических изменений, которые следует рассматривать как приспособительные реакции к выполнению своеобразной работы гимнаста.

Расход энергии. Гимнастические упражнения в связи со своей кратковременностью не требуют больших энергетических затрат. Однако при многократном повторении этих упражнений и большой продолжительности тренировочных занятий суточный расход энергии квалифицированного тренирующегося гимнаста может увеличиваться до 4000—4500 ккал. Меньшие энергетические траты при гимнастических упражнениях, по сравнению с тратами при длительных циклических движениях (бег, ходьба на лыжах и т. д), обусловливают и меньшие биохимические изменения в мышцах и в крови гимнаста. В результате при занятиях гимнастикой химизм мышечного сокращения претерпевает меньшие сдвиги, чем, например, при беге и других циклических движениях.

Дыхание. Разнообразные положения тела в пространстве и наличие статических компонентов в двигательной деятельности гимнаста создают определенные трудности для работы дыхательного аппарата. Характер дыхания определяется не только потребностью в доставке кислорода и выведении углекислого газа из организма, но и особенностями техники выполняемого упражнения. Это объясняется непосредственным участием ды-

хательных мышц в осуществлении двигательной деятельности. В связи с невозможностью иногда использовать межреберные мышцы для обеспечения актов вдоха и выдоха важное значение для дыхания при гимнастических упражнениях имеет *диафрагма.* Однако при некоторых гимнастических упражнениях (например, выполнении угла в упоре) сокращения диафрагмы полностью прекращаются.

Многие гимнастические упражнения выполняются при *задержке дыхания и натуживании.* Эти явления особенно ярко выражены у малоквалифицированных гимнастов. У квалифицированных гимнастов задержка дыхания очень кратковременна. Как правило, она бывает в момент главного мышечного усилия или при переходе от динамической работы к статическому усилию. *Феномен статической работы,* впервые описанный Линдгардом, *сглаживается* и в некоторых случаях совсем исчезает в процессе тренировки гимнастов (Н. К. Верещагин, И. М. Серопегин).

Гимнасты старших разрядов обычно правильно сочетают дыхание с мышечной деятельностью и обеспечивают необходимую легочную вентиляцию. Это объясняется тем, что формирование и закрепление двигательных навыков в гимнастике сопровождаются возникновением специфического дыхательного компонента условнорефлекторной деятельности, входящего составной частью в динамический стереотип. При выполнении гимнастических упражнений наряду с непроизвольной регуляцией дыхания существенное значение имеет и его *произвольная регуляция.*

Во время выполнения гимнастических упражнений с преобладанием статической работы образуется, особенно у малоквалифицированных гимнастов, большой *кислородный долг.* По мере развития тренированности увеличивается поглощение кислорода в процессе выполнения работы, а кислородный долг уменьшается.

После выполнения гимнастических упражнений частота дыхания превышает уровень покоя в среднем в 2 раза, глубина дыхания — в 4—5 раз, легочная вентиляция — в 8—10 раз, поглощение кислорода — в 7—8 раз.

Исследования газообмена у спортсменов показали, что выполнение комплекса элементарных упражнений вызывает меньшее увеличение потребления кислорода, чем выполнение этих упражнений в отдельности. Эти явления свидетельствуют о том, что в процессе повторной двигательной деятельности происходит не простое суммирование отдельных реакций, а сложная их интеграция. Величина газообмена при выполнении элементарных движений зависит от характера движений и от массы вовлекаемых в работу мышц. Так, при выполнении вращательных, круговых движений поглощается больше кислорода, чем при поворотах, отведениях и сгибаниях. Движения в тазобедренных суста-

вах сопровождаются большим увеличением газообмена, чем движения в локтевых или плечевых суставах.

Кровообращение. В состоянии покоя у гимнастов не наблюдается больших изменений в функциональном состоянии аппарата кровообращения. Например, у них не бывает такой брадикардии, как у бегунов на длинные дистанции и лыжников. Реже встречается у них и гипертрофия сердечной мышцы. К сердечно-сосудистой системе гимнаста предъявляются весьма *специфичные требования.* Поэтому и изменения в ее функциональном состоянии происходят в своеобразном направлении, отличном от того, которое имеет место у бегунов или лыжников.

Характер этих изменений определяется особенностями приспособительных реакций сердечно-сосудистой системы к работе гимнаста. Многие гимнастические упражнения, выполняемые при необычном положении тела и быстрых его перемещениях, приводят к значительному *перераспределению крови.* Например, при выполнении большого оборота на перекладине в результате действия центробежной силы основная масса крови перемещается в нижние конечности. Наоборот, при висе вниз головой или стойке на кистях под влиянием силы тяжести кровь устремляется в сосуды головы и верхних конечностей. В этих условиях для достаточного кровоснабжения всех частей тела необходимо некоторое расширение сосудов туловища и ног и в то же время сужение сосудов головы и рук. Эти условия особенно резко отражаются на деятельности сердечно-сосудистой системы у неквалифицированных гимнастов. У них при положении головой вниз (вис прогнувшись, стойка на плечах или на кистях) наблюдается резкое покраснение лица и другие признаки прилива крови к голове. По мере развития тренированности сосудистые реакции, обеспечивающие перераспределение крови, совершенствуются.

Однократное выполнение различных гимнастических упражнений сопровождается нерезким учащением сердцебиений и повышением кровяного давления. Так, после выполнения различных переворотов, равновесий, подъемов, стоек на кистях частота пульса увеличивается на 5—20 ударов в 1 мин., кровяное давление — на 5—25 мм рт. ст. При выполнении сложных гимнастических комбинаций на снарядах пульс может возрастать до 170—190 ударов в 1 мин., а максимальное кровяное давление — до 140—170 мм рт. ст. Восстановление этих показателей продолжается в течение 15—20 мин.

Минутный объем крови спортсмена во время выполнения различных гимнастических упражнений различен. В тех случаях, когда выполнение упражнений связано с затруднением дыхания, минутный объем достигает наибольших величин не при работе, а после окончания ее. Например, при висе на согнутых руках он был равен при работе 11,3 л, а в первую минуту восстановления — 12,3 л.

Величина сдвигов в сердечно-сосудистой и дыхательной системах зависит от количества и сложности входящих в комбинации элементов, продолжительности интервалов отдыха, эмоциональных воздействий и т. д.

§ 2. Легкая атлетика

Легкая атлетика объединяет такие физические упражнения, как бег, ходьба, прыжки и метания. Все они оказывают специфическое воздействие на организм и способствуют развитию разных физических качеств.

Бег

Бег относится к *динамической циклической работе.* В зависимости от длины дистанции это может быть *работа максимальной, субмаксимальной, большой и умеренной интенсивности.* Каждая из них предъявляет специфические требования к организму.

Центральная нервная система. В процессе тренировки у бегуна формируются и закрепляются относительно однообразные динамические стереотипы нервной деятельности, лежащие в основе техники бега. При беге по гладкой дорожке движения спортсмена несколько изменяются лишь при ускорениях, при беге по виражу и при финишном броске.

Для достижения высоких результатов в скоростном беге большую роль играет подвижность нервных процессов. Бегуну же на длинные дистанции необходима хорошая их уравновешенность.

Анализаторы. Циклическая и сравнительно однообразная двигательная деятельность бегуна не предъявляет каких-либо особых требований к функциям анализаторов. Однако при соревнованиях в беге значение их возрастает. В этих условиях бегуну необходимо быстро и точно воспринимать действия противника и всю обстановку спортивной борьбы и тонко регулировать интенсивность мышечных усилий. Значение зрительной и проприоцептивной рецепции увеличивается при беге по пересеченной местности и, особенно, при беге с барьерами.

Двигательный аппарат. Мышцы бегуна на короткие дистанции выполняют работу преимущественно в анаэробных условиях и адаптируются к этому в процессе тренировки. При беге на длинные дистанции доставка кислорода к мышцам в большей или меньшей степени соответствует потребности в нем. В связи с этим у бегунов на длинные дистанции адаптация мышц к работе происходит главным образом путем совершенствования окислительных процессов.

В результате тренировки у бегунов увеличиваются возбудимость и лабильность мышц. Хронаксия — косвенный показатель лабильности мышц — наиболее коротка у спринтеров. Сближе-

ние хронаксии основных мышц, участвующих в выполнении движений, наблюдается у квалифицированных бегунов на все дистанции.

Разница в твердости мышц при произвольном напряжении и расслаблении более выражена у тренированных бегунов. Это обусловлено их умением хорошо расслаблять мышцы. После утомительных тренировочных занятий и соревнований твердость мышц при произвольном напряжении уменьшается, уменьшается и способность к их расслаблению. У хорошо тренированных бегунов таких неблагоприятных изменений твердости мышц не происходит даже после самых напряженных тренировочных занятий. Это особенно характерно для бегунов-спринтеров, у которых после нагрузок способность мышц к напряжению даже улучшается.

Расход энергии. Расход энергии на 1 м пути достигает наибольших величин при беге на короткие дистанции. Суммарный же расход энергии возрастает по мере увеличения длины дистанции (табл. 34).

Таблица 34

Средний расход энергии (ккал) при беге на разные дистанции

Показатели	Длина дистанции (м)								
	100	200	400	800	1500	3000	5000	10000	42195
В течение всей дистанции	35	70	100	130	170	280	450	750	2500
На 100 м пути	35	35	25	16,2	11,3	9,3	9,0	7,5	6,0

Приведенные в табл. 34 величины являются лишь ориентировочными. В действительности у разных спортсменов в зависимости от скорости бега, от степени тренированности, метеорологических условий и некоторых других факторов расход энергии колеблется в широких пределах. У женщин при беге на эти дистанции расход энергии в связи с меньшей мощностью работы на 15—20% меньше, чем у мужчин.

Дыхание. Бег на короткие дистанции осуществляется почти целиком за счет, энергии, освобождаемой в результате *анаэробных реакций*. Легочная вентиляция при этом небольшая. Суммарный кислородный запрос в связи с краткостью работы невелик (табл. 35). Невелик и кислородный долг, выраженный в литрах; в процентном же отношении к кислородному запросу он очень большой.

При беге на средние дистанции *анаэробные реакции* сочетаются с *аэробными*. Однако очень высокая кислородная потребность непосредственно при работе полностью не удовлетворяет-

Таблица 35

Средние величины (л) суммарного кислородного запроса и кислородного долга при беге на разные дистанции

Показатели	Длина дистанции (м)				
	100	800	5000	10 000	42 195
Кислородный запрос	8	30	90	150	500
Кислородный долг	7,5	до 20	10—12	8—10	3—5

ся, и к концу работы накапливается кислородный долг, достигающий максимально возможных величин (18—20 л).

При беге на длинные дистанции *аэробная* производительность становится *преобладающей*. Однако и здесь кислородная потребность полностью не удовлетворяется, в результате чего кислородный долг достигает значительной величины.

При беге на сверхдлинные дистанции возникает *истинное устойчивое состояние*, при котором кислородная потребность почти полностью удовлетворяется во время работы (см. рис. 95). В связи с этим кислородный долг здесь невелик. Однако соревновательная скорость при марафонском беге создает столь высокую кислородную потребность (около 6 л/мин), что она не может целиком удовлетворяться даже у тренированных бегунов, у которых отмечается значительная величина максимального потребления кислорода. При соревновательной скорости бега часть энергии освобождается в результате анаэробных реакций, в связи с чем у спортсмена может образоваться кислородный долг.

При беге на разные дистанции соответственно кислородной потребности возрастает и *легочная вентиляция*. Однако при спринте она не успевает достичь больших величин. Наибольшая легочная вентиляция отмечается при беге на средние и длинные дистанции (до 150 и более л/мин). В связи с этим бег служит эффективным средством развития органов дыхания. Жизненная емкость легких у бегунов достигает больших величин (в среднем около 5—6 л).

Кровообращение. В состоянии покоя у бегунов часто наблюдается брадикардия. При этом чем длиннее дистанция, к которой готовится спортсмен, тем реже у него в покое сердечный ритм. Например, в одном из исследований обнаружено, что у бегунов-стайеров частота сердцебиений в покое равна в среднем 48 ударам в 1 мин., у бегунов на средние дистанции — 56, у спринтеров — 60. Сердечный ритм реже 50 ударов в 1 мин. среди стайеров отмечался в 30% случаев, среди бегунов на средние дистанции — в 18%, среди спринтеров—лишь в 10% (В. В. Ва-

сильева). Брадикардия у бегунов часто сочетается с *синусовой аритмией.*

Непосредственно при беге сердечный ритм учащается. Радиотелеметрические исследования показали, что при беге на разные дистанции он в среднем не превышает 170—190 ударов в 1 мин. (рис. 120 и рис. 6). Лишь при ускорениях на дистанции и при

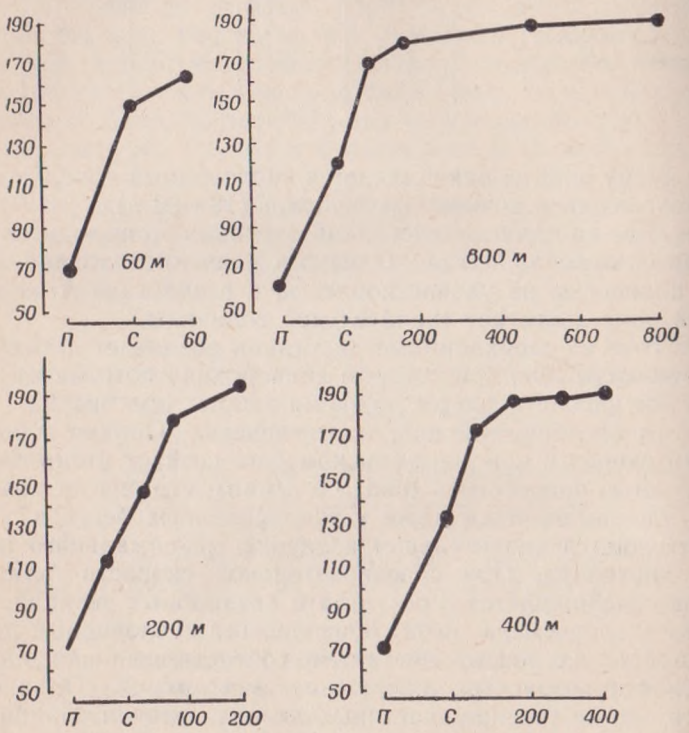


Рис. 120. Частота сердцебиений у тренированных бегунов в покое, на старте и на разных участках дистанции при беге на 60, 200, 400 и 800 м (по Мак-Ардле и др.).

По горизонтали — метры дистанции; по вертикали — частота сердцебиений (количество ударов в 1 мин.); *П* — частота сердцебиений в покое; *С* — на линии старта

финишировании сердечный ритм может превышать 200—220 ударов в 1 мин.

Восстановление сердечного ритма после окончания бега зависит от его длительности и интенсивности, а также от степени тренированности спортсмена. Обычно после бега на короткие дистанции восстановление происходит *через 20—30 мин.*, после бега на средние и длинные дистанции — *через несколько часов.*

Размеры сердца у бегунов часто увеличены. Гипертрофия левого желудочка у них наблюдается в 34% случаев, гипертрофия обоих желудочков — в 20% (С. П. Летунов). Наиболее часто сердце гипертрофировано у бегунов на длинные и сверхдлинные дистанции. После участия в соревнованиях размеры сердца у тренированных бегунов обычно уменьшаются (табл. 36). Увеличение размеров сердца после нагрузок — неблагоприятный показатель.

Таблица 36

Изменение размеров сердца у тренированных бегунов после участия в соревнованиях на различные дистанции (по Дейчу)

Поперечник сердца (см)	Длина дистанции (м)				
	400	800	5000	10 000	42 195
До бега	11,2	13,8	13,0	13,2	13,4
После бега	11,8	12,1	12,5	12,2	12,3

Систолический и минутный объемы крови у бегунов находятся в пределах нормальных величин. При беге систолический объем возрастает до 120—140 мл, минутный же объем увеличивается более значительно, главным образом за счет учащения сердцебиений.

Артериальное кровяное давление у бегунов в состоянии покоя находится в пределах нормальных величин. Специфика тренировки к бегу на разные дистанции мало отражается на этом показателе. На тренировочных занятиях и, особенно, на соревнованиях повышение артериального давления происходит уже в предстартовом периоде. Сразу после финиша на разных дистанциях систолическое давление оказывается равным 160—180 мм рт. ст.

Кровь. Количество эритроцитов и гемоглобина в крови после бега оказывается увеличенным. Значительно возрастает, особенно после бега на сверхдлинные дистанции, и число лейкоцитов. Лейкоцитарная формула при этом изменяется. После длинных и сверхдлинных дистанций увеличивается число нейтрофилов, особенно палочкоядерных (табл. 37).

После бега на короткие и, особенно, на средние дистанции в крови увеличена концентрация молочной кислоты и уменьшены щелочные резервы.

Восстановление состава крови после бега происходит и в течение нескольких часов. После бега на сверхдлинные дистанции оно может задерживаться на 2—3 суток.

Выделительные функции. После бега на длинные и сверхдлинные дистанции в связи с усиленным потоотделением

Таблица 37

Количество лейкоцитов в крови и лейкоцитарная формула на первых минутах восстановления после бега на разные дистанции (по Ю. И. Цыганковой)

Дистанции	Лейкоциты в 1 куб. мм	Лейкоцитарная формула (%)						
		юные	палочко-ядерные	сегментированные	лимфоциты	моноциты	эозинофилы	базофилы
Короткие	9340	0,05	10,8	62,90	20,35	5,1	0,40	0,4
Средние	9340	0,05	10,2	64,15	19,60	4,8	1,00	0,2
Длинные	10 100	0,25	12,5	71,40	9,70	5,4	0,25	0,2
Сверхдлинные	22 900	1,40	18,7	65,40	8,60	5,6	0,20	0,1

диурез уменьшается, а в отдельных случаях даже прекращается на 30—40 мин. Удельный вес мочи после бега оказывается увеличенным. Концентрация молочной кислоты в моче после бега на короткие и средние дистанции увеличена до 450 мг%, после длинных дистанций — до (40—50 мг%). После бега, особенно на длинные и сверхдлинные дистанции, в моче может содержаться белок (от следов до 10%). Это чаще бывает у нетренированных бегунов.

Вес тела. После бега вес несколько уменьшается. Наибольшие его потери происходят при беге на сверхдлинные дистанции (1—4 кг).

Температура тела. Бег, как и другие формы динамической работы, вызывает в организме усиленное теплообразование. При этом в некоторых случаях теплоотдача не обеспечивает полного освобождения организма от излишков тепла, и температура тела повышается до 39—40°. В жаркую погоду и при наличии большой влажности воздуха у бегунов может возникать перегревание тела и как следствие этого возможны тяжелые расстройства многих функций организма.

Спортивная ходьба

Спортивная ходьба отличается от обычной более сложной техникой и значительно большей скоростью. Соревнования по спортивной ходьбе проводятся на дистанциях от 10 до 50 км.

Двигательный аппарат. Движения скороходов отличаются от движений бегунов на длинные дистанции более высоким темпом. В связи с отсутствием фазы полета опорная фаза у скороходов относительно длиннее, чем у бегунов. Специфика двигательной деятельности при ходьбе накладывает свой отпе-

чаток и на функциональное состояние скелетных мышц. Например, твердость мышц при произвольном их напряжении у скороходов значительно больше, чем у бегунов. У скороходов, за исключением самых квалифицированных, произвольное расслабление осуществляется менее успешно, чем у бегунов. После напряженных тренировочных занятий и соревнований у скороходов, как правило, понижается способность к произвольному напряжению и расслаблению мышц.

Расход энергии. При спортивной ходьбе расход энергии относительно очень большой (табл. 38).

Таблица 38

Расход энергии при спортивной ходьбе

Длина дистанции (км)	5	10	10	50
Расход энергии (ккал)	250	600	1000	2300

Дыхание. Легочная вентиляция при спортивной ходьбе в среднем достигает 70—80 л/мин, поглощение кислорода — 4 л/мин и более.

Кровообращение. Частота сердечных сокращений у спортсменов на финише различных дистанций равна 150—180 ударам в 1 мин. При ускорениях в процессе ходьбы частота сердцебиений может достигать у скороходов 200—220 ударов в 1 мин.

Кровь. Концентрация молочной кислоты в крови повышается до 60 мг%, щелочный резерв снижается на 8—10% по сравнению с данными в состоянии покоя. Количество эритроцитов и гемоглобина в крови по окончании ходьбы обычно увеличивается. После длительной и напряженной ходьбы наблюдается значительно выраженный миогенный лейкоцитоз.

Выделительные функции. После спортивной ходьбы в связи с увеличением в моче концентрации молочной кислоты кислотность ее повышается. Нередко у скороходов после напряженной мышечной деятельности появляется в моче белок.

Прыжки

В легкой атлетике различают прыжки в длину, тройной, в высоту и с шестом. Все эти упражнения являются *ациклическими движениями.* Координация двигательной деятельности при прыжках очень сложна. В связи с тем, что важным компонентом прыжков в длину и тройного служит разбег, воздействие их на организм похоже на воздействие бега на короткие дистанции.

Анализаторы. Главную роль при выполнении прыжков играет проприоцептивная чувствительность. Особенно большое значение имеют импульсы от проприорецепторов шеи. Иммобилизация шеи у прыгунов ведет к нарушению координации движений и уменьшению высоты или дальности полета при осуществлении прыжка.

Большое значение при прыжках имеет и вестибулярный аппарат, импульсы от которого играют большую роль в сохранении равновесия тела.

Вегетативные функции. В связи с кратковременностью упражнений в прыжках вегетативные сдвиги при них относительно небольшие и скоропроходящие. Несколько больше они выражены при прыжках в длину, одним из компонентов которых является скоростной бег.

Метания

Среди легкоатлетических метаний различают метания копья, диска, молота и толкание ядра. Все метания являются *ациклическими движениями скоростно-силового типа.* Силовой компонент имеет особенно большое значение при метании молота и

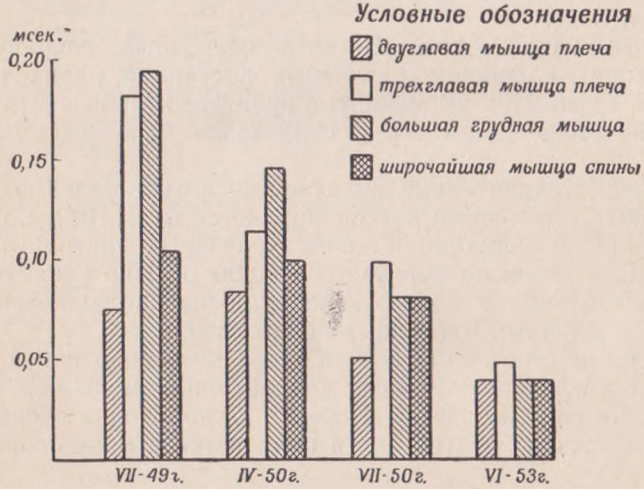


Рис. 121. Хронаксия некоторых мышц плеча и плечевого пояса у квалифицированного метателя на различных этапах развития тренированности (по Э. Б. Коссовской)

толкании ядра. При метаниях различных снарядов движения неодинаковы. Но все они имеют своей целью сообщить снаряду максимальную скорость и обеспечить правильное направление его полета.

Анализаторы. Движения метателя сложны по координации. Поэтому при выполнении метаний большое значение имеют функции двигательного, вестибулярного и зрительного анализаторов. В случае временного (с экспериментальной целью) нарушения их деятельности расстраивается координация движений метателя, в связи с чем дальность полета снаряда уменьшается. Например, временное выключение периферии сетчатки глаза у метателей диска сопровождается уменьшением дальности полета снаряда в среднем на 3—5 м. Такие же изменения двигательной деятельности происходят при временном выключении периферии сетчатки и у метателей копья.

Двигательный аппарат. Чем большее значение имеет быстрота в двигательной деятельности метателя, тем выше возбудимость и лабильность его скелетных мышц. В процессе тренировки метателей наряду с уменьшением реобазы и хронаксии происходит сближение этих показателей у основных мышц, участвующих в выполнении движений (рис. 121).

Вегетативные функции. В связи с кратковременностью работа не вызывает у метателей больших вегетативных сдвигов. Расход энергии сравнительно невелик. Он возрастает лишь при многократном повторении движений, что имеет место на тренировочных занятиях.

§ 3. Лыжный спорт

Лыжный спорт объединяет гонки на лыжах на разные дистанции, скоростные спуски с гор, слалом и прыжки на лыжах с трамплина.

Гонки на лыжах

Наиболее распространенными дистанциями в лыжном спорте являются для женщин 5 и 10 км, для мужчин — 10, 15, 30, 50 и 70 км. По мере увеличения длины дистанции интенсивность работы гонщика несколько снижается. Однако интенсивность работы на дистанции зависит не только от ее длины, но и от многих других факторов. К ним относятся *степень тренированности* гонщика, *рельеф местности,* по которой проложена дистанция, *метеорологические условия* и др. Встречный ветер, большая влажность и относительно высокая или, наоборот, очень низкая температура воздуха, глубокий, свежий снег и т. п. сильно затрудняют движения лыжника и снижают скорость его бега. Уменьшение скорости при этом сочетается с увеличением энергетического расхода на каждый метр пути.

Передвижение на лыжах различными способами (одновременные и попеременные ходы и их разновидности) является *динамической циклической работой.* Например, при попеременном

двухшажном способе каждый двойной шаг представляет отдельный цикл движения. Однако одни циклические виды движений лыжника на дистанции обязательно чередуются с другими. Изменение характера движений лыжников на спусках и подъемах нарушают цикличность их двигательной деятельности.

Учитывая продолжительность работы при прохождении различных дистанций, бег на лыжах рассматривали как работу большой (5 и 10 км) и умеренной (15, 30, 50 км) интенсивности. Однако в связи с тем, что современные тренировочные и соревновательные трассы прокладываются по *сильно пересеченной местности,* лыжные гонки следует отнести к работе не постоянной, а *переменной интенсивности.*

Лыжные гонки требуют развития общей и скоростной выносливости. В известной степени для лыжников необходимо и развитие силы. Эффективность работы мышц нижних и верхних конечностей обусловлена развитием их силовых качеств.

Движения лыжника на дистанции разнообразны и сложны по координации. Он должен не только владеть двигательными навыками, обеспечивающими передвижение различными способами по равнине и позволяющими преодолевать подъемы и спуски, но и уметь использовать эти двигательные навыки в сложных условиях, иногда при мгновенном изменении рельефа и направления трассы.

Правильная техника при беге на лыжах обеспечивает экономизацию двигательной деятельности. Высококвалифицированные гонщики при одинаковой скорости передвижения потребляют кислорода на *15—20% меньше,* чем менее квалифицированные (Ю. Х. Кальюсто).

Анализаторы. Для лыжника-гонщика большое значение имеют проприоцептивная чувствительность, орган зрения и вестибулярный аппарат. Чем значительнее роль анализаторов при двигательной деятельности, тем в большей степени они совершенствуются при систематическом ее выполнении. У квалифицированных лыжников отмечается высокая проприоцептивная чувствительность, особенно в области голеностопного сустава. Импульсы от мышц и сухожилий этой области играют большую роль в их двигательной деятельности.

Большое значение при выполнении движений лыжника имеют также импульсы от рецепторов кожи и мышц шеи.

Гонки на лыжах, особенно при осуществлении спусков с гор и поворотов, предъявляют большие требования к зрительному анализатору. Ориентировка в пространстве обусловлена деятельностью палочек сетчатки (периферическое зрение). В связи с этим у лыжников увеличено поле зрения, что объясняется повышением возбудимости периферических элементов сетчатки.

Двигательный аппарат. Бег на лыжах выполняется при участии всех основных мышц тела. Поэтому лыжники, как

правило, отличаются гармоническим развитием скелетной мускулатуры.

Мышцы гонщика должны быть адаптированы к работе в аэробных и в анаэробных условиях. На равнине и спусках у него преобладают аэробные процессы. На подъемах, особенно если они преодолеваются с большой скоростью, несмотря на увеличивающееся потребление кислорода, часть энергии освобождается за счет анаэробных реакций, о чем свидетельствует значительное повышение концентрации молочной кислоты в крови (рис. 122).

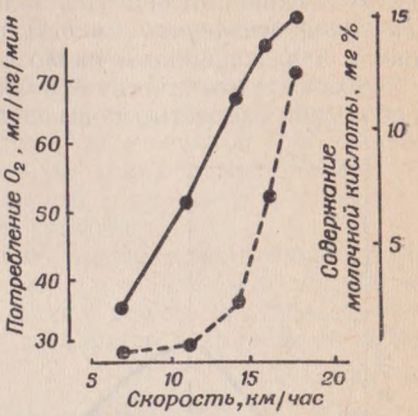


Рис. 122. Потребление кислорода (сплошная линия) и концентрация молочной кислоты в крови (пунктирная линия) у квалифицированного лыжника при подъеме в гору (угол подъема 3°) с разной скоростью (по Карлссону и Хермансену)

Биохимические и морфологические изменения в скелетных мышцах при тренировке лыжника-гонщика ведут и к функциональным сдвигам. Возбудимость и лабильность мышц у квалифицированных лыжников в связи с этим повышены.

Расход энергии. При лыжных гонках расход энергии очень большой. В среднем за 1 мин. работы на дистанции он составляет около 20 ккал, на отдельных же ее участках возрастает до 25 ккал и более. Суммарный расход энергии на протяжении всей дистанции колеблется в зависимости от ее длины в пределах от 350 до 4000 ккал. При лыжном «марафоне» (70 и более км) расход энергии значительно превышает эту величину. На отдельных тренировочных занятиях он может достигать 4600—5000 ккал.

При тренировке лыжника в связи с большим расходом энергии необходимо следить за *режимом его питания*. В подготовительном и соревновательном периодах тренировки в суточном пайке лыжника должно содержаться около 700 г углеводов. За несколько дней до соревнований это количество должно быть увеличено до 800—900 г. Кроме того, на дистанциях 30 и 50 км необходимо дополнительное питание непосредственно при работе.

Дыхание. При беге на лыжах движение должно определенным образом сочетаться с дыханием. При попеременных ходах темп движений относится к частоте дыханий как 1 : 1, 1 : 2, 2 : 1, 2 : 3. При одновременных ходах выдох всегда производится во время толчка палками и наклона туловища. Правильное соче-

тание дыхания и движений повышает эффективность работы лыжника. Поэтому уже в начальном периоде обучения важно приучать лыжника к правильному дыханию.

При беге на лыжах дыхательные мышцы выполняют длительную и интенсивную работу, что способствует их развитию. Поэтому лыжники отличаются большой амплитудой дыхания и *увеличенной жизненной емкостью легких* (мужчины — в среднем около 5 л, женщины — около 4 л).

Легочная вентиляция при беге на лыжах даже с относительно небольшой скоростью повышается до 60—80 л. При увеличении

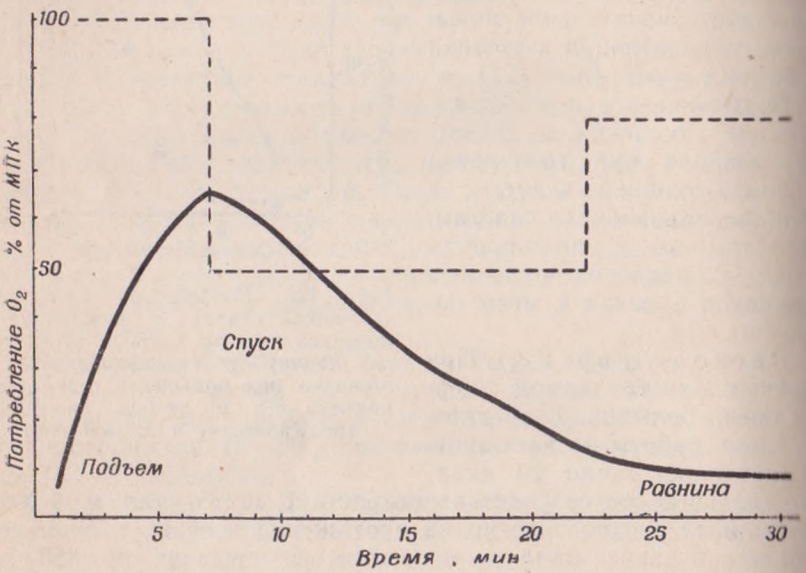


Рис. 123. Потребление кислорода (в % к максимальному) на разных участках лыжной трассы (по Карлссону и Хермансену).
Рельеф местности — сплошная линия; потребление кислорода — пунктирная

скорости бега она может достигать *100—120* и *более литров в 1 мин.*

Как было сказано выше, спортивные результаты в лыжных гонках главным образом зависят от *аэробной производительности спортсмена.* По данным шведских исследователей, *максимальное потребление кислорода* (МПК) в среднем составляет у тренированных лыжников около *80 мл/кг* у мужчин и около *65 мл/кг* у женщин (Салтин и Астранд). Примерно такие же величины МПК имеют и советские лыжники: 78—79 мл/кг (Ю. Х. Калюсто).

При лыжных гонках величина кислородной потребности зависит от профиля дистанции, скорости передвижения и трениро-

ванности спортсмена. Потребление кислорода при соревновательной скорости у квалифицированных лыжников достигает 4—5 л/мин, что составляет 85—90% их МПК. При передвижении по равнине эта величина не превышает 80% МПК, на подъемах может достигать 100%, на спусках — снижаться до 50—55% (рис. 123). При этом, чем больше МПК лыжника, тем выше его соревновательная скорость (табл. 39). Однако, несмотря на большое значение этого показателя, для высокого результата в лыжных гонках необходимы также повышенная *анаэробная производительность* организма и *совершенная техника передвижения.* Например, у одного из лучших советских гонщиков П. Колчина аэробная производительность не была очень высокой (МПК — около 73 мл/кг). Отличные спортивные результаты обеспечивались у него совершенной техникой движений.

Несмотря на резкое увеличение потребления кислорода на подъемах, кислородная потребность на этих участках дистанции полностью *не удовлетворяется,* в связи с чем здесь используются анаэробные источники энергии и образуется *кислородный долг.*

Таблица 39

Средняя соревновательная скорость (м/сек) на разных участках дистанции у спортсменов, имеющих разные величины максимального потребления кислорода (по В. Ф. Громыко)

Рельеф местности	Максимальное потребление кислорода (мл/кг)				
	60	65	70	75	80
Подъем 11—12°	1,7—1,8	1,9—2,0	1,9—2,1	2,1—2,2	2,3—2,4
Подъем 7—8°	2,1—2,2	2,3—2,4	2,5—2,6	2,7—2,9	2,8—3,0
Подъем 3—4°	2,9—3,1	3,1—3,3	3,4—3,6	3,6—4,1	3,8—4,1
Равнина	3,9—4,1	4,2—4,4	4,4—4,7	4,8—5,1	5,1—5,4

Суммарный кислородный запрос при беге на лыжах очень велик. На дистанциях 30 и 50 км он достигает многих сотен литров.

Кислородный запрос *при беге на лыжах больше,* чем при других физических упражнениях такой же длительности и интенсивности. Это объясняется вовлечением в работу при беге на лыжах всех основных мышечных групп, что не только увеличивает кислородный запрос, но и в известной мере облегчает поглощение кислорода. Участие в работе больших мышечных групп обеспечивает более полное использование кислорода из артериальной крови, что вызывает нарастание *артерио-венозной разности.* Повышение же последней усиливает поступление кислорода из альвеолярного воздуха в кровь. Способствует поглощению кислорода и наличие большой разницы между температурой крови в мышцах и легких. Понижение температуры крови в легких обусловлено вдыханием холодного воздуха. Все эти факторы, облегчая поглощение кис-

лорода, обеспечивают лыжнику возможность работать при относительно устойчивом состоянии.

Кислородный долг образуется при беге на лыжах главным образом на подъемах и при увеличении скорости на равнине. В среднем он может достигать 10—12 л (И. Г. Огольцов). О наличии кислородного долга у лыжников и длительном послерабочем повышении уровня окислительных процессов свидетельствуют данные об оксигенации крови. При задержке дыхания после участия в гонках «градиент падения оксигенации крови» (отношение абсолютной величины падения процента оксигемоглобина ко времени задержки дыхания) оказывается повышенным в течение многих часов и даже суток. Увеличение этого показателя говорит о повышенной потребности тканей в кислороде.

О длительном повышении кислородной потребности тканей свидетельствует также увеличение основного обмена у лыжников в течение нескольких дней после тренировочных занятий и соревнований. В некоторых случаях величина основного обмена на следующий день после тренировочных нагрузок и соревнований превышает стандарты на 30—50%.

К р о в о о б р а щ е н и е. Тренированные лыжники, как правило, отличаются резко выраженной *брадикардией.* В состоянии покоя частота сердечных сокращений колеблется у них от 32 до 45 ударов в 1 мин. у мужчин и от 44 до 49 ударов у женщин.

Брадикардия у лыжников очень часто сочетается с *синусовой аритмией.* По данным Н. А. Степочкиной, у квалифицированных лыжников в состоянии основного обмена синусовая аритмия наблюдается в 90% случаев.

При беге на лыжах с соревновательной скоростью сердечный ритм достигает 170—180 ударов в 1 мин. На отдельных участках дистанции он может учащаться до 190—200 ударов.

Размеры сердца у лыжников часто увеличены. Гипертрофия левого желудочка наблюдается в 30% случаев, гипертрофия обоих желудочков — в 54% (С. П. Летунов).

После прохождения дистанций размеры сердца у большинства лыжников оказываются уменьшенными по сравнению с исходной величиной. Восстановление размеров сердца у тренированных спортсменов происходит в течение 3—3,5 часа.

Артериальное давление у лыжников в состоянии покоя находится в пределах возрастных норм.

К р о в ь. Концентрация *молочной кислоты* в крови на отдельных участках дистанции может увеличиваться до *140 и более мг*%. Содержание же *глюкозы снижается.* Особенно резкое понижение концентрации глюкозы (до 0,048—0,038%) происходит у малотренированных и *неправильно питающихся* лыжников. Прием глюкозы на дистанции способствует сохранению постоянства ее концентрации в крови и увеличивает работоспособность.

Выделительные функции. Бег на лыжах в связи с увеличением потоотделения вызывает уменьшение диуреза. Удельный вес мочи и ее кислотность при этом возрастают. В моче увеличивается содержание аммиака и креатинина, что является следствием повышения интенсивности белкового обмена. У малотренированных после бега на лыжах содержание белка в моче иногда достигает 4—10%.

Вес тела. При беге на лыжах вес тела уменьшается в результате усиленного потоотделения и испарения водяных паров с поверхности дыхательных путей. Величина потери веса колеблется от 0,5 до 5 кг. Это зависит от длины дистанции, интенсивности работы, метеорологических условий, особенностей одежды лыжника и других факторов.

Температура тела. Низкая температура окружающей среды при беге на лыжах вызывает усиленную теплоотдачу. Повышенная теплопродукция при этом обусловлена включением в работу больших мышечных масс. При малой скорости передвижения теплоотдача во время бега на лыжах может превышать теплопродукцию. Это ведет к *понижению температуры* тела и резкому уменьшению работоспособности.

Слалом

Двигательная деятельность слаломиста очень сложна по координации и поэтому требует большой слаженности, уравновешенности и подвижности нервных процессов. Важная роль в координации двигательной деятельности при слаломе принадлежит импульсам от зрительных и проприоцептивных рецепторов. Импульсы с периферии сетчатки, обеспечивающие ориентировку на местности, имеют большее значение, чем импульсы от центра сетчатки.

Большую роль в двигательной деятельности слаломиста играют также импульсы от вестибулярного аппарата. Они принимают участие в обеспечении равновесия тела при угловых и линейных ускорениях.

При выполнении слалома скелетные мышцы производят большую по мощности, но относительно кратковременную динамическую *скоростно-силовую работу*. Часть мышц выполняет значительные *статические напряжения*, необходимые для сохранения нужного положения тела. Для обеспечения деятельности слаломиста требуется высокая возбудимость и лабильность двигательного аппарата и адаптация мышц к работе в *анаэробных условиях*.

Кислородный запрос при слаломе относительно небольшой. *Кислородный же долг,* особенно при выражении его в процентах к запросу, достигает больших величин. Это объясняется тем, что при кратковременной работе слаломиста не успевает произойти

полная мобилизация функций систем дыхания и кровообращения.

Мощность работы, совершаемой слаломистом, на различных трассах неодинакова, различен и общий ее объем. В связи с этим *энергетический расход* при выполнении слалома и биохимические изменения в мышцах и в крови слаломиста в одних случаях могут быть относительно большими, в других незначительными. Но как бы ни был велик объем работы слаломиста, вегетативные сдвиги при ее выполнении все же меньше, чем при работе гонщика.

Прыжки на лыжах с трамплина

Все фазы прыжка — разгон, толчок, полет и приземление — следует рассматривать как один цикл. Сложная по координации двигательная деятельность прыгуна осложняется еще наличием *безопорного положения тела* при полете и ускорениями при разгоне и приземлении. Большая часть скелетных мышц, обеспечивая необходимое положение тела в пространстве, выполняет *статическое напряжение.* В момент же толчка производится динамическая скоростно-силовая работа.

При выполнении прыжков большие требования предъявляются к центральной нервной системе и органам чувств. Импульсы от сетчатки глаза, двигательного и вестибулярного аппаратов имеют большое значение для координации двигательной деятельности прыгуна. При временном, с экспериментальной целью, выключении импульсов от рецепторов шейной области прыгуна резко нарушается техника прыжка и уменьшается дальность полета. Особенно резкие изменения происходят при этом в фазе отрыва. Толчок, обусловленный быстрым разгибанием ног, в этих условиях производится с опозданием, в связи с чем уменьшается дальность полета. Приземление осуществляется на широко расставленных лыжах. Поворот, необходимый для прекращения движений, совершается позднее, чем обычно.

В связи с кратковременностью прыжков при их выполнении не предъявляется больших требований к функциям сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Однако статическое напряжение мышц туловища и фиксация грудной клетки несколько затрудняют деятельность органов дыхания и кровообращения.

Радиотелеметрические исследования частоты сердцебиений у прыгунов показали, что при осуществлении прыжков с трамплина небольшой мощности она достигает 150—170 ударов при пересчете на 1 мин. (В. В. Розенблат).

Некоторые специфические особенности деятельности сердечно-сосудистой системы при прыжках зависят также от *ускорений* и возникающих в связи с этим *перегрузок.* Хотя перегрузки при прыжках кратковременны и невелики, они все же вызывают перераспределение крови в сосудистой системе.

§ 4. Конькобежный спорт

Скоростной бег на коньках является циклической динамической работой. В зависимости от длины дистанции она может быть *субмаксимальной интенсивности* (500, 1000, 1500 м) и *большой интенсивности* (5000 и 10 000 м). Тренировка к скоростному бегу развивает в основном быстроту и скоростную выносливость.

Двигательный аппарат. При беге на коньках для уменьшения сопротивления воздуха и увеличения разгибания в тазобедренном суставе (это позволяет произвести отталкивание под меньшим углом) необходимо, чтобы тело конькобежца имело почти горизонтальное положение. Поддержание наклонной позы конькобежца требует подавления *выпрямительных рефлексов.*

В связи со специфическим положением тела мышцы спины при беге на коньках находятся в *статическом напряжении.* Разгибатели бедра во время скольжения также выполняют *статическую работу.* Таким образом, при движениях конькобежца динамическая работа одних мышц сочетается с длительным и резко выраженным статическим напряжением других. Статический компонент при беге на коньках выражен в большей степени, чем при обычном беге.

Движения конькобежца имеют циклический характер и сложны по координации. Малая опорная поверхность конька, большая скорость передвижения, наличие скольжения и наклонное положение туловища затрудняют сохранение равновесия и усложняют двигательную деятельность конькобежца. В этих условиях равновесие обеспечивается соответствующим распределением тонуса отдельных мышечных групп, что осуществляется рефлекторно на основе вестибулярной, зрительной, тактильной и проприоцептивной рецепции. Сохранение равновесия тела усложняется при прохождении виражей дорожки. Здесь еще больше повышаются требования к вестибулярному аппарату и особенно важное значение приобретают шейно-тонические рефлексы.

Расход энергии. Суммарный расход энергии при беге на коньках на длинные дистанции достигает нескольких сот килокалорий, при беге на короткие дистанции он меньше (табл. 40). Расход энергии конькобежца определяется не только скоростью передвижения, но и метеорологическими условиями.

Таблица 40

Суммарный расход энергии при беге на коньках на различные дистанции

Дистанция (м)	500	1 500	5 000	10 000
Расход энергии (ккал	80	110	200	350

Дыхание. *Легочная вентиляция* при беге на коньках достигает *100—200 л/мин, потребление кислорода — 4—5,5 л/мин.* Поглощение кислорода тем больше, чем больше скорость передвижения. Кислородный запрос полностью не удовлетворяется, и при беге на коньках с соревновательной скоростью характерно образование значительного *кислородного долга*, особенно на коротких дистанциях.

Кровообращение. В состоянии покоя частота сердцебиения у конькобежцев составляет 40—50 ударов в 1 мин. У женщин этот показатель несколько выше, но у наиболее тренированных также наблюдается брадикардия.

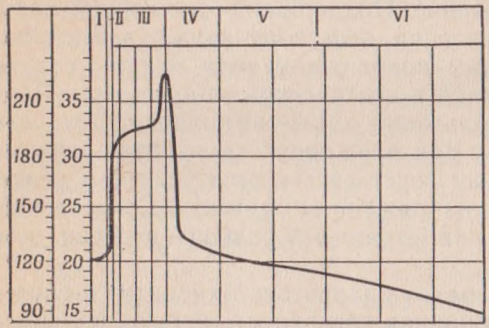


Рис. 124. Частота сердцебиений при беге на 3000 м на коньках (по В. В. Розенблату): *I* — на старте; *II* — первые 200 м; *III* — остальная часть дистанции и финиш; *IV* — спокойное катание и ходьба; *V—VI* — отдых в судейской будке

При беге на коньках *частота сердечных сокращений* резко увеличивается. Радиотелеметрические исследования показали, что даже на тренировочных занятиях сердечный ритм может достигать *180—200 ударов в 1 мин.* При беге с соревновательной скоростью частота сердцебиений колеблется в пределах *190—200 ударов в 1 мин.*, а при финишировании может достигать 210—220 ударов (рис. 124).

Сердце у конькобежцев нередко гипертрофировано. По данным С. П. Летунова, гипертрофия левого желудочка наблюдается в 46% случаев, гипертрофия обоих желудочков — в 19%. Увеличение сердца выражено более резко у спортсменов, имеющих большой стаж спортивной тренировки (табл. 41).

Таблица 41

Размер сердца (см) у конькобежцев (по С. В. Шестакову)

Длительность спортивной тренировки	Число обследованных	Поперечник сердца		Длинник сердца	
		среднее	диапазон колебаний	среднее	диапазон колебаний
От 3 до 9 лет	15	12,9	11,1—14,3	13,8	12,1—14,9
От 10 до 26 лет	11	13,7	11,8—15,1	14,8	12,6—15,9

Кровь. Концентрация молочной кислоты в крови при беге на коньках возрастает. После бега отмечается нейтрофильная фаза миогенного лейкоцитоза.

Выделительные функции. Бег на коньках значительно воздействует на функции почек. Кислотность мочи после бега бывает резко увеличенной. Нередко в моче появляется белок.

§ 5. Велосипедный спорт

В двигательной деятельности велосипедиста преобладает *динамическая циклическая работа.* Мышцы нижних конечностей при этом совершают ритмическую динамическую работу, мышцы же спины и рук *статически напряжены.*

В зависимости от длины дистанции езда на велосипеде относится к работе *максимальной, субмаксимальной, большой и умеренной интенсивности.* Работа *максимальной интенсивности* выполняется на дистанциях 200 и 500 м, *субмаксимальной* — на дистанции 1000, *большой* — на дистанциях 5000, 10 000 и 20 000 м и *умеренной* — на дистанции 100 км. Об умеренной интенсивности работы гонщика можно говорить лишь условно. В действительности она характеризуется *переменной интенсивностью.* Отдельные участки дистанции преодолеваются с субмаксимальной и даже максимальной интенсивностью. Поэтому в тренировке гонщика при любых дистанциях необходимо уделять внимание развитию быстроты, скоростной и общей выносливости, т. е. повышению как *анаэробной,* так *и аэробной производительности.*

Рабочая поза велосипедиста характеризуется наклонным положением туловища, что очень важно для уменьшения сопротивления воздуха, которое особенно возрастает при увеличении скорости движения гонщика. Сохранение наклонного положения туловища в течение длительного времени очень утомительно. Поэтому на длинных дистанциях посадка гонщика более высокая, чем на коротких. Наиболее распространен наклон туловища, равный 25—41° при езде на велосипеде по шоссе и 18—22° при езде по треку.

Низкая посадка велосипедиста требует длительного *статического напряжения мышц туловища,* что несколько затрудняет дыхание.

В связи с особенностями посадки гонщика при занятиях велосипедным спортом могут возникать нарушения осанки. Они обусловлены патологическими изменениями в структурах тел позвонков и хрящевых дисков. Это ведет к нарушению физиологических кривизн позвоночника. В грудном его отделе происходит увеличение кифоза, а в поясничном — уменьшение лордоза. Эти неблагоприятные изменения позвоночника чаще возникают при неправильной организации тренировки, особенно при ранней специализации без должной общей физической подготовки.

Двигательные навыки велосипедиста относительно просты по своей координации, но они осложняются на подъемах и спусках и при выполнении поворотов на дистанции. Наибольшие трудности в двигательной деятельности велосипедистов возникают при движениях группой, смене лидеров, взятии старта, ускорениях на дистанции. Движения велосипедиста усложняются еще и необходимостью *сохранять равновесие* в условиях различной скорости передвижения. Равновесие тела при этом обеспечивается соответствующим рефлекторным распределением мышечного тонуса на основе импульсов от зрительных, проприоцептивных и вестибулярных рецепторов.

Влияние велосипедного спорта на *вегетативные функции* организма не имеет каких-либо специфических особенностей. Следует лишь отметить, что своеобразная поза гонщика и длительное статическое напряжение больших групп мышц несколько затрудняют деятельность органов дыхания и кровообращения.

Дыхание. При сильно наклоненном туловище у велосипедистов затруднено грудное дыхание. Для брюшного дыхания условия несколько более благоприятны, что связано с расслаблением мышц передней стенки живота. При низкой посадке гонщика условия для дыхания ухудшаются, особенно в тех случаях, когда он держится за руль прямыми руками (что имеет место при излишнем выносе руля вперед и чрезмерно длинной раме). Это наблюдается и при недостаточной ширине руля и повороте локтевых суставов внутрь.

При взятии старта с места по команде «Внимание!» квалифицированные гонщики производят глубокий вдох с последующей очень кратковременной задержкой дыхания. По команде «Марш!» они поднимаются с седла и, производя давление на педали, осуществляют выдох (Д. П. Поляков).

Соотношения дыханий и движений гонщика на протяжении дистанции могут быть различными. Это зависит от скорости движений и величины передачи велосипеда. В некоторых случаях эти соотношения составляют 3:1, 3,5:1, 4:1 и 4,5:1 (И. М. Серопегин). Особенностью дыхания квалифицированных гонщиков является *большая продолжительность выдоха* по сравнению со вдохом. При ускорениях и рывках у них могут возникать кратковременные задержки дыхания, что неблагоприятно отражается на работоспособности. Поэтому в процессе обучения необходимо приучать гонщика к глубокому и ритмичному дыханию на протяжении всей дистанции.

Несмотря на некоторые затруднения дыхания при езде на велосипеде, *легочная вентиляция* у гонщиков очень большая. При работе на тренировочных станках она достигает *80—100 л* в *1 мин.* При спортивной езде на велосипеде легочная вентиляция может достигать *120 и более литров в 1 мин., поглощение кислорода — 5 и более литров в 1 мин.*

Степень оксигенации у велосипедиста находится в прямой зависимости от частоты и глубины дыхания. При задержке дыхания, которая может иметь место во время стартового разгона и при спуртах, оксигенация крови резко понижается. Если дыхание ритмично и достаточно глубоко, то оксигенация крови снижается не более чем на 1—3%, что свидетельствует о достаточном снабжении организма кислородом.

Кровообращение. Частота сердечных сокращений у тренированных велосипедистов в состоянии покоя равна в среднем 45—50 ударам в 1 мин. Степень учащения сердцебиения при езде на велосипеде зависит от скорости (табл. 42) и от рельефа трассы. На равнине при скорости 30—40 км/час сердечный ритм достигает *140—160 ударов в 1 мин.*, на подъемах он возрастает до *170—190 ударов*.

Таблица 42

Учащение сердцебиений у велосипедистов при движении по равнине с разной скоростью (по М. А. Артыкову)

Скорость движения:				
в км/час	25—30	35—37	42—45	50
в процентах от максимальной	65	75	85—90	100
Частота сердцебиений в 1 мин.	120—130	142—156	164—170	188—200

Размеры сердца у велосипедистов часто увеличены. По сравнению со спортсменами других специализаций гипертрофия миокарда выражена у них в большей степени. Это обусловлено некоторыми затруднениями в деятельности сердца, возникающими при статическом напряжении мышц туловища и верхних конечностей при педалировании.

Артериальное давление у велосипедистов находится в пределах нормальных величин.

Выделительные функции. Содержание хлоридов в моче после участия в соревнованиях уменьшается, что обусловлено усиленным потоотделением. В моче гонщиков находят много недоокисленных продуктов обмена.

Потери веса тела у велосипедистов в зависимости от длины дистанции и других условий работы колеблются в пределах от 300 до 1800 г.

§ 6. Гребля

Гребной спорт в зависимости от типа строения лодок подразделяется на академическую греблю, народную и байдарочную.

Как и все другие виды гребного спорта академическая гребля является *динамической, циклической работой* преимущественно *большой* и *субмаксимальной интенсивности.* Приложение силы при каждом гребке сочетается с быстрой проводкой весел. Поэтому работа гребца может быть охарактеризована как *скоростно-силовая.* Квалифицированные гребцы производят до 46—48 рабочих циклов в 1 мин.

Систематические занятия академической греблей способствуют развитию силы, общей и скоростной выносливости.

Движения гребцов сложны по координации. Сложность их увеличивается в связи с подвижностью сиденья и малой устойчивостью академических лодок. Это создает необходимость постоянно поддерживать равновесие, что возможно лишь при одновременных движениях всех гребцов в лодке.

Гребля, особенно в академических лодках, предъявляет большие требования к *анализаторам* (проприоцептивная, осязательная и вестибулярная рецепция, периферическое зрение и слух).

Двигательный аппарат. Гребля способствует развитию скелетной мускулатуры, особенно мышц спины, брюшного пресса и нижних конечностей.

Движения гребцов в распашных лодках асимметричны, что приводит к неодинаковому развитию мышц правой и левой сторон тела, а иногда и к искривлению позвоночника. Изменения при этом чаще локализуются на уровне 6—8-го грудного позвонка. Тела позвонков и хрящевые диски этого отдела позвоночника при работе гребца испытывают наибольшее давление. Изменения в позвоночнике особенно часто возникают при ранней специализации без наличия необходимой общей физической подготовленности. Важным средством профилактики искривления позвоночника у гребцов являются корригирующие упражнения. С этой целью может быть использована гребля в лодках с парными веслами или гребля в распашных лодках попеременно на загребной и баковой сторонах.

Телеметрические исследования показали, что биоэлектрическая активность мышц при гребле наиболее выражена при выполнении стартовых гребков и при ускорениях (С. П. Сарычев).

Вегетативные функции. В связи с продолжительностью гребли и наличием скоростно-силовой работы этот вид спорта оказывает очень большое воздействие на внутренние органы.

Расход энергии. При гребле на дистанциях 1,5—2 км расход энергии составляет около 300 ккал. Учитывая продолжительность тренировочных занятий и многократные повторные прохождения отрезков дистанции, можно предполагать, что суммарный расход энергии при этом виде спорта очень велик.

Дыхание. Частота дыханий при гребле обычно совпадает с ритмом движений и равна в среднем 30—40 в 1 мин. Исследования, в частности радиотелеметрическая регистрация дыхания, показали его изменчивость на протяжении дистанции. Например, при ускорениях и финишировании, т. е. при увеличении кислородной потребности, на фоне основных дыхательных движений у гребцов возникают еще и дополнительные. В связи с этим при интенсивной гребле на каждый двигательный цикл может быть два дыхательных.

Своеобразная скоростно-силовая работа при гребле обусловливает особый характер дыхательных движений. В зависимости от интенсивности работы, от квалификации спортсмена и его функционального состояния тип дыхания при гребле может быть различным. Однако наиболее эффективным является тот, при котором *активная фаза работы*, т. е. проводка весел в воде, осуществляется при *задержке дыхания и натуживании*. Последнее способствует повышению силы мышц и увеличивает мощность гребка. Вдох при этом типе дыхания осуществляется в начале проводки. Усиленный к концу выдох производиться при подъезде на банке и заносе весла. Глубокое, соответствующее ритму движений дыхание очень важно для работоспособности гребца. Поэтому параллельно с обучением технике движений гребцов следует обучать и наиболее рациональному дыханию.

Легочная вентиляция у квалифицированных гребцов достигает при интенсивной тренировочной и соревновательной работе 100—*150 л/мин*. Такое изменение этого показателя при сравнительно редком дыхании может происходить лишь за счет значительного увеличения его глубины. Это предъявляет большие требования к дыхательным мышцам и способствует *развитию жизненной емкости легких*. По величине жизненной емкости гребцы занимают одно из первых мест среди спортсменов различных специализаций.

Для повышения работоспособности гребцов необходимо развитие *анаэробной* и *аэробной производительности*. Потребление кислорода у тренированных гребцов может достигать 5—5,5 л/мин. Однако это полностью не обеспечивает кислородной потребности. *Кислородный запрос* при гребле на 1500—2000 м в среднем составляет 50—60 л, *кислородный долг равен 20—30% по отношению к запросу*.

Кровообращение. Частота сердечных сокращений у тренированных гребцов равна в состоянии покоя в среднем *40—50 ударам* в 1 мин.

При тренировочной и соревновательной гребле резко *учащаются сердечные сокращения*. В лодке непосредственно перед стартом частота сердцебиений у спортсменов нередко увеличена до 100 ударов в 1. мин. На финише разных дистанций она может достигать *180—220 ударов*.

Нередко у гребцов наблюдается *гипертрофия миокарда*. По данным С. П. Летунова, левый желудочек у них гипертрофирован в 43% случаев, оба желудочка — в 41%.

При проводке весел в воде у гребцов возникает *кратковременное натуживание*, которое затрудняет венозный приток в правое предсердие и этим несколько осложняет деятельность сердца.

Выделительные функции. После тренировочных и соревновательных заездов увеличивается кислотность мочи в связи с повышением в ней концентрации молочной кислоты. Это отражает накопление молочной кислоты в крови, что свидетельствует о значительном *кислородном долге*.

После напряженных соревновательных заездов у гребцов нередко появляется *белок в моче* (до 9‰).

Вес тела. После соревнований в гребле на 1500—2000 м вес тела гребца оказывается уменьшенным на 200—250 г. После 25 км потери веса составляют в среднем около 2 кг.

§ 7. Плавание

Плавание является *динамической циклической работой*. При плавании на 100 и 200 м работа относится к *субмаксимальной интенсивности*, на 400, 1500 м — к *большой интенсивности*, на более длинные дистанции — к *умеренной интенсивности*.

Скорость передвижения пловца, а следовательно, и интенсивность его работы при плавании способами брасс, баттерфляй, кроль на спине и другими несколько меньше, чем при плавании кролем на груди.

Плавание осуществляется в водной среде, *плотность и теплопроводность* которой значительно отличаются от плотности и теплопроводности воздуха. Кроме того, плавание характеризуется *горизонтальным положением тела пловца и уменьшением его веса при погружении в воду*. Горизонтальное положение тела пловца не требует такого напряжения мышц, которое необходимо, например, для поддержания положения тела стоя на суше.

Пребывание пловца в воде вызывает уменьшение веса тела, равное весу вытесненной воды. Тело человека весит в воде всего *около 2—3 кг*. Поэтому пловцу почти не надо производить статической работы для удержания положения тела, что позволяет ему лучше расслаблять мышцы и выполнять в течение длительного времени такие движения конечностями, которые на суше очень утомительны.

Тело пловца, погруженное в воду, испытывает *гидравлическое давление*, повышающееся примерно на 1 г на 1 см^2 поверхности тела с увеличением погружения на 1 см. На глубине 10 см это давление равно 10 г на 1 см^2 тела, на глубине 25 см—25 г и т. д. Во время плавания должно быть преодолено *сопротивление воды*, которое возрастает по мере повышения скорости плавания. Уста-

новлено, что тело человека при плавании на груди со скоростью от 0,8 до 1,8 м/сек испытывает сопротивление воды от 2,3 до 13,3 кг. При плавании на 400 м с временем 5 мин. тело пловца испытывает сопротивление, равное 4,1 кг, при плавании же на 100 м за 58,8 сек. это сопротивление возрастает до 11,5 кг.

Плавучесть тела зависит от его *удельного веса,* который уменьшается при вдохе и увеличивается при выдохе. Удельный вес тела при обычном вдохе колеблется от 0,967 до 0,989, при полном выдохе — от 1,03 до 1,057.

Центральная нервная система и анализаторы. При движении человека в необычной среде несколько затрудняется формирование динамических стереотипов, лежащих в основе двигательных навыков. Большое значение для двигательной деятельности пловца имеют подвижность и уравновешенность его нервных процессов.

У пловцов в процессе тренировки формируется особое комплексное восприятие различных раздражителей, обычно называемое *«чувством воды».* Это восприятие обусловлено ощущениями, возникающими при раздражении тактильного, температурного, проприоцептивного и вестибулярного рецепторов. При наличии «чувства воды» пловцы хорошо анализируют малейшие изменения в величине сопротивления воды, ее давления и температуры. Эти ощущения помогают уточнению пловцом своих движений.

Систематическая тренировка в плавании различными способами повышает устойчивость вестибулярного анализатора, раздражаемого при поворотах головы во время вдоха и выдоха. Кроме того, в связи с тем, что температура воды всегда ниже температуры тела, на вестибулярный аппарат воздействуют и температурные раздражители. При недостаточной устойчивости вестибулярного анализатора длительное воздействие ускорений и холодной воды может вызывать ряд вегетативных реакций, головокружение и потерю равновесия. Попадание холодной воды в наружный слуховой проход, особенно при нарушении целости барабанной перепонки, настолько сильно раздражает вестибулярный аппарат, что нередко является причиной несчастных случаев.

Двигательный аппарат. В процессе тренировки у пловцов значительно развивается сила мышц. По сравнению с легкоатлетами-бегунами у пловцов сила мышц рук возрастает в большей степени. В результате отношение суммарной силы мышц рук к силе мышц ног, равное у легкоатлетов в среднем 1 : 3, у пловцов составляет 1 : 2 (Г. И. Черняев).

Расход энергии. При плавании расходуется относительно много энергии на дополнительные мышечные усилия, затрачиваемые на преодоление сопротивления воды. Пребывание в воде без движений сопровождается вследствие повышенной теплоотдачи повышением обмена веществ. Например, при неподвижном пребывании в воде 12°С в течение 4 мин. расходуется 100 ккал тепла,

т. е. столько же, сколько в воздушной среде за 1 час. Спокойное стояние в воде 24—25° в течение 3—4 мин. увеличивает легочную вентиляцию почти вдвое и повышает обмен веществ на 50—75%.

При разной скорости и способах передвижения в воде отмечается различная величина энергетического расхода. Наибольшие затраты энергии бывают при проплывах дистанций кролем. При плавании способом брасс расход энергии несколько меньше.

Дыхание. При плавании дыхание происходит в необычных условиях. Давление воды на грудную клетку несколько затрудняет вдох. Поэтому *мощность вдоха* следует рассматривать как один из показателей тренированности, характеризующий функциональное состояние аппарата внешнего дыхания пловца. При выдохе, если он производится под водой, пловец также должен преодолевать сопротивление воды. В связи с затрудненными условиями дыхания у пловцов хорошо *развиты дыхательные мышцы* и увеличена подвижность грудной клетки. Среди спортсменов различных специальностей пловцы имеют наибольшую жизненную емкость легких (в среднем 4,5—5 л, а наиболее тренированные — 6—7 л и более).

Частота дыхания даже при очень быстром плавании равна 35—40 и более в 1 мин. *Легочная вентиляция* при этом достигает *90—100 л* и более в 1 мин., поглощение кислорода — *5—5,5 л*. Наибольшее увеличение газообмена отмечается при плавании кролем. *Максимальное потребление кислорода* у высоко квалифицированных пловцов в среднем возрастает с *4,5 л/мин* в начале подготовительного периода до *5—6 л/мин* в соревновательном.

Одним из показателей тренированности пловцов служит изменение напряжения углекислоты в альвеолярном воздухе. У тренированных пловцов это напряжение почти не изменяется на протяжении тренировочного урока, у нетренированных же пловцов оно резко повышается после проплывов коротких отрезков дистанции, особенно в конце тренировочного занятия.

Кровообращение. Спортивное плавание предъявляет большие требования к органам кровообращения. Однако при плавании имеются некоторые факторы, облегчающие деятельность сердца, например почти полное *отсутствие статического напряжения скелетных мышц* и их сокращения, сочетающиеся с глубоким дыханием.

У хорошо тренированных пловцов частота сердечных сокращений в покое равна *45—55 ударам* в 1 мин. Во время плавания после 15—20 сек. врабатывания частота пульса достигает 170—200 раз в 1 мин. На этом уровне, с незначительными волнообразными колебаниями, она остается до конца дистанции; отмечается лишь некоторое учащение на финише (А. Аруцев).

Изменение частоты сердцебиений и величины кровяного давления зависит от длины проплываемой дистанции, интенсивности работы и применяемого способа плавания.

Кровь. После проплывания 100—400 м резервная щелочность крови уменьшается на 45—50%, после преодоления 800—1500 м — на 15—20%.

Выделительные процессы. В связи с большой теплоотдачей путем теплопроведения деятельность потовых желез при плавании уменьшается и большая часть продуктов обмена веществ выводится через почки. Например, после заплывов концентрация молочной кислоты в моче увеличивается до 53—720 мг%. Нередко в моче пловцов обнаруживается *белок* (от 0,16 до 3—4‰). Изменение деятельности почек — одна из *специфических реакций организма при плавании.*

§ 8. Спортивные игры

Спортивные игры характеризуются нестандартными движениями. Изменения их структуры и интенсивности происходят во время игры непрерывно. Это обусловлено деятельностью партнеров и противников и особенностями обстановки на поле в каждый отдельный момент игры.

При спортивных играх выполняется и *скоростно-силовая работа* (удары по мячу в футболе, борьба за шайбу в хоккее, при вырывании мяча в баскетболе и т. п.).

Статические напряжения в спортивной игре встречаются редко; они кратковременны и выражены нерезко.

Спортивные игры способствуют развитию быстроты, силы и специальной выносливости в работе с переменной интенсивностью.

Разные спортивные игры (футбол, хоккей, баскетбол, волейбол и др.) имеют *различную продолжительность,* проводятся на площадках *разных размеров,* по различным правилам, при наличии разного числа игроков в командах. Все это обусловливает разную степень физиологических сдвигов, возникающих при игре, и различную длительность их восстановления. При этом чем больший удельный вес имеет в игре бег и чем выше его скорость, тем относительно резче выражены сдвиги в состоянии соматических и вегетативных функций.

При футболе в связи с большими размерами поля быстрый бег имеет важнейшее значение для результативности игры. Скоростной бег при этом осуществляется лишь с небольшими интервалами, что требует развития *анаэробной* производительности. Наряду с этим футболисту необходима и высокая *аэробная* производительность: на протяжении игры ему приходится пробегать в общей сложности до 5—8 км.

При играх в баскетбол и хоккей с шайбой, проводимых на небольших полях, бег также имеет большое значение. Однако здесь он проводится на меньших отрезках пути и с более частыми остановками.

Одна и та же игра в каждом отдельном случае может вызывать вегетативные реакции различной степени. Это зависит от темпа игры, соотношения сил между командами, тренированности игроков и их квалификации. Например, при игре в волейбол у начинающих возникают очень небольшие изменения вегетативных функций. У мастеров же спорта эта игра может вызывать значительные реакции со стороны органов дыхания и кровообращения.

Центральная нервная система и двигательный аппарат. Технические приемы в различных спортивных играх весьма разнообразны и в большинстве случаев очень сложны по координации. Сложность игровой деятельности увеличивается еще в связи с тем, что специальные движения игроков (ведение и передача мяча, удар по воротам, броски в корзину и т. п.) часто выполняются во время бега и прыжков и обусловлены быстрым перемещением мяча в условиях непрерывной борьбы за него. Чем больше закреплены и автоматизированы двигательные навыки у игроков, тем свободнее они выполняют различные технические приемы. У квалифицированных игроков стереотипно и автоматизированно производятся не только технические, но и некоторые элементарные тактические приемы, что необходимо для решения более сложных тактических задач в процессе игры.

Игрок должен не только в совершенстве владеть теми или иными приемами, но и уметь применять их в самых разнообразных условиях игры. При этом чем быстрее и в большем соответствии с конкретной обстановкой осуществляются ранее сформированные двигательные навыки, тем успешнее протекает игровая деятельность. Однако нередко в процессе игры возникает необходимость срочного изменения привычных движений. Это может осуществляться путем перестройки координационных отношений, в результате чего у игрока формируются новые двигательные навыки. При игровой деятельности, таким образом, имеет значение не только стереотипная деятельность нервных центров, но и *«творческая», обеспечивающая создание новых форм движений.*

В связи с большой быстротой выполнения движений, частой смены их форм и направлений, а также частым изменением интенсивности мышечной деятельности спортивные игры предъявляют большие требования к центральной нервной системе и двигательному аппарату. В процессе тренировки у игроков увеличиваются сила и подвижность нервных процессов, возбудимость и лабильность всей системы, осуществляющей движение.

Электромиографическими исследованиями обнаружена более совершенная координация движений у квалифицированных игроков. Например, у баскетболистов — мастеров спорта при передачах мяча и бросках его в кольцо относительно небольшие по частоте и амплитуде электрические потенциалы мышц сконцентрированы во времени, т. е. возникают непосредственно при дви-

жениях. Лишь в более сложных условиях эксперимента, например при наличии третьего игрока (выполняющего роль защитника), электрическая активность мышц отмечается у них еще до получения мяча. У неквалифицированных баскетболистов электрические потенциалы мышц не сконцентрированы во времени. Они возникают задолго до получения мяча и нередко даже при обманных движениях партнера. Последнее объясняется отсутствием необходимых дифференцировок.

Анализаторы. Аналитико-синтетическая деятельность центральной нервной системы обеспечивает соответствие движений изменяющимся условиям игры, при которой на спортсменов действует множество разнообразных раздражителей. При этом чем точнее воспринимаются все детали обстановки на поле и чем быстрее и точнее осуществляются реакции на эти раздражители, тем успешнее протекает игровая деятельность. Быстрая ориентировка игрока на поле при прочих равных условиях зависит от деятельности органов чувств и подвижности нервных процессов. Повышение требований к анализаторам в процессе игровой деятельности способствует их значительному разностороннему совершенствованию.

При занятиях спортивными играми большое значение имеют *зрительный анализатор, двигательный* и *слуховой*. Ведущую роль выполняет зрительный анализатор. Зрительные восприятия в основном определяют все поведение игрока на поле и его действия.

Спортивные игры ведут к *совершенствованию функций зрительного анализатора*. Поле зрения у игроков несколько увеличено, что объясняется повышением возбудимости периферических элементов сетчатки. В большей степени оно увеличено на цветные, главным образом зеленые, объекты. Расширение поля зрения способствует лучшей ориентировке игрока на поле. После участия в спортивных играх, если мышечная деятельность при этом не была очень утомительной, поле зрения становится больше. Например, тренировочные игры в баскетбол сопровождались увеличением поля зрения на белый объект в среднем на 9%, на зеленый — на 52% (табл. 43).

У квалифицированных игроков поле зрения становится больше уже после разминки, что, по-видимому, происходит условнорефлекторным путем. После же длительных тренировочных и соревновательных игр изменение величины поля обусловлено сложнорефлекторными и гуморальными механизмами.

Функции центра и периферии сетчатки при спортивных играх имеют *одинаково большое значение*. Периферические элементы сетчатки (палочки) обеспечивают ориентировку на поле. Деятельность же ее центральных элементов (колбочки) имеет значение для нанесения точных ударов по мячу, точных передач, точных бросков мяча в кольцо и т. п.

Таблица 43

Изменение величины поля зрения после тренировки у баскетболистов различных команд (в градусах по двум меридианам) (по В. В. Васильевой и Е. П. Макуни)

Группы спортсменов	Поле зрения на белый объект			Поле зрения на зеленый объект		
	средняя величина		% увеличения	средняя величина		% увеличения
	до игры	после игры		до игры	после игры	
Мужчины						
Мастера спорта	150	165	10,0	62	97	56,5
I и II разряды	148	162	9,5	80	112	40,0
Юноши	151	167	10,6	84	120	43,0
Женщины						
Мастера спорта	156	167	7,0	61	99	62,0
I и II разряды	151	166	10,0	71	116	63,5

Пространственное (глубинное) *зрение* играет большую роль во время игровой деятельности. Порог различения при пространственном восприятии предметов, как правило, ниже у лиц, занимающихся спортивными играми, по сравнению со спортсменами других специализаций. Наиболее высок этот показатель у теннисистов, что объясняется особенностями этой игры (небольшой размер мяча, сравнительно более быстрые его перемещения, необходимость более точного определения расстояний между мячом и игроком). Игроки, имеющие пониженное пространственное зрение, как правило, не могут достичь высоких спортивных результатов.

Глазодвигательный аппарат совершенствуется под влиянием тренировки в спортивных играх. Среди игроков ортофория (т. е. наиболее благоприятное состояние мышечного аппарата глаз) наблюдается значительно чаще, чем у лиц, не занимающихся спортивными играми. Это явление имеет место как при установке глаза на расстояние 25 см, так и, в большей степени, при установке его на 5 м. У взрослых людей, не занимающихся спортивными играми, ортофория при установке глаза на 5 м отмечается лишь в 40% случаев. В остальных 60% случаев мышечный баланс глаза нарушен (гетерофория). У квалифицированных же игроков в зависимости от их специализации ортофория бывает в 50—78% случаев (табл. 44).

Таблица 44

Состояние глазодвигательного аппарата у квалифицированных спортсменов при установке глаза на 5 м (в % к числу обследованных)

Специализация спортсменов	Ортофория	Гетерофория		Специализация спортсменов	Ортофория	Гетерофория	
		до 1	до 3			до 1	до 3
Волейбол	78	22	—	Футбол	58	27	15
Теннис	72	20	8	Баскетбол	50	25	25

Соревновательные и тренировочные игры ведут к временному нарушению мышечного баланса глаз. Наиболее резкие сдвиги наблюдаются у менее квалифицированных спортсменов, в состоянии покоя имеющих гетерофорию.

При спортивных играх в связи с быстрыми перемещениями спортсменов, мгновенными остановками, резкими поворотами и прыжками происходит непрерывное *раздражение вестибулярного аппарата.* При недостаточной его устойчивости это может вести к нарушению точности передач и бросков мяча и ударов по нему. Поэтому высокая устойчивость вестибулярного аппарата необходима для успешной деятельности игрока. Однако занятия лишь спортивными играми мало влияют на состояние вестибулярного аппарата, в связи с чем в тренировке необходимо применять специальные упражнения, повышающие его устойчивость.

Двигательный анализатор имеет большое значение в игровой деятельности. От его функционального состояния зависит точ-

Таблица 45

Отклонения движений (в % к числу обследованных лиц) в лучезапястном суставе от заданной амплитуды у баскетболистов разной квалификации (по В. И. Петкусу)

Квалификация баскетболистов	Отклонение (см)				
	1	2	3	4	5
Квалифицированные	50	30	15	5	—
Неквалифицированные	10	20	40	40	10

Примечание. При пробе производится поворот мяча, который закреплен на штативе. Выполняемое движение имитирует движение баскетболиста при передачах и бросках мяча в кольцо двумя руками от груди.

ность движений. В процессе игровой тренировки чувствительность двигательного анализатора повышается (табл. 45).

Расход энергии. В табл. 46 приведены ориентировочные

данные о расходе энергии при спортивных играх. В действительности энергетические траты могут быть большими или меньшими в зависимости от особенностей игры, квалификации спортсменов и степени их тренированности.

Таблица 46

Расход энергии при различных спортивных играх (по В. С. Фарфелю)

	Футбол	Баскет бол	Хоккей с мячом	Волейбол	Теннис
	в течение всей игры			за 1 мин. игры	
Расход энергии (ккал)	1500	900	1200	10	15

Дыхание. Жизненная емкость легких у занимающихся спортивными играми увеличена, что объясняется значительными требованиями к дыхательному аппарату во время игры. У квалифицированных футболистов и баскетболистов она составляет в среднем около 5 л. После напряженных соревновательных игр жизненная емкость уменьшается в среднем на 0,1—0,3 л.

Кровообращение. В состоянии покоя у квалифицированных баскетболистов и футболистов нередко наблюдается *брадикардия*. Частота сердцебиений при этом равна 48—54 ударам в 1 мин.

На тренировочных и соревновательных играх частота сердцебиений у баскетболистов, футболистов и хоккеистов может достигать *180—190* и более ударов в 1мин.

На тренировочных занятиях у теннисистов при играх у стены частота сердцебиений составляет в среднем 160—180 ударов в 1 мин. При игре с преподавателем она возрастает до 190—195 ударов, при игре с партнером равной силы снижается до 132—155 ударов (Д. М. Читашвили).

Размеры сердца у футболистов часто увеличены. Гипертрофия левого желудочка отмечается у них в 70% случаев, обоих желудочков — в 21% (С. П. Летунов).

Кровь. В связи с тренировочными и соревновательными играми увеличивается содержание *гемоглобина* в крови. Миогенный лейкоцитоз при этом проявляется в виде *нейтрофильной фазы*. Концентрация глюкозы в крови повышается до 0,13—0,16%.

Выделительные функции. В связи с усилением деятельности потовых желез во время игры происходит уменьшение диуреза и увеличение удельного веса мочи. После игр в моче возрастает концентрация молочной, мочевой и других кислот и иногда появляется *белок*. По данным некоторых авторов, после

игры в футбол белок в моче находят у 96,6% спортсменов, после игры в баскетбол — у 86,8%. Количество белка в моче в этих случаях иногда достигает 6,6‰. Повышение концентрации глюкозы в крови нередко ведет к появлению ее в моче.

Вес тела. Тренировочные и соревновательные игры сопровождаются уменьшением *веса тела*. В зависимости от интенсивности игры и метеорологических условий вес может снижаться до 2—3 кг. Футболисты теряют в весе в среднем около 2 кг, теннисисты — до 2—3 кг, волейболисты — до 1,5 кг.

§ 9. Бокс

Бокс является одним из видов единоборства и характеризуется *динамической работой переменной интенсивности*. При нанесении ударов выполняется *скоростно-силовая работа*.

Движения боксера *ациклични* и в большой мере зависят от действий противника. Они направлены на нанесение ударов или на защиту против его ударов.

В соревнованиях по боксу проводится три трехминутных раунда с одноминутными перерывами между ними. Этот кратковременный отдых не обеспечивает полностью восстановления функций организма, но все же дает возможность продолжать бой с большой интенсивностью.

Мышечная деятельность боксера может быть очень напряженной. При этом предъявляются повышенные требования ко всем системам организма. Тренировка боксера способствует развитию силы, быстроты и специальной выносливости.

Центральная нервная система. Разнообразные двигательные навыки боксера применяются во время боя в разной последовательности, что требует высокой подвижности нервных процессов. Преимущественно скоростная работа ведет к увеличению возбудимости нервных центров, силовая работа,— наоборот, к понижению (А. А. Коробова).

Анализаторы. При ведении боя особенно велико значение информации, поступающей от рецепторов двигательного аппарата и глаза. Для сохранения равновесия и точности движений необходима *высокая устойчивость вестибулярного аппарата*. Тренировка боксера способствует совершенствованию двигательного и вестибулярного анализаторов.

Болевая и тактильная чувствительность участков кожи, которые подвергаются ударам, у тренированных боксеров понижена. После прекращения систематических тренировок она постепенно восстанавливается.

Двигательный аппарат. При занятиях боксом происходят биохимические, морфологические и функциональные изменения скелетных мышц, способствующие развитию силы и быстроты сокращений.

Расход энергии. У боксера расход энергии зависит от интенсивности его мышечной деятельности и может достигать больших величин. В отдельные моменты боя он составляет 15—25 ккал в 1 мин. В среднем же за три раунда боя боксеры расходуют около 200 ккал.

Дыхание. Повышенные требования при боксе к дыханию способствуют *развитию дыхательных мышц.* Поэтому *жизненная емкость легких у боксеров большая* — в среднем 4500 мл. После участия в соревнованиях она временно уменьшается на 100—300 мл.

Боксеры-новички часто задерживают дыхание как при ведении боя, так и на тренировочных занятиях, например при упражнениях с мешком. Длительная задержка дыхания уменьшает поглощение кислорода и вызывает увеличение кислородного долга. Квалифицированные боксеры сохраняют ритмичное глубокое дыхание на протяжении всего боя. Только в момент нанесения удара они производят кратковременную задержку дыхания на выдохе.

Легочная вентиляция у боксера составляет *80—100 л.* Поглощение кислорода при ведении боя может равняться *4—5 л/мин.* Однако кислородная потребность при этом полностью не удовлетворяется и работа боксера характеризуется значительным *кислородным долгом.*

Кровообращение. В состоянии покоя у боксеров отмечается нерезко выраженная брадикардия. Во время боя частота сердцебиений у спортсменов может достигать *200 и более ударов в 1 мин.*

Кровь. Эмоциональное возбуждение, возникающее перед любым боем и, особенно в условиях соревнований, вызывает значительные сдвиги в функциональном состоянии всех систем организма. В частности, это проявляется в изменении состава крови. Уже в предстартовом периоде у боксера увеличивается содержание *глюкозы* в крови до 0,16—0,19% и более.

У многих боксеров еще за 6—12 час. до соревнований *снижается число эозинофилов.* Участие в боях ведет к дальнейшему их уменьшению, что свидетельствует о значительном напряжении всех функций организма. Параллельно с уменьшением содержания эозинофилов возрастает количество других форм лейкоцитов в крови, возникает нейтрофильная фаза миогенного лейкоцитоза.

После боев у боксера уровень молочной кислоты в крови оказывается повышенным, щелочные резервы уменьшенными.

Выделительные функции. Уменьшение диуреза после участия в соревнованиях сопровождается увеличением удельного веса мочи. Кислотность ее повышена. В моче возрастает содержание различных недоокисленных продуктов. Например, концентрация жирных кислот в ней после соревнований увеличивается с 1,83 до 13,18%. Содержание хлоридов в моче боксера в связи с обильным потоотделением уменьшается.

Гипергликемия на старте часто ведет к *появлению глюкозы в моче*. После соревнований у боксеров нередко находят белок в моче (до 0,6—1,2‰).

Вес тела. После участия в соревнованиях вес тела у боксеров уменьшается на 2 кг и более.

Восстановительные процессы после соревновательных боев в связи с сильным эмоциональным возбуждением протекают у боксеров несколько медленнее, чем после тренировочных нагрузок. О преобладании возбудительных процессов свидетельствует нарушение ночного сна после соревнований.

Нокдаун и нокаут. При получении ударов в нижнюю челюсть, переносицу, область висков и сонных артерий, правое и левое подреберья и область солнечного сплетения у боксера могут возникать нокдаун и нокаут, сопровождающиеся временным нарушением сознания, потерей равновесия тела и возникновением состояния, при котором спортсмен не может продолжать бой.

Нокдаун продолжается несколько секунд. Нокаут длится более продолжительное время, Если в течение 10 сек. после получения удара боксер не в состоянии возобновить бой, то он считается нокаутированным и ему засчитывают поражение.

Наиболее тяжелый вид нокаута возникает при ударе в область солнечного сплетения. Он сопровождается резкой болью, временной остановкой дыхания, замедлением деятельности сердца, падением артериального давления и потерей сознания. Возникновение нокаута при ударе в эту область имеет рефлекторный механизм. Происходящее при этом ударе раздражение окончаний чревного нерва изменяет состояние сосудодвигательного центра, что вызывает явления шока, характеризующиеся, в частности, торможением деятельности сердца.

Нокауты при ударах в голову обусловлены сотрясением мозга, при ударах в нижнюю челюсть — сотрясением отолитового аппарата. Эти удары несколько менее болезненны, чем удары по животу, но действие их на боксера может быть весьма неблагоприятным. *Влияние нокаута* на организм зависит от ряда обстоятельств. Среди них большое значение имеют область, в которую нанесен удар, уровень тренированности боксера, его индивидуальная реакция на нокаут, степень утомления, количество ударов, полученных на протяжении боя, и др.

Повторные нокауты могут вызывать *тяжелые функциональные расстройства нервной системы*. В связи с этим нокаутированные боксеры не допускаются к соревнованиям в течение строго определенного времени.

§ 10. Тяжелая атлетика

Работа тяжелоатлета имеет *динамический силовой характер. Статические напряжения* выполняются лишь при удержании штанги на груди и при фиксации веса.

При подъеме штанги жимом мышечное усилие возрастает сравнительно медленно, плавно (собственно силовая работа), а при толчках и рывках штанги мышцы сокращаются с очень большой быстротой (скоростно-силовая работа).

Тяжелая атлетика главным образом развивает силу скелетных мышц и адаптирует органы дыхания и кровообращения к силовой работе. Тренировка штангиста ведет к развитию не только силы, но и быстроты, и силовой выносливости.

Подъемы штанги производятся путем жима, рывка и толчка. Все эти движения кратковременны (в среднем от 6 до 12 сек.) и сложны по координации.

Большой вес тела и лучшее развитие силы позволяют штангистам тяжелого веса поднимать бóльшие грузы по сравнению со спортсменами легких весовых категорий. Но их относительная сила, высчитанная на 1 кг веса тела, часто оказывается меньшей, чем у спортсменов легкого веса. Это объясняется тем, что сила мышц зависит не только от их морфологического развития, но и от иннервационных особенностей.

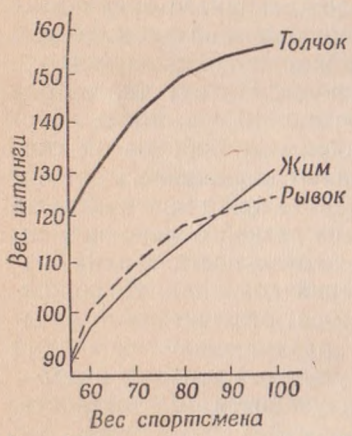


Рис. 125. Вес (кг) поднимаемой штанги при толчке, жиме и рывке спортсменами различных весовых категорий (по В. С. Фарфелю)

Штангисты всех весовых категорий поднимают наибольший вес при выполнении толчка. При выполнении жима и рывка поднимаемый вес меньше (рис. 125).

На протяжении тренировочного занятия и соревнований тяжелоатлеты многократно повторяют подъемы штанги. Поэтому суммарный объем работы у штангистов очень большой.

Работа со штангой используется не только при тренировке штангиста, но и с целью общей физической подготовки в других видах спорта. Экспериментальная тренировка показала, что наиболее эффективно сила развивается при работе с большим весом (75—90% максимального). Выносливость же к силовой работе возрастает больше при использовании меньших тренировочных грузов. Таким образом, в каждом отдельном случае в зависимости от задач, поставленных при работе со штангой, следует использовать различный вес.

Двигательный аппарат. Штангисты имеют мощно развитые мышцы туловища, верхних и нижних конечностей. На протяжении тренировки штангистов сила их мышц значительно возрастает. Например, у лучших штангистов Советского Союза

средний прирост силы составляет 40—60% исходной величины (рис. 126).

Развитие силы в процессе тренировки у начинающих спортсменов происходит более эффективно, чем у квалифицированных штангистов.

Увеличение силы мышц обусловлено не только местными, морфологическими и функциональными изменениями, но и главным образом совершенствованием деятельности иннервирующих их нервных центров. В процессе тренировки штангиста происходят значительные изменения в характере стимулирования скелет-

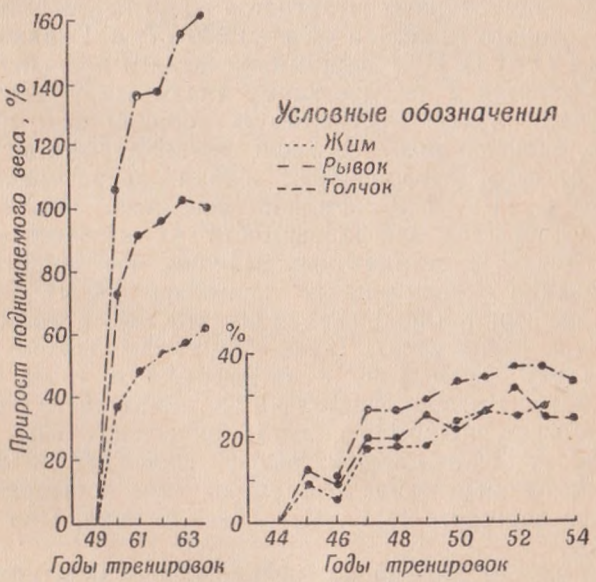


Рис. 126. Прирост поднимаемого веса у перворазрядника К. Ф. (слева) и у рекордсмена мира Ю. Д. (справа) по годам тренировки

ных мышц со стороны нервной системы. Это выражается в уменьшении частоты и амплитуды токов действия при развитии мышцами одной и той же степени напряжения.

Вовлечение в работу максимального количества двигательных функциональных единиц мышцы и синхронизация их деятельности также способствуют увеличению силы их сокращений.

Возбудимость и лабильность скелетных мышц штангистов, по данным А. Н. Воробьева, выше, чем у лиц, не занимающихся спортом.

Твердость мышц в состоянии покоя и при произвольном их напряжении у штангистов по сравнению со спортсменами других специализаций больше. Способность же мышц к произвольному расслаблению несколько понижена.

Гипертрофия скелетных мышц часто сопровождается у штангистов увеличением веса тела (иногда на 15—30 кг). Это происходит в основном в результате увеличения «тощей» массы тела, а не жировой ткани. «Тощая» масса увеличивается за счет нарастания веса костей, суставно-связочного аппарата и главным образом вследствие развития скелетной мускулатуры.

Удельный вес тела тренированных штангистов увеличен. С повышением весовой категории он несколько понижается. Например, у квалифицированных штангистов полутяжелого веса он равен 1,039, у второго тяжелого веса— 1,030 (Т. А. Енилина).

Анализаторы. При поднимании штанги большие требования предъявляются к двигательному анализатору, деятельность которого обеспечивает необходимую координацию движений. Кроме того, большое значение имеет вестибулярный анализатор. Импульсы от него обусловливают сохранение равновесия тела.

Расход энергии. В состоянии основного обмена расход энергии у штангистов вне зависимости от весовых категорий составляет 86—96% стандартных величин, что свидетельствует об экономизации окислительных процессов (А. Н. Воробьев).

Расход энергии при поднимании штанги, высчитанный на единицу времени, очень велик. Если, например, спортсмен поднял рывком штангу весом 100 кг на высоту 2 м, то он совершил 200 кгм работы, что приблизительно соответствует 0,5 ккал. Поскольку штангист, поднимая штангу, производит еще дополнительную работу (подготовка к рывку, фиксация и опускание штанги), расход энергии при этом упражнении достигает в целом 2,5 ккал, при пересчете на 1 сек.— 0,5—0,75 ккал, а на 1 мин.— 30—40 ккал.

Суммарный расход энергии на тренировочных занятиях у штангистов составляет около 300—500 ккал за 1 час работы.

При выполнении разных упражнений со штангой, вес которой равен 75—80% от максимального для данного спортсмена, расходуется от 48 до 147 ккал/кг. Наибольшие затраты энергии отмечены при выполнении жима лежа и жима со стоек.

Дыхание. Поднимание штанги, как правило, производят при задержке дыхания и натуживании, что способствует выполнению силовой работы. Происходящее при этом повышение внутригрудного давления рефлекторно увеличивает силу сокращения мышц. Особенности дыхания при подъемах штанги зависят от квалификации спортсмена, веса штанги и способа ее подъема. При жиме и толчке двумя руками штангисты средней квалификации производят как бы две задержки дыхания: первую — при подъеме штанги на грудь, вторую — при жиме или толчке на

вытянутые руки и фиксации. Более квалифицированные спортсмены выполняют и жим и толчок (особенно при работе с предельным весом) при *непрерывной задержке дыхания,* без дополнительного вдоха и выдоха при положении штанги на груди. Рывок выполняется всеми штангистами всегда при задержке дыхания, которая продолжается от начала движения до начала опускания штанги, а у мастеров спорта — до конца упражнения (И. М. Серопегин).

Легочная вентиляция и поглощение кислорода непосредственно при подъемах штанги невелики и зависят от ее веса, способа подъема, квалификации и степени тренированности спортсмена. Работа мышц при подъемах штанги происходит преимущественно в *анаэробных* условиях, в связи с чем *кислородный долг* может достигать *80—90% кислородного запроса.*

Кровообращение. В состоянии покоя *частота сердцебиений* у штангистов колеблется в пределах *60—70 ударов* в 1 мин. Лишь в отдельных случаях у них отмечается выраженная брадикардия, что является следствием общей физической подготовки.

Степень учащения сердцебиений при работе со штангой зависит от ее веса и тренированности испытуемых. Однократные подъемы штанги вызывают учащение сердцебиений до *120—155 ударов* (при пересчете на 1 мин.). Наибольшее учащение деятельности сердца происходит при повторной работе со штангой, вес которой близок к максимальному для данного спортсмена. В этих случаях частота сердцебиений достигает *160—190 ударов* (при пересчете на 1 мин.). При этом наибольшее учащение отмечается не в момент работы, *а на первых секундах после ее окончания.* Начиная с 10—11-й сек. восстановления частота сердцебиений быстро снижается. Однако на протяжении почти всего урока она остается на уровне, значительно превышающем исходный (В. Г. Пахомов).

После повторных подъемов штанги частота сердцебиений зависит и от интервалов отдыха между подъемами. При этом чем длиннее интервал между подходами, тем меньше учащение сердцебиений при повторной работе.

Систолический объем крови у штангистов в среднем равен *93 мл, минутный объем крови — 7,4 л,* коронарный кровоток — около 611 мл. После повторных выжиманий штанги, вес которой равен 80% от максимального для каждого спортсмена, *систолический объем крови* увеличивается в среднем до *130 мл, минутный объем крови до 13 л,* коронарный кровоток — до *1160 мл.* В отдельных случаях минутный объем крови может возрастать до 15,6 л, коронарный кровоток — до 2600 мл (И. В. Даманскас).

Систолическое давление после подъемов штанги оказывается увеличенным до *150—180 мм рт. ст., диастолическое давление* чаще повышено *на 5—10 мм.*

Специфика воздействия тяжелой атлетики на органы крово-

обращения обусловлена главным образом *возникновением натуживания* при поднимании штанги. Натуживание является весьма важным компонентом в двигательной деятельности штангиста, так как в этот момент рефлекторно возрастает сила скелетных мышц. Однако у лиц, малоподготовленных к силовой работе, натуживание может оказать неблагоприятное воздействие на деятельность сердца.

При натуживании *повышается внутригрудное давление* и в связи с этим уменьшается венозный приток к сердцу. Периферические вены при этом переполняются кровью. Из легочных капилляров кровь выдавливается, поступает в левую половину сердца и быстро изгоняется оттуда. Наполнение сердца при натуживании уменьшается, артриальное давление падает, пульс учащается, наполнение его уменьшается. После окончания натуживания обычно производится форсированный выдох, после чего внутригрудное давление снижается. Колебания внутригрудного давления при натуживании и после его окончания затрудняют деятельность сердца.

В процессе тренировки к силовой работе сердечно-сосудистая система *адаптируется к деятельности в затрудненных условиях при натуживании.* Поэтому у квалифицированных штангистов натуживание не вызывает такого резкого перераспределения крови в артериях и венах, как у нетренированных к силовой работе. В момент натуживания у тренированных штангистов деятельность сердца усиливается, что обеспечивает не только сохранение, но и повышение артериального давления.

Натуживание при силовой работе, создавая определенные трудности в деятельности сердца, способствует *гипертрофии сердечной мышцы.* Поэтому у квалифицированных штангистов размеры сердца часто увеличены.

Кровь. После тренировочных занятий и соревнований у штангистов концентрация молочной кислоты в крови несколько повышена. Наблюдается также увеличение числа лейкоцитов (нейтрофильная фаза миогенного лейкоцитоза).

Выделительные функции. После участия в соревнованиях и тяжелых тренировочных нагрузок у штангистов повышается в моче концентрация молочной и фосфорной кислот.

§ 11. Борьба

Различные виды борьбы (вольная, классическая, самбо и др.) характеризуются нестандартными *ациклическими движениями переменной интенсивности* и различной длительности. *Собственно-силовая* и *скоростно-силовая* работа чередуется при этом со *статическими напряжениями.* В разных видах борьбы соотношение динамической и статической деятельности мышц может быть различным.

Тренировка борца обеспечивает формирование у него разнообразных, весьма специфичных двигательных навыков и развитие силы, быстроты, ловкости и специальной выносливости.

Центральная нервная система. Двигательная деятельность борца очень разнообразна по характеру усилий. Это предъявляет большие требования к подвижности нервных процессов. Проявление силы требует значительного концентрирования возбудительного процесса в соответствующих двигательных центрах.

Анализаторы. Для успешной двигательной деятельности борца необходимо развитие проприоцептивной чувствительности. У квалифицированных борцов она очень высока почти во всех звеньях тела. Зрительная информация при работе борца не имеет большого значения, поэтому поле зрения у борцов меньше, чем у представителей других видов спорта.

Двигательный аппарат. Мышцы борца хорошо развиты и адаптированы к работе преимущественно в анаэробных условиях. Возбудимость мышц повышена.

Расход энергии. При борьбе расход энергии очень большой. За 1 мин. при схватках он достигает в среднем 10—12 ккал и более.

Дыхание. Во время борьбы частота дыханий увеличивается до 40—50 раз в 1 мин. Ритм дыхания на протяжении схватки непостоянен. В моменты статических напряжений происходит *задержка дыхания*. После их окончания дыхание учащается.

Квалифицированные борцы могут произвольно регулировать дыхание. У них задержки дыхания кратковременны и феномен Линдгардта проявляется в меньшей степени, чем у нетренированных борцов.

Кислородная потребность при борьбе может быть различной. Ее величина зависит от интенсивности работы. В связи с наличием статических напряжений во время схватки образуется *кислородный долг*, который может достигать значительных величин.

Кровообращение. В состоянии покоя частота сердцебиений у борцов равна в среднем *60—65 ударам в 1 мин.* После схваток в зависимости от их длительности и интенсивности частота сердцебиений оказывается увеличенной до *170—200 ударов в 1 мин. Артериальное давление* при этом повышено до *160—180 мм рт. ст.* Борьба характеризуется повторными и относительно длительными *натуживаниями*. Это повышает требования к деятельности сердца и ведет к гипертрофии миокарда.

Кровь. После тренировочных и соревновательных схваток отмечается увеличение в крови *эритроцитов* и *гемоглобина*. Количество *лейкоцитов* также увеличено (нейтрофильная фаза миогенного лейкоцитоза). Концентрация глюкозы в крови повышена. Увеличено и содержание *молочной кислоты* (до 130 мг% и больше).

Выделительные функции. Борьба характеризуется усиленной деятельностью потовых желез. При длительных схватках это ведет к большим потерям воды и соответственно веса тела (до 1 кг). В моче после напряженных схваток повышается концентрация *кислых продуктов* и нередко появляется *белок*.

§ 12. Искусственное снижение веса тела

Соревнования боксеров, штангистов и борцов проводятся по строго определенным *весовым категориям*. Поэтому спортсмены, специализирующиеся в этих видах спорта, должны следить за весом своего тела и в случае необходимости принимать меры для его снижения. Каждый из них должен знать свой *оптимальный вес*, который характерен для состояния его наивысшей тренированности. Для определения величины оптимального веса нужны длительные систематические наблюдения за его динамикой в процессе различных периодов тренировки и соревнований.

Определение так называемого «нормального» веса тела по формуле Брока: вес тела (кг) = рост (см) — 100 — и формуле Бушара: $\frac{\text{вес (кг)}}{\text{рост (см)}}$ и другим может служить лишь для *грубой ориентировки*. В каждом отдельном случае могут быть весьма существенные отклонения величины оптимального веса от так называемого «нормального», вычисляемого на основании роста, окружности груди и других антропометрических показателей.

В спортивной практике для снижения веса пользуются *ограничениями* в приеме пищи и питья, применением *специальных диет*, использованием *паровой бани, свето-тепловых ванн* и другими средствами. Применение диет с ограниченным содержанием углеводов и солей обеспечивает уменьшение веса на 2—3,5 кг в течение двух суток.

Пользование баней способствует быстрому и значительному снижению веса тела. Но при этом необходимо учитывать, что длительное (до 25—30 мин.) пребывание в парной (при температуре 50—60°), сочетаемое с ограничением приема жидкости, часто приводит к ухудшению самочувствия, к общей слабости, беспокойному сну, повышению возбудимости нервной системы, учащению пульса, повышению максимального кровяного давления. Все это ведет к *уменьшению работоспособности* спортсмена. Кратковременное пользование баней (10—15 мин.) не вызывает этих неблагоприятных явлений, но менее эффективно для сгонки веса.

Для искусственного снижения веса тела можно пользоваться также *воздушной баней*, вызывающей обильное потоотделение без каких-либо неприятных ощущений, и *горячим душем*. Кроме того, рекомендуют свето-тепловые ванны, которые не вызывают неблагоприятных изменений в организме и почти не снижают его

работоспособности. Повторное применение этих ванн с небольшими интервалами отдыха между ними обеспечивает снижение веса до 2 кг и более.

Физиологически наиболее *целесообразным* средством снижения веса тела является продолжительная *физическая работа* (чаще всего бег) в теплой одежде, вызывающая обильное потоотделение. Однако непосредственно перед соревнованиями снижение веса таким путем не может быть рекомендовано.

Следует учитывать, что большое снижение веса в короткие сроки вне зависимости от применяемых методов, как правило, ухудшает самочувствие спортсмена и ведет к *снижению его работоспособности*. У боксеров сгонка веса непосредственно перед соревнованиями может быть одной из причин нокаутов. Иногда даже хорошо подготовленные боксеры в связи со сгонкой веса теряют быстроту и специальную выносливость. В результате снижается эффект применяемых защит, что ведет к нокауту.

Для обеспечения наилучшей работоспособности на соревнованиях необходимо довести вес тела до оптимального еще в *предсоревновательном периоде*. В дальнейшем его следует поддерживать на этом уровне путем систематической тренировки и в случае надобности — путем некоторых ограничений в количестве пищи и питья.

§ 13. Альпинизм

Отличительной чертой альпинизма является пребывание человека в условиях высокогорного климата (высокогорные районы — от 3000 м и выше).

Основная особенность высокогорного климата — *уменьшение парциального давления кислорода* в атмосферном воздухе. Уже на высоте около 2500 м давление воздуха падает до $^2/_3$ нормального, при 5500 м — до $^1/_2$, а при 7500 м — до $^1/_3$, т. е. до 280 мм рт. ст. В последнем случае нормальное давление кислорода (pO_2) составляет всего лишь 50 мм (по сравнению с 159 мм на уровне моря).

Другие факторы высокогорного климата, например понижение *температуры*, низкая абсолютная *влажность*, интенсивная *солнечная радиация*, сильный ветер, не являются *специфическими*, так как встречаются и при нормальном атмосферном давлении. Своеобразное сочетание всех этих элементов вместе с основным фактором — пониженным атмосферным давлением — и характеризует собой *высокогорный климат*.

Снабжение тканей кислородом в условиях пониженного атмосферного давления. По мере снижения парциального давления кислорода в атмосферном воздухе оно уменьшается и в альвеолярном воздухе. В результате этого переход кислорода в кровь и связывание его гемоглоби-

ном ослабевают. Уже на высоте, равной 2810 м над уровнем моря, парциальное давление кислорода в легких падает до 62,4 мм рт. ст., на высоте же 6140 м этот показатель уменьшается до 38,0 мм (табл. 47). Такое низкое парциальное давление кислорода в легких ведет к его резкому снижению в артериальной крови. Переход кислорода из капилляров в ткани при этом уменьшается. Пониженное содержание кислорода в крови (гипоксемия) может, таким образом, привести к *кислородному голоданию тканей* (гипоксия).

Таблица 47

Парциальное давление кислорода и углекислоты в альвеолярном воздухе и крови человека на разных высотах (мм рт. ст.)

Показатели	На уровне моря	На высоте				
		2810 м	3660 м	4700 м	5430 м	6140 м
Альвеолярное pO_2	100,3	62,4	57,9	48,4	42,3	37,0
Артериальное pO_2	88,9	60,1	47,6	44,6	43,1	34,4
Альвеолярное pCO_2	41,1	33,9	29,5	27,1	27,7	22,0
Артериальное pCO_2	41,4	37,2	31,1	28,7	27,7	24,9
% HbO_2 в артериальной крови	95,5	91,0	84,5	79,8	76,2	65,6

При возникновении гипоксии в организме происходит целый ряд *компенсаторных реакций.*

Во-первых, пускается в ход дыхательный компенсаторный механизм — усиление вентиляции легких в ответ на уменьшение содержания кислорода в крови. При переходе от нормального атмосферного давления к пониженному, начиная с 2500 м над уровнем моря, носовое дыхание сменяется ротовым, дыхание учащается, глубина вдоха и легочная вентиляция увеличиваются. Усиление легочной вентиляции способствует поддержанию необходимого напряжения кислорода в альвеолах.

При гипервентиляции легких возрастает удаление из крови углекислого газа. Поскольку убыль углекислоты не сопровождается увеличенным ее образованием, то содержание ее в крови и альвеолярном воздухе значительно уменьшается по сравнению с нормой. Происходящее при этом повышение pH крови способствует образованию оксигемоглобина.

Вторым компенсаторным механизмом является повышение кислородной емкости крови. При уменьшении напряжения кислорода происходит рефлекторное выбрасывание крови из депо, особенно из селезенки. Эта кровь наиболее богата эритроцитами и гемоглобином.

Наконец, *третьим компенсаторным механизмом* является увеличение кровоснабжения органов тела. В связи с уменьшением

в крови напряжения кислорода рефлекторно происходит учащение сердцебиений и повышение минутного объема крови. Вместе с увеличением кровотока возрастает и доставка кислорода тканям.

Горная болезнь. Указанные компенсаторные механизмы часто не в состоянии предотвратить развитие гипоксии. В результате этого возникает так называемая горная болезнь, протекающая различно в зависимости от ряда условий (в основном от степени тренированности и быстроты перемещения на большие высоты).

При быстром подъеме альпинистов на значительные высоты в первые дни пребывания в горах возникает ряд нарушений в состоянии всех систем организма. В центральной нервной системе происходит усиление возбудительного процесса и ослабление тормозного; у спортсмена отмечаются нарушение сна, ухудшение общего самочувствия, что проявляется в виде более или менее резкой слабости, вялости, угнетенности настроения, нарушении координации движений.

Расстройство деятельности дыхательной системы выражается в возникновении одышки, в ощущениях недостатка воздуха, в приступах удушья по ночам. Изменения в состоянии сердечно-сосудистой системы вызывают головокружение, носовые кровотечения, шум в ушах, ощущение пульсации сосудов, появляются цианоз и бледность кожных и слизистых покровов.

Более резким проявлением горной болезни предшествуют изменения функционального состояния высшей нервной деятельности и органов чувств. Отмечаются снижение остроты зрения, нарушение мышечного баланса глаз, сужение поля зрения, ослабление аккомодации (предметы издали кажутся большими, чем на самом деле); нарушается восприятие цветности (зеленого и синего цветов); падает световая чувствительность. Ухудшается обоняние, вплоть до полного исчезновения восприятия запахов. Изменяется вкус, что сказывается на выборе пищи (у альпинистов, например, резко выражено стремление к кислому). Понижается тактильная чувствительность, повышается болевая.

У лиц, которые впервые поднимаются на большую высоту, явления горной болезни при быстром подъеме начинают отчетливо проявляться *на высоте 2500—3000 м над уровнем моря.* У людей, постоянно или длительно живущих на больших высотах (2500—4000 м), при переходе с данной высоты на бóльшие также нередко наступает горная болезнь.

Акклиматизация. Под акклиматизацией понимают приспособление к высокогорному климату, повышение стойкости организма по отношению к недостатку кислорода. Острые явления горной болезни при длительном пребывании на высотах постепенно ослабевают, улучшаются самочувствие и сон, уменьшается одышка, реже возникают ощущения недостатка воздуха и

головокружения, прекращаются головные боли и носовые кровотечения, улучшается деятельность органов чувств и центральной нервной системы, значительно возрастает работоспособность. Период акклиматизации длится от *нескольких дней* до *нескольких месяцев* и в большинстве случаев в основном заканчивается в первые два месяца пребывания на высоте.

Акклиматизация происходит благодаря: 1) *повышению доставки кислорода* к тканям и 2) *приспособлению тканей* к существованию при *пониженном содержании кислорода.* Первое достигается увеличением вентиляции легких, деятельности сердца и кислородной емкости крови. Кислородная емкость при акклиматизации возрастает вследствие увеличения количества эритроцитов и содержания в них гемоглобина (табл. 48). Изменение числа эритроцитов возникает в результате усиления деятельности красного костного мозга, где происходит их образование. Кислородная емкость крови повышается с 19—20 до 23—25%.

Таблица 48

Изменение количества эритроцитов и гемоглобина в зависимости от длительности пребывания на высотах

Высота над уровнем моря (м)	Колич. обследованных	Длительность пребывания на высоте	Колич. гемоглобина, по Сали	Колич. эритроцитов (млн.) в 1 мм³ крови
900	106	—	73,8	4,65
3630	44	1 год	87,8	5,53
3630	15	2 года	94,2	5,62
3630	15	3 года	101,7	5,78
3630	20	Местные жители	108,9	6,83

Физиологические механизмы тканевой акклиматизации изучены еще мало. Тканевая акклиматизация основана на повышении *эффективности действия окислительно-восстановительных ферментов.* Это способствует более высокой утилизации кислорода из протекающей по капиллярам крови. Существенно также то, что в тканях (особенно в клетках головного мозга) более интенсивными становятся *анаэробные процессы* обмена веществ, что позволяет организму успешно выполнять работу, несмотря на низкую оксигенацию крови. Кроме того, при тканевой акклиматизации отмечается повышение сопротивляемости (резистентности) тканей различным повреждающим воздействиям.

Изменения, возникшие в организме в процессе акклиматизации к высокогорному климату, после возвращения альпиниста в условия с нормальным атмосферным давлением *сохраняются в течение некоторого времени (до 1,5—2 месяцев).*

Особенности состояния организма при восхождении на высочайшие вершины. При подъеме

в медленном темпе на высоту 5000—6000 м каких-либо патологических отклонений не наблюдается.

Подъемы свыше 7000 м требуют от спортсмена максимального волевого напряжения и сопровождаются *резкими функциональными изменениями*, особенно со стороны сердечной и дыхательной систем. Само восхождение следует совершать медленно, так как ощущение недостатка воздуха и мышечная слабость могут наступить уже через несколько шагов. Например, альпинисты отмечали, что при подъеме в Гималаях с 8170 до 8380 м на один шаг приходилось 3—4 дыхания, а начиная с 8380 м — 7—8—10 дыханий; при подъеме с 8500 до 8572 м через каждые 20 м делались вынужденные остановки на 1—2 мин. для отдыха. За час подъема они преодолевали максимально 33 м. В этих условиях значительно облегчает подъем пользование *кислородным прибором* с подачей кислорода не менее 4 л в 1 мин.

Глава XVII. ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ МАССОВЫХ ФОРМ ФИЗИЧЕСКИХ УПРАЖНЕНИЙ

§ 1. Значение физических упражнений в условиях современной жизни

Развитие двигательных и вегетативных функций организма у детей и совершенствование и поддержание их на высоком уровне у взрослых, в том числе пожилых лиц, обязательно требует наличия двигательной активности. Это обусловлено всем эволюционным развитием человека, предки которого в животном мире могли существовать, добывать себе пищу, бороться с врагами и т. д. только при интенсивной мышечной деятельности.

Еще в недавнем прошлом жизнь человека проходила в условиях, когда производственный, сельскохозяйственный и промышленный труд, ведение домашнего хозяйства, различного рода передвижения и т. д. сопровождались у каждого человека значительными мышечными напряжениями. Этих напряжений, как правило, было достаточно для поддержания функций организма на соответствующем уровне. Но в настоящее время в результате развития науки и техники создались условия, при которых производственный труд (управление и наблюдение за механизмами, научная, конторская и административно-организационная работа и т. д.), ведение домашнего хозяйства, передвижения (механизированный транспорт, лифты и т. д.) уже не требуют сколько-либо значительных мышечных напряжений. Количество лиц, живущих в таких условиях, с каждым годом становится все больше и больше.

Недостаточность мышечных напряжений на производстве, в быту и при передвижениях *отрицательно влияет на физиологиче-*

ские функции. Об этом говорят как опыты на животных, так и наблюдения над людьми. Некоторые животные, поставленные в условия полного прекращения движений (акинезия) или резкого ограничения их (гипокинезия), через несколько дней или недель погибают, у других же наблюдается значительное ухудшение морфологической структуры тканей и функциональных свойств организма. Человек может жить при отсутствии движений, но это приводит к декальцинации, утончению компактного слоя и потере прочности костей, атрофии (перерождению) мышц, к ухудшению функциональных возможностей сердечно-сосудистой, дыхательной и других систем.

Производственная, бытовая и транспортная гипокинезия, возникшая в современном обществе, с успехом может быть компенсирована физическими упражнениями в процессе физического воспитания детей и физической культуры всего взрослого населения нашей страны. В этом отношении интересны опыты, проведенные в связи с обоснованием двигательного режима космонавтов. Значительный эффект уже получается в том случае, когда совершаемая человеком работа за сутки достигает 50 000—70 000 кгм (Б. С. Катковский). Энергетические затраты при этом превышают величины суточного основного обмена примерно на 500—700 ккал.

§ 2. Влияние физических упражнений на двигательные и вегетативные функции и на устойчивость организма по отношению к действию различных неблагоприятных факторов

Как в общей физиологии, так и в физиологии физической культуры и спорта уже были представлены материалы о влиянии физических упражнений на совершенствование функций нервной системы, анализаторов, двигательного аппарата, сердечно-сосудистой, дыхательной, выделительной и других систем. У хорошо физически тренированных лиц по сравнению с нетренированными в результате морфологических перестроек органов и тканей, улучшения химизма мышц и различных других органов и совершенствования физиологической регуляции функций организма скорость движений может возрастать в 1,5—2 раза, сила — в 1,5—3 раза, выносливость — в несколько раз, минутный объем крови во время работы — в 2—3 раза, поглощение кислорода в 1 мин. во время работы — в 1,5—2 раза и т. д.

Огромное значение регулярных физических упражнений заключается в том, что они повышают устойчивость организма по отношению к действию целого ряда различных неблагоприятных факторов, в частности таких, как пониженное атмосферное давление (гипоксемия), ускорения, перегревание (рис. 127), некоторые промышленные яды и т. д. В современных условиях, когда

все больше и больше развивается радиоактивная промышленность, важное значение приобретает возможность повышения устойчивости организма по отношению к проникающей радиации. В специальных опытах на животных было показано, что крысы, которых ежедневно по 1—2 часа тренировали путем плавания, бега или висения на тонком шесте, после облучения рентгеновскими лучами (доза 800—1000 рентген) выживали в боль-

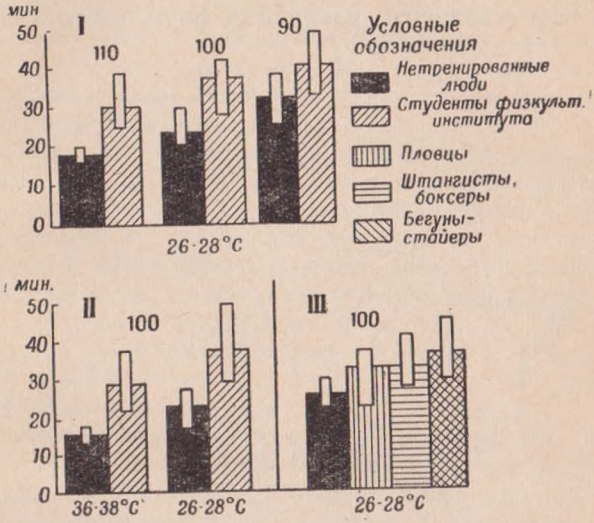


Рис. 127. Максимальная длительность стандартной мышечной работы (ходьба по лесенке «до отказа») при высокой температуре внешней среды и абсолютной влажности нетренированных и физически тренированных лиц в 3 сериях (I, II, III) опытов (по О. Г. Крюкову).

Столбики — средние величины; белые прямоугольники внутри них — диапазон индивидуальных колебаний. Цифры над столбиками — количество шагов в 1 мин.; цифры под столбиками — температура внешней среды

шем проценте случаев (рис. 128). При повторном облучении малыми дозами (каждый день по 50 рентген) 15% нетренированных крыс погибло уже после суммарной дозы 600 рентген, а тот же процент тренированных — после дозы 2400 рентген (А. В. Коробков).

В специальных исследованиях, проведенных на человеке, показано, что физические упражнения повышают иммуно-биологические свойства крови (О. Н. Кудряшов) и кожи (О. Р. Немирович-Данченко) и устойчивость к некоторым инфекционным заболеваниям. Физические упражнения повышают также стойкость

организма мышей после пересадки им злокачественных опухолей (саркома, рак).

Таким образом, регулярные, *рационально организованные занятия физическими упражнениями являются важным средством предохранения организма человека от ухудшения работоспособности, возникающей в результате действия целого ряда неблагоприятных факторов.*

Благоприятное влияние на функции организма может быть достигнуто использованием различных форм занятий физически-

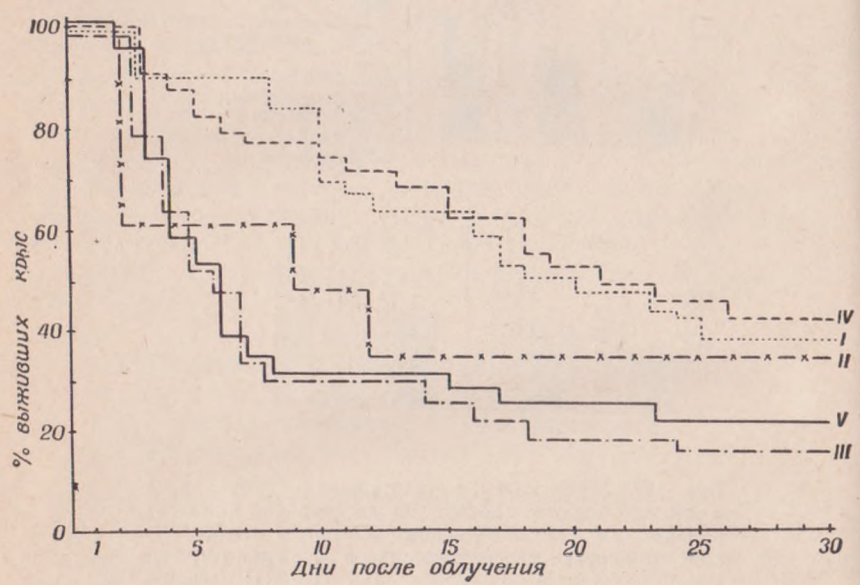


Рис. 128. Повышение после предшествующей двухмесячной мышечной тренировки выживаемости крыс, подвергнутых облучению рентгеновскими лучами (по Ю. Н. Трифонову):

I — тренировка плаванием по 1 часу в день; *II* — то же по 3½ часа; *III* — то же по 4½ часа; *IV* — тренировка путем висения на вертикальной палочке по 1 часу в день: *V* — нетренированные крысы

ми упражнениями, проводимых на специальных занятиях в школах, техникумах и вузах; тренировки в спортивных секциях; проведения занятий в группах оздоровительной физической культуры и т. д. Весьма важное значение имеют утренние физические упражнения и занятия физическими упражнениями на производстве (производственная физическая культура), физкультпаузы и т. д., к которым в нашей стране приобщены миллионы людей.

§ 3. Физиологическое обоснование утренних физических упражнений

Важная роль принадлежит проводимым в виде так называемой *«зарядки» утренним физическим упражнениям.* Они имеют значение, во-первых, для быстрого повышения работоспособности человека после сна; во-вторых, для укрепления здоровья и закаливания организма; в-третьих, для регулярной физической тренировки в целях совершенствования мышечного аппарата, сердечно-сосудистой, дыхательной и других систем организма и развития быстроты, выносливости, силы и координированности при двигательной деятельности.

Во время сна интенсивность физиологических процессов в организме резко уменьшается, обмен веществ становится минимальным, температура тела несколько снижается, ритм сердечных сокращений и дыхательных движений урежается, минутный объем крови и объем легочной вентиляции уменьшаются, мышечные движения прекращаются совершенно или же сводятся к минимуму. В тканях и органах во время сна у человека ослабляется циркуляция межтканевой жидкости, вследствие чего иногда обнаруживаются застойные явления, проявляющиеся, например, в виде отечности век.

Нервная система во время сна, как известно, находится в состоянии *глубокого торможения*, в результате чего многие нервные центры становятся невозбудимыми при действии обычной интенсивности световых, звуковых, тактильных, температурных, обонятельных и других раздражителей.

После пробуждения тормозное состояние рассеивается в нервной системе не сразу. Спустя десятки минут и даже в первые часы после пробуждения можно обнаружить некоторые признаки наличия остаточных явлений сонного состояния. Так, после пробуждения пороги чувствительности анализаторов всегда в известной мере повышены, производительность же работы как умственной, так и мышечной, несколько понижена.

Возбудимость нервной системы и работоспособность после сна повышаются тем быстрее, чем больше импульсов из рецепторных зон поступает в нервную систему. При уменьшении потока импульсов возбудимость центральной нервной системы понижается.

Утренние физические упражнения, вызывающие поступление в центральную нервную систему мощного потока импульсов от рецепторов многих анализаторов, в особенности же со стороны проприорецепторов, способствуют быстрому повышению возбудимости центральной нервной системы и восстановлению нормальной работоспособности.

Если утренняя зарядка проводится в сочетании с воздействиями на кожные рецепторы холода и водных процедур, возбу-

димость нервной системы восстанавливается еще быстрее. Действие некоторых раздражителей внешней среды (температуры водных процедур, свежего воздуха и солнца) наряду с повышением возбудимости нервной системы способствует также закаливанию организма.

Утренние физические упражнения благодаря вовлечению в действие мышечных групп всех частей тела содействуют усилению лимфообращения и тем самым помогают (у лиц с нормальным состоянием сердечно-сосудистой и выделительной систем) быстрому *устранению отечности тканей* (в частности век), наблюдаемой иногда сразу же после пробуждения.

Значение утренних физических упражнений не ограничивается ликвидацией последствия сна. Они являются наиболее часто и регулярно проводимыми мышечными упражнениями, совершенствующими основные качества, характеризующие двигательную деятельность человека: силу, быстроту, выносливость и координацию; улучшающими регуляцию центральной нервной системой физиологических функций двигательного аппарата и внутренних органов; поддерживающими на высоком уровне резервную щелочность крови; содействующими сохранению особых химических свойств мышц, развиваемых при систематической мышечной работе, и т. д.

Поскольку утренние физические упражнения совершаются до начала рабочего дня, интенсивность их, чтобы не ухудшить последующую работоспособность, не должна быть чрезмерной. Однако, учитывая, что по мере тренировки функциональные возможности человека совершенствуются, у тренированных лиц даже такие упражнения, как бег, ходьба на лыжах, езда на велосипеде, верховая езда и плавание, не только не снижают, но даже улучшают последующую работоспособность в течение дня.

§ 4. Физиологическое обоснование производственной физической культуры

Важным физкультурным мероприятием являются занятия физическими упражнениями на производстве в виде так называемых вводных упражнений (перед работой), *физкультпауз, производственной гимнастики и т. д.* Эти занятия, проводимые регулярно, способствуют как развитию физиологических функций организма, так и улучшению последующей работоспособности.

Производственные физические упражнения (физкультпаузы) являются видом *активного отдыха*, проводимого в форме гимнастических упражнений, спортивных игр и т. д. Переключение с деятельности одних нервных центров, утомляющихся при работе, на деятельность других центров, связанных с регуляцией движений при физических упражнениях, способствует снятию утомления и повышению производительности труда.

Существенное значение физкультпаузы имеют для *устранения застойных явлений* в организме, наблюдаемых при длительном пребывании в часы трудового дня в неподвижном или малоподвижном состоянии. Изменяются при регулярном применении физкультпауз показатели общего физического состояния организма: увеличивается мышечная сила, несколько повышается количество гемоглобина в крови и т. д.

Физкультпаузы, как и утренние физические упражнения, целесообразно сочетать с закаливанием, в частности путем проведения их на свежем воздухе. Благодаря этому сопротивляемость организма многим неблагоприятным факторам внешней среды возрастает еще больше.

Производственную физическую культуру особенно следует рекомендовать для работающих в тех отраслях производства, в которых *организм человека подвергается различного рода неблагоприятным влияниям* (химическая, радиоактивная и другие виды промышленности).

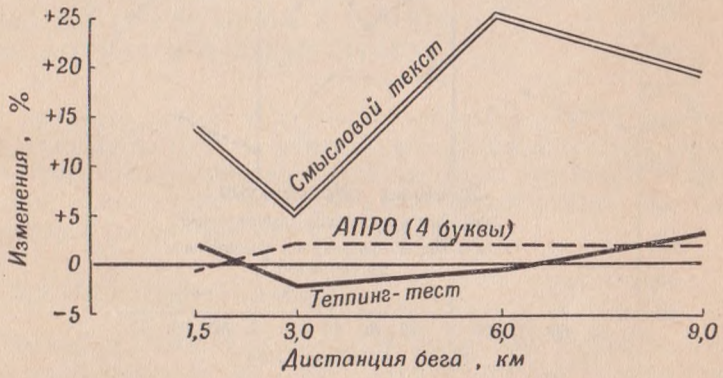


Рис. 129. Влияние бега перед работой на последующую работоспособность радиотелеграфистов: на передачу смыслового текста, многократную передачу стандартной комбинации из 4 букв (АПРО) и скорость постукивания — теппинг-тест (по Ю. К. Демьяненко)

Влияние физических упражнений на последующую работоспособность. Утренние и вводные физические упражнения и физкультпаузы положительно воздействуют на последующую работоспособность. Физиологическая сущность этого явления заключается в том, что под влиянием увеличения импульсации, поступающей из двигательного, висцерального, вестибулярного и других анализаторов, повышается возбудимость нервной системы до уровня, при котором работоспособность ее улучшается. С другой стороны, в соответствии с физиологически-

ми механизмами активного отдыха быстрее происходит восстановление нарушенных в результате развития утомления различных функций организма, связанных с производственным трудом.

Эффективность физических упражнений в отношении повышения производительности труда зависит от целого ряда факторов.

Интенсивность и длительность физических упражнений перед работой или в интервалах трудового дня должны соответствовать физической подготовленности занимающихся. Хорошо физически подготовленные люди улучшают свою работоспособность даже после таких упражнений, как бег за 30 мин. на 6 км и за 60 мин. на 9 км (рис. 129).

Интересно, что физические упражнения повышают последующую работоспособность (рис. 130) в сложной умственно-двига-

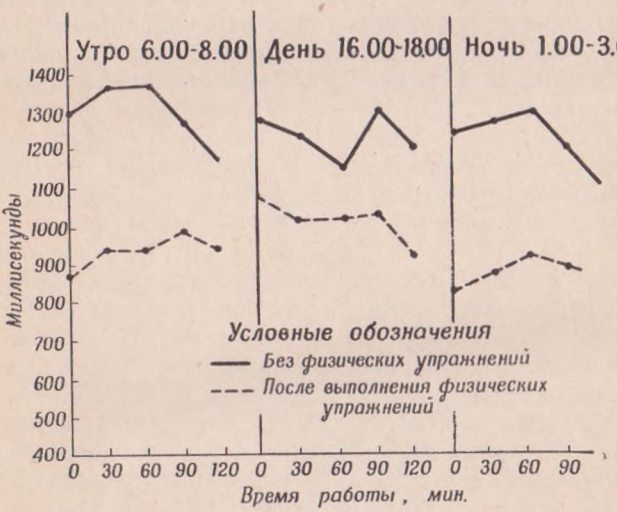


Рис. 130. Влияние 15 мин. физических упражнений на последующую работоспособность (скрытый период сложной реакции в процессе выполнения производственной работы) на протяжении 2 час. (по К. Замаренову)

тельной работе (например, при передаче радиотелеграфистами смыслового текста) больше, чем при более простой работе (многократная передача расположенных в стандартном порядке четырех букв или постукивание в максимальном темпе). Многочисленные работы по этому вопросу, показавшие положительное влияние на работоспособность *производственных физических упражнений, позволяют широко рекомендовать их лицам как физического, так и умственного труда.*

Существенное значение имеет эмоциональность занятий. При прочих равных условиях такие эмоционально насыщенные уп-

ражнения, как спортигры, повышают работоспособность быстрее, чем гимнастические упражнения или бег. Однако если эмоциональные упражнения длятся долго, то эффективность их падает и они даже могут вызвать понижение работоспособности.

Вводные производственные физические упражнения и физкультпаузы полезны всегда. Но наибольшую эффективность в отношении повышения производительности труда они имеют в ранние утренние, поздние вечерние и ночные часы, когда тонус нервной системы несколько понижен.

Эффект от применения физических упражнений перед занятиями или в перерывах между ними продолжителен — может длиться не менее 2 час. (см. рис. 130), а в некоторых случаях и до 5 час.

Глава XVIII.
ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ФУНКЦИЙ ОРГАНИЗМА В СВЯЗИ С ФИЗИЧЕСКИМ ВОСПИТАНИЕМ

В процессе жизни человека непрерывно изменяются морфологические структуры и функции его организма. Эти изменения важно тщательно учитывать при занятиях физическими упражнениями, содержание которых имеет существенные отличительные черты в различные периоды жизни.

§ 1. Возрастные периоды

Обычно различают следующие возрастные периоды: грудной (до 1 года), детский (до 7 лет), отроческий (до 14 лет), юношеский (до 20 лет), молодой, или зрелый (до 40 лет), средний (до 55 лет для женщин и до 60 лет для мужчин), пожилой (старше 55 лет для женщин и больше 60 лет для мужчин), постепенно переходящий в старческий возраст.

В последнее время (1969 г.) Институтом возрастной физиологии Академии педагогических наук СССР рекомендована следующая схема возрастной периодизации: 1) новорожденный — 1—10 дней, 2) грудной возраст — 10 дней — 1 год, 3) раннее детство — 1—3 года, 4) первое детство — 4 года — 7 лет, 5) второе детство — 8—12 лет (мальчики) и 8—11 лет (девочки), 6) подростковый возраст—13—16 лет (юноши), 12—15 лет (девочки), 7) юношеский возраст—17—21 год (юноши), 16—20 лет (девушки), 8) 1-й период зрелого возраста — 22—35 лет (мужчины), 21—35 лет (женщины), 9) 2-й период зрелого возраста — 36—60 лет (мужчины), 36—55 лет (женщины), 10) пожилой возраст — 61—74 года (мужчины), 56—74 года (женщины), 11) стар-

ческий возраст — 75—90 лет (мужчины и женщины), 12) долгожители — 90 лет и старше. Эта схема позволяет учитывать также половые особенности мужчин и женщин.

Возраст детей в периоде обучения их в школе часто называют школьным возрастом. В нем различают младший (7—11 лет), средний (12—15 лет) и старший (16—19 лет) школьные возрастные периоды. Возрастная периодизация всегда условна — она позволяет устанавливать лишь ориентировочные границы между фазами роста, развития и увядания организма людей.

Физические упражнения с успехом могут быть использованы для стимулирования процессов роста и развития организма, а также для сдерживания процессов его увядания. В каждом из возрастных периодов роль физических упражнений различна. Она зависит в первую очередь от изменений морфологического строения и функций организма.

На протяжении всей жизни человека процессы тканевого созидания и разрушения находятся в тесном взаимодействии. Представляя две стороны развития организма, они выражены в каждом из возрастных периодов в разной степени.

В начальном периоде жизни преобладают *процессы формирования тканей*, образования новых координационных отношений в системах организма. У взрослых людей, организм которых достиг анатомо-физиологической зрелости, физические упражнения должны помогать максимальному расцвету физических способностей.

Роль физических упражнений для людей пожилого и старческого возрастов состоит в продлении периода *«активной» старости*, сохранения достаточно высокой активности систем организма. Это достигается стимулированием заместительных функций в организме пожилых людей и путем профилактики заболеваний, обычно осложняющих процессы старения.

Данные о функциях организма лиц зрелого возраста, изложенные в предшествующих главах, являются исходными для определения особенностей функций, присущих людям детского, среднего и пожилого возраста.

§ 2. Физиологические особенности детей, подростков и юношей

Активная работа в области физического воспитания особенно эффективна в школьном возрасте. Обучение детей в школе начинается с 7-летнего возраста, продолжается в подростковом периоде (11—14 лет) и завершается в юношеские годы (к 18—19 годам).

Физическое развитие. Рост и развитие организма детей происходят неравномерно. При физическом воспитании специальное внимание обращается на начало периода полового

созревания (10—13 лет), характеризуемое интенсивно протекающими морфологическими и функциональными изменениями в системах организма. Изменения функций организма детей зависят от режима жизни, питания и т. д. Большое значение имеет рациональное сочетание двигательной активности и отдыха. Особая роль в стимулировании процессов роста и развития организма принадлежит физическим упражнениям. Под влиянием рационально организованных физических упражнений усиливаются пластические процессы. Рост, вес и другие показатели физического развития детей, занимающихся физическими упражнениями, по данным специальных исследований, обычно выше, по сравне-



Рис. 131. Сравнительные данные физического развития у трех групп 15-летних школьников (по Ф. Г. Маркусасу).

Черные столбики — не занимающиеся спортом; белые — поступающие в спортивную школу; заштрихованные — занимающиеся спортом больше года

нию с их сверстниками, не занимающимися физической культурой (Р. Е. Мотылянская, Г. М. Краковяк, Ф. Г. Маркусас и др.). Это лишь в известной степени обусловлено отбором в спортивные секции наиболее физически развитых детей.

Специальные исследования опытных и контрольных групп детей с одинаковыми исходными данными показали положительное влияние физических упражнений на развитие морфологических и функциональных свойств.

Как видно из данных рис. 131, вес и рост у трех групп подростков (не занимающихся спортом, вступающих в детскую спортивную школу и занимающихся уже более года спортом) почти одинаковы. Амплитуда же движений грудной клетки, сила правой и левой рук и жизненная емкость легких значительнее у детей, занимающихся более года спортом. Эти и другие аналогичные материалы позволяют сделать вывод о неодинаковом влиянии физических упражнений на различные функции организма, что связано как с большей или меньшей изменчивостью функций, так и со спецификой самих физических упражнений. Например, оказалось, что сила мышц рук у юных легкоатлетов больше, чем у конькобежцев, а становая сила последних больше,

чем у легкоатлетов (Е. С. Степанова). В этом случае имело место не только значение отбора, но и специфическое влияние отдельных видов спорта.

Вегетативные функции. Значительные изменения претерпевают вегетативные функции: дыхание, кровообращение, терморегуляция, обмен веществ и энергии и др.

Увеличение массы легочной ткани, совершенствование функциональных свойств дыхательной мускулатуры, а также увеличение экскурсии грудной клетки создают предпосылки к увеличению жизненной емкости легких (табл. 49). У мальчиков развитие дыхательного аппарата происходит быстрее, чем у девочек. Различие менее выражено в 6—7 лет (у мальчиков жизненная емкость легких равна 1200—1400 мл, у девочек — 1100—1200 мл) и более отчетливо проявляется к 17 годам (у юношей — до 4200 мл и у девушек — до 2800 мл).

Таблица 49

Жизненная емкость легких (мл) у здоровых детей (по Н. А. Шалкову)

Возраст	Средние данные		Возраст	Средние данные	
	мальчики	девочки		мальчики	девочки
4 года	1100	—	11 лет	2100	1800
5 лет	1200	—	12 »	2200	2000
6 »	1200	1100	13 »	2200	2100
7 »	1400	1200	14 »	2700	2400
8 »	1600	1300	15 »	3200	2700
9 »	1700	1450	16 »	4200	2800
10 »	1800	1650			

Дыхание у детей по сравнению со взрослыми людьми менее экономно как в покое, так и при двигательной деятельности. Поглощение кислорода и выделение углекислого газа в альвеолах легких происходит менее интенсивно. Например, у детей среднего школьного возраста поглощение кислорода в легких равно примерно 4%, а у детей более младшего возраста, как правило, меньше 4%. Амплитуда каждого дыхательного цикла у детей меньше, чем у взрослых, и с возрастом увеличивается. У 6—8-летних объем одного дыхания (дыхательный воздух) равен 130—220 мл, а у 16-летних — 300—450 мл.

У детей и подростков наблюдается *высокая возбудимость дыхательного центра.* Это выражается, в частности, в том, что произвольная задержка дыхания у них прерывается значительно раньше, чем у взрослых. При затруднении внешнего дыхания снижение уровня насыщения крови кислородом у детей происходит значительно быстрее, чем у взрослых, достигая критических величин в более короткий отрезок времени. Так, при дыхании в

замкнутом пространстве воздухом, равным по объему жизненной емкости легких, снижение насыщения крови кислородом у детей происходит в два раза скорее, чем у взрослых (рис. 132).

В ответ на физические нагрузки у детей имеет место значительное учащение и менее выраженное углубление дыхательных движений. Дыхательный аппарат детей легко приспосабливается к разнообразным положениям и движениям тела (например, при акробатических движениях) в силу высокой эластичности сочленений грудной клетки. Значительные трудности возникают в тех случаях, когда циклическая работа предельной для детей мощности продолжается более или менее продолжительное время.

К завершению старшего школьного возраста функции дыхания у детей приближаются к уровню взрослых. У занимающихся физическими упражнениями развитие дыхательной функции к этому периоду нередко значительно превышает средний уровень нетренирующихся взрослых.

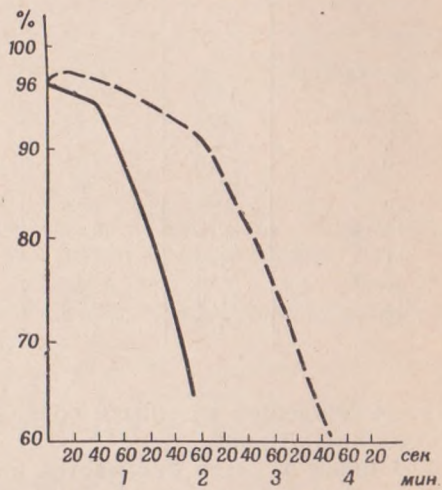


Рис. 132. Снижение у детей (сплошная линия) и у взрослых (пунктирная линия) насыщения крови кислородом при дыхании в замкнутое пространство (по А. Б. Гандельсману).

Цифры по оси ординат — % насыщения крови кислородом по оксигемографу; по оси абсцисс — время дыхания в замкнутое пространство

В тесной связи с увеличением роста, веса тела и совершенствованием функций дыхания развивается и кровообращение (табл. 50). *Частота сердечных сокращений* у новорожденных и младенцев более чем в два раза превышает частоту сердцебиений у взрослых людей. Частота пульса 7-летних детей достигает в среднем 92 ударов в 1 мин., 11-летних — 84, 13-летних — 80 и 15-летних — 76 ударов (Н. А. Шалков).

Систолический объем крови у новорожденных меньше, чем у взрослых, примерно в 20 раз. К 7 годам он достигает 23 мл, в 11 лет — 31,6 мл, в 13 лет — 35,7 мл, в 15 — 41,4 мл. Систолический объем сердца взрослого человека, равный в среднем 50—60 мл, достигается к 17—18 годам.

Минутный объем крови равен у новорожденных 335 мл, к 7 годам достигает 2120 мл, а к 15 годам становится почти равным минутному объему крови взрослого человека (см. табл. 50). Увеличение минутного объема крови зависит прежде всего от повышения систолического объема, что связано с увеличением

Таблица 50

Пульс, систолический и минутный объемы крови у детей различного возраста (по Н. А. Шалкову)

Возраст	Вес тела (кг)	Частота пульса в 1 мин.	Систолический объем (мл)	Минутный объем (мл)	Потребность в кислороде в 1 мин (мл)
Новорожденные	3,0	135	2,5	335	24
1 год	10,0	120	10,2	1220	37
6 лет	20,5	95	20,6	1960	140
7 »	23,5	92	23,0	2120	151
8 »	25,5	90	25,0	2240	159
9 »	27,5	88	26,0	2370	169
10 »	30,5	86	29,2	2510	179
11 »	32,5	84	31,6	2650	188
12 »	35,0	82	33,4	2740	195
13 »	37,5	80	35,7	2850	203
14 »	41,0	78	38,5	3000	214
15 »	45,0	76	41,4	3250	225

массы сердечной мышцы и совершенствованием сократительной способности сердца.

В покое у детей отмечается более низкое артериальное давление, чем у взрослых. К 7—8 годам оно обычно равно 99/64, к 9—12 годам — 105/70, к 13—15 годам — 117/73 мм рт. ст. К 16 годам величина кровяного давления у детей становится равной величинам, определяемым у взрослых. Двигательная деятельность детей может вызвать значительное повышение артериального давления, в ряде случаев — до 200 мм рт. ст., и учащение сердцебиений до 200 и более в 1 мин. Особенно выраженное учащение сердцебиений возникает при сильном эмоциональном возбуждении (А. А. Маркосян). Систематическая тренировка несколько уменьшает эту реактивность, однако в меньшей степени, чем у взрослых людей.

Основной обмен у детей с возрастом становится все интенсивнее, что связано с увеличением роста и веса тела. Однако при пересчете на единицу веса и поверхности тела оказывается, что у детей более старшего возраста интенсивность обмена веществ уменьшается. При выполнении стандартной нагрузки расход энергии при пересчете на единицу веса и поверхности тела у детей больше, чем у взрослых (табл. 51). *Абсолютные же возможности энергетических трат*, естественно, значительно отстают от показателей взрослых людей. Предельные возможности расхода энергии с возрастом увеличиваются. *Восстановительный период* после физических нагрузок (по газообмену) длится дольше, чем у взрослых, особенно после работы большой мощности.

Таблица 51

Поглощение кислорода у здоровых детей в покое (по Н. А. Шалкову)

Возраст	Средние данные (мл/мин)			Возраст	Средние данные (мл/мин)		
	абсолютные цифры	на 1 кг веса	на 1 м поверхности тела		абсолютные цифры	на 1 кг веса	на 1 м² поверхности тела
6 лет	114,6	6,2	153	11 лет	160,8	5,4	147
7 »	132,2	6,1	158	12 »	166,2	5,0	138
8 »	138,7	5,9	154	13 »	176,9	4,8	139
9 »	151,1	5,6	162	14 »	207,5	4,8	139
10 »	169,3	6,0	158	15 »	210,0	4,6	128

Необходимо подчеркнуть, что значительная доля энергетических процессов у детей относится к пластическим процессам, т. е. служит для обеспечения роста тканей и органов. Чрезмерная нагрузка, однако, может вызвать угнетение пластических процессов и задержку роста и развития организма.

Большое значение для процессов роста и развития организма детей имеют процессы питания, в особенности обеспечение *положительного азотистого баланса.* Для них необходим и высокий уровень снабжения организма витаминами, без чего немыслимо полноценное физическое развитие.

Известные особенности в детском возрасте имеет и терморегуляция. В покое и, особенно, при работе наблюдаются большие теплопотери в связи с относительно высоким уровнем обмена веществ (при пересчете на единицу веса тела). Частично это объясняется большей поверхностью тела по отношению к его массе у детей по сравнению со взрослыми.

Железы внутренней секреции. Возрастные изменения желез внутренней секреции имеют важнейшее значение для морфологических и функциональных перестроек в процессе роста и развития организма детей. В нормальном созревании детского организма важная роль принадлежит зобной железе, обычно атрофирующейся к периоду полового созревания. Формирование первичных и вторичных половых признаков осуществляется в процессе полового созревания организма в связи с влиянием гормонов половых желез.

Рациональные физические упражнения, занятия спортом нормализуют поведение детей в период полового созревания.

Существенное значение для совершенствования деятельности вегетативных органов и двигательного аппарата имеет секреция других желез внутренней секреции, например, для полноценного роста тела в длину и стимуляции обмена веществ — функции гипофиза. Наблюдаемые при ее нарушении чрезмерно высокий

рост или карликовость сочетаются со слабостью при двигательной деятельности. На организм детей большое влияние оказывает гормон щитовидной железы. Даже нерезко выраженное повышение ее секреции сверх нормы может значительно нарушить процессы обмена веществ, вызвать истощение и уменьшить двигательные возможности детей.

Двигательный аппарат. Формирование скелета, связок, сухожилий, суставных сумок у детей, увеличение мышечной массы с возрастом определяют и закономерное совершенствова-



Рис. 133. Изменение средней мышечной силы сгибателей различных мышечных групп у лиц в возрасте от 4 до 60 лет (по А. В. Коробкову).

Цифры под столбиками — возраст испытуемых; цифры по оси ординат — мышечная сила; прямоугольники внутри столбиков — диапазон индивидуальных колебаний

ние функций двигательного аппарата. Систематические занятия физическими упражнениями, в свою очередь, влияют на физическое развитие детей.

Взаимосвязанное развитие формы и функции организма детей протекает неравномерно. Особенно бурное совершенствование функций наблюдается в начальный период полового созревания (11—13 лет). Затем имеет место некоторое замедление процесса развития функций. Однако возможности значительного их совершенствования существуют и тогда, когда основные морфологические изменения уже завершаются (к 25 годам).

Мышечный аппарат детей обладает высокой эластичностью, что создает условия для выполнения движений с большими амплитудами, благодаря большой «гибкости» в суставах. В процессе роста и развития организма детей и под влиянием физического воспитания совершенствуются физические качества: быстрота, сила и выносливость. Высокая возбудимость и лабильность мышц у детей и их морфологические особенности способствуют значительному развитию быстроты движений уже к 13—14-летнему возрасту.

Сила мышц увеличивается до 20—30 лет (рис. 133). Она, как правило, оказывается большей у детей, занимающихся спортом, по сравнению с неспортсменами (А. А. Коробков, С. П. Летунов, Р. Е. Мотылянская и др.). Это связано, очевидно, не только с возрастными изменениями в массе мышц, но и с совершенствованием координации движений, стимулируемой в процессе занятий физическими упражнениями.

Развитие силы мышц туловища имеет большое значение для формирования правильной осанки, которая в младшем школьном возрасте еще неустойчива. Исследования функциональных свойств мышц туловища показали, что улучшение их сократительной способности приводит к образованию «мышечного корсета», обеспечивающего хорошую осанку детей. Изменение же функциональных свойств мышц, особенно когда наблюдается асимметричное развитие их, может вызвать нарушение осанки.

Необходимым условием для формирования полноценной стопы у детей является совершенствование мышц ног, особенно мышц, удерживающих в правильном положении продольный и поперечный своды стопы, что имеет важное («рессорное») значение для двигательной деятельности (ходьба, бег, прыжки).

Очень сложен процесс повышения выносливости у детей к напряженной мышечной деятельности. Развитие выносливости до уровня, близкого к выносливости взрослого человека, целесообразно стимулировать позже, чем развитие гибкости и быстроты движений, а также силы мышц. Если высокий уровень гибкости, быстроты и силы движений может быть достигнут в школьном возрасте (к 18—19 годам), то высокий уровень выносливости наблюдается обычно уже после окончания школы (к 23—25 годам). Это в значительной мере объясняется высокими требованиями, предъявляемыми к вегетативным функциям (особенно к функции кровообращения) при упражнениях на выносливость.

Физические упражнения могут оказывать весьма разностороннее воздействие на развитие нервно-мышечного аппарата детей. Так, асимметрические нагрузки, например в прыжке в высоту при отталкивании одной ногой, могут привести к асимметрической гипертрофии костной ткани скелета.

Для полноценного физического развития детей важное значение имеет симметричное развитие мышц правой и левой сторон.

Чем старше дети, тем труднее развивать у них симметричные функции рук. Это относится также и к движениям ног, туловища, а также к вращательным движениям всего тела.

Центральная нервная система. Исключительно важные изменения претерпевает центральная нервная система у детей. Уже на втором году жизни формируются временные связи второй сигнальной системы, что представляет широкие возможности для воспитательных воздействий, в том числе и для физического воспитания. В формировании двигательных координаций большую роль играют условнорефлекторные проприоцептивные связи. Условные рефлексы, выработанные в детстве, отличаются прочностью.

Характерной особенностью детей младшего школьного возраста является относительная слабость процессов внутреннего торможения. Легко возникающая иррадиация возбуждения в нервных центрах затрудняет обучение новым движениям, особенно тем, которые требуют хорошего понимания словесных инструкций. Поэтому необходимо умелое применение показа движений и вместе с тем исключение слепого копирования детьми движений взрослых людей.

Школьный возраст характеризуется совершенствованием мышечных ощущений у детей, особенно выраженным к 13—14-летнему возрасту. К этому времени достигается высокая степень развития способности ориентирования в пространстве при передвижении с закрытыми глазами, высокий уровень остроты мышечных ощущений при движениях (В. С. Фарфель). Совершенствование же силы (см. рис. 133) продолжается еще спустя многие годы (А. В. Коробков, Н. Б. Лупандина, И. М. Яблоновский и др.).

У детей предстартовые сдвиги выражены значительно резче, чем у взрослых (К. М. Смирнов), и процесс возбуждения после нагрузок может сохраняться более длительное время, особенно при соревновательной их направленности. Реакции детей на кратковременные, высокой интенсивности нагрузки протекают более благоприятно при положительном эмоциональном фоне. Работоспособность при этом снижается в небольшой степени, а субъективное ощущение утомления — усталость — выражено нерезко. При длительных и монотонных нагрузках у детей быстро снижается работоспособность, что сопровождается возникновением чувства усталости.

Очень высокая реактивность на нагрузки отмечается у детей в период полового созревания. Это требует соблюдения особой осторожности в дозировании их величин.

Особенности функций в различные возрастные периоды в связи с нормированием физических нагрузок. Наряду с общими для всех детей школьного возраста функциональными особенностями у них наблюдается

своеобразие функций организма в различные возрастные периоды. Это учитывается при определении норм физических нагрузок. Занятия видами спорта регламентированы для мальчиков и девочек школьного возраста специальными указаниями, в которых определены сроки начала тренировочных занятий и соревнований, допуска к ним и др. Нормы спортивных нагрузок для детей в соответствии с темпом физического развития представляют ступенчатую систему, в которой выделяются допустимые нагрузки для младшего, среднего и старшего школьных возрастных периодов.

Младший школьный возраст (7—11 лет). К началу поступления в школу (к 7 годам) дети характеризуются высокой возбудимостью нервных центров и мышц, а также малой экономичностью вегетативных функций.

В этом возрасте важное значение имеет совершенствование координации движений, развитие некоторых двигательных качеств, особенно быстроты, стимулирование вегетативных функций путем мышечной деятельности. В связи с этим уже в младшем возрасте разрешается начинать занятия фигурным катанием на коньках (с 7 лет), теннисом и настольным теннисом (с 8 лет), прыжками в воду (с 9 лет), акробатикой, художественной гимнастикой, на лыжах на 1—3 км (с 9 лет), слаломом и баскетболом (с 10 лет); спортивной гимнастикой, волейболом, легкой атлетикой (бегом на скорость), хоккеем и фехтованием (с 11 лет). Следует иметь в виду, что в тех видах спорта, которыми можно заниматься с 10—11-летнего возраста, целесообразно выступать в соревнованиях обычно не раньше начала среднего школьного возраста.

Из рекомендуемых для младших школьников видов физических упражнений особенно доступны занятия плаванием, которые можно начинать еще в дошкольные годы (с 3—5 лет). Занятия спортивным плаванием разрешаются с 9-летнего возраста. Двигательная деятельность детей в воде совершается в условиях, близких к невесомости, что позволяет формировать правильную осанку и хорошо выраженные своды стопы. При занятиях плаванием отлично совершенствуется «чувство воды». Движения в воде стимулируют процессы обмена веществ и благоприятно сказываются на закаленности детей по отношению к температурным изменениям внешней среды.

Верхняя граница младшего школьного возраста (11 лет) является рубежом, после которого начинается половое созревание организма.

Средний школьный возраст (12—15 лет). Характерная особенность этого периода — интенсивный процесс полового созревания. Ускорение роста тела в длину, опасность диспропорций тела (например, несоразмерно с другими сегментами тела длинные конечности), высокая эмоциональность при неустойчивости

вегетативных и двигательных систем создают яркую картину облика подростка. В это время уже отчетливо проявляются различия полов. Мальчики начинают превосходить девочек в силе мышц, в быстроте и выносливости. Девочки отличаются большей способностью к плавным движениям.

Необходимость занятий спортивными упражнениями в среднем школьном возрасте особенно возрастает с 14—15 лет. В этот период мышечная система характеризуется уже высокими силовыми данными, более широкими становятся возможности вегетативных систем, достаточно высокой степени развития достигает внутреннее торможение.

С 12-летнего возраста разрешается заниматься легкой атлетикой (в том числе и бегом на средние дистанции), прыжками на лыжах, слаломом-гигантом (с ограничениями), ручным мячом; футболом, бегом на коньках, хоккеем и парусным спортом; с 13 лет — борьбой самбо, греблей на байдарке и каноэ и академической греблей; с 14 лет — велосипедным спортом, пулевой стрельбой и боксом; с 15 лет — тяжелой атлетикой. Некоторые из перечисленных видов (например, футбол, борьба, бокс и др.) предназначены только для мальчиков, в остальных же видах имеются существенные различия в условиях проведения упражнений для мальчиков и девочек (например, разные дистанции для мальчиков и девочек в легкой атлетике, беге на коньках).

Старший школьный возраст (16—19 лет). Старшие школьники постепенно приближаются по функциональной характеристике систем организма к взрослым людям. Это относится прежде всего к функциям вегетативных систем, все совершеннее обеспечивающих двигательную деятельность. Наряду с высоким уровнем координации движений возрастает сила мышц, и все в большей степени становится возможным проявление выносливости в двигательной деятельности. Однако более значительное развитие выносливости достигается несколько лет спустя после завершения школьного возрастного периода.

В старшем школьном возрасте дети могут овладеть высокой степенью мастерства в ряде видов спорта: в плавании, фигурном катании на коньках, художественной гимнастике и т. д. Высокие результаты во многих видах спорта в настоящее время все чаще и чаще достигаются в школьные годы. Это объясняется ускорением (акцелерацией) физического развития детей в современном обществе и более совершенной системой их спортивной подготовки по сравнению с началом двадцатого столетия. Однако добиться индивидуального наивысшего эффекта спортивной тренировки обычно возможно после завершения школьного возрастного периода. У школьников лишь закладывается основа для достижения высот спортивного мастерства.

В старшем школьном возрасте дифференцируется физическое воспитание девушек и юношей. В этом возрасте можно начинать

соревновательную деятельность по всем видам спорта в системе физической подготовки детей. К концу старшего школьного возраста по большинству видов спорта разрешается выступление во всесоюзных соревнованиях. В некоторых видах спорта (фигурное катание, плавание и др.) участие во всесоюзных соревнованиях возможно значительно раньше — к концу младшего и в среднем школьном возрасте.

§ 3. Физиологические особенности лиц среднего и пожилого возраста

Переход от молодого к среднему возрасту обычно происходит после 40 лет. Этот рубеж весьма широко варьирует и во многом определяется условиями жизни людей. Хорошо известны многочисленные примеры, когда трудовая активность и высокие двигательные возможности пожилых лиц остаются высокими. *Процессы старения* становятся более выраженными после 60 лет. Изменяется внешний облик человека. Снижается эластичность кожных покровов. Нередко увеличивается грудной кифоз (круглая спина стареющих людей), начинают атрофироваться мышцы и снижается подвижность в суставах.

Вегетативные функции. Старение связано с понижением обмена веществ и изменением его характера. Становится другим физико-химический состав клеток, снижается активность ферментов.

Отчетливые изменения наступают в *органах дыхания.* Эластичность сочленений грудной клетки ухудшается, в связи с чем уменьшается амплитуда дыхательных движений. Особенно снижается способность к глубокому выдоху. В связи с этим возрастает объем остаточного воздуха, что неблагоприятно отражается на газообмене в легких. Увеличение объема остаточного воздуха в известной степени можно объяснить снижением жизненной емкости легких, которая обычно до 40 лет у мужчин превышает 4 л, а после 60 лет становится менее 3 л. Наряду с уменьшением способности к выдоху за счет опускания ребер и снижения эластичности сочленений грудной клетки ухудшается сократительная способность диафрагмы.

В старческом возрасте обычно наблюдается понижение эластичности легочной ткани и увеличение полостей альвеол (эмфизема легких). Такие изменения дыхательных органов, относительно мало дающие знать о себе в состоянии покоя, отчетливо проявляются при мышечных напряжениях.

Двигательная деятельность у пожилых людей затруднена в связи с возрастными изменениями в системе *кровообращения.* Стенки артерий, утолщаясь и склерозируясь, становятся менее эластичными. Просвет арт ий уменьшается, что при малой эла-

стичности их стенок приводит к повышению кровяного давления — одному из характерных признаков старения.

Необходимо при занятиях физическими упражнениями соблюдать осторожность в отношении быстрых движений большой мощности, так как они вызывают резкие вегетативные сдвиги.

Старение организма во многом зависит от изменений *в железах внутренней секреции.* После 40—45-летнего возраста понижается функция половых желез. У женщин это выражается в прекращении менструаций.

Гипофункция половых желез, надпочечников и других желез внутренней секреции сказывается на всех сторонах деятельности организма, в частности, выражается в снижении двигательной активности. Нарушение обменных процессов, в том числе жирового обмена (ожирение),— частый спутник эндокринных изменений и понижения двигательной деятельности.

Изменение двигательных функций. В процессе старения изменяется морфология двигательного аппарата. В костной ткани наблюдается разрежение костного вещества (остеопороз), в связи с чем снижается ее прочность. В суставных сумках может уменьшаться эластичность тканей (вследствие нарушений обмена веществ), что затрудняет движения по большим амплитудам.

Ухудшение эластичности мышечной ткани происходит наряду со снижением силы мышц. Понижается и их возбудимость, а также способность к быстрым сокращениям.

Физические упражнения, применяемые систематически, могут препятствовать развитию тугоподвижности в суставах у людей пожилого возраста. Приспособительные изменения в двигательном аппарате, наступающие вследствие систематических упражнений, задерживают снижение силовых возможностей различных групп мышц. Особенно длительно сохраняется выносливость к циклической двигательной деятельности относительно небольшой мощности, например при спокойной ходьбе.

Физические упражнения способствуют длительному сохранению хорошей осанки, предупреждают развитие старческого кифоза позвоночника у людей пожилого возраста.

Центральная нервная система. Возбудимость нервных центров при старении снижается. Отчетливо уменьшается способность к образованию новых временных связей. Все труднее образуются новые двигательные навыки и все больше фиксируются ранее заученные. Затрудняется изменение привычных форм поведения, трудовых и иных навыков. Приспособление к меняющимся условиям внешней среды становится все более сложным вследствие понижения пластичности функций нервных центров и в силу снижения возможностей анализаторных функций, в частности зрительных и звуковых. Старческое ухудшение и даже полная невозможность зрительной аккомо-

дации и понижение слуха сочетаются со снижением остроты мышечного чувства. У людей пожилого возраста возникают трудности в ориентировке в усложненных условиях жизни, снижается качество ловкости. Понижение возбудимости двигательных и вегетативных нервных центров, их функциональной пластичности приводит к более медленному процессу врабатывания. Эти изменения наряду со сдвигами в нервно-мышечном аппарате постепенно вызывают снижение силы мышц, быстроты сокращений и несколько позже — выносливости. Уменьшение силы и подвижности нервных процессов особенно выражено в отношении тормозного процесса. Это, в частности, проявляется в нарушениях сна (старческая бессонница).

Процессы старения и нормирование физических нагрузок. При нормировании физических нагрузок в процессе физического воспитания необходимо учитывать степень старческих изменений в организме и те отклонения здоровья, которые часто сопровождают и усугубляют развитие старости.

При выборе нагрузок наряду с учетом возрастных и половых признаков важно учитывать также *прошлый двигательный опыт.* Так, люди пожилого возраста, с молодых лет занимавшиеся тем или иным видом физических упражнений, значительно лучше реагируют на эти нагрузки по сравнению с теми, кто начал занятия уже в зрелом возрасте.

Исключительное значение имеет *подбор упражнений,* соответствующих особенностям характера людей пожилого возраста. Большое оздоровительное значение имеют физкультурные мероприятия, сочетаемые с познавательными целями, например различные виды туризма. Целесообразно широко использовать охоту, рыбную ловлю, игру в городки, ходьбу на лыжах, катание на коньках, езду на велосипеде, греблю и др.

При подборе комплекса необходимо включать легко дозируемые по нагрузке физические упражнения. Следует также учитывать эмоциональную сторону упражнений. Вместе с тем они не должны вызывать круто нарастающих сдвигов в вегетативных системах. Нужно исключать упражнения, требующие больших силовых напряжений, скорости и резких движений.

В специально организованных группах здоровья широко применяются гимнастические и различные другие упражнения. Основным показателем эффективности применения физических упражнений при занятиях с людьми пожилого возраста служат достижение оздоровительного эффекта и повышение их трудовых возможностей.

Повторная двигательная деятельность является естественным раздражителем для вегетативных систем организма, содействуя сохранению нормальной деятельности этих систем. При должной дозировке нагрузок физические упражнения, умеренно усиливая

деятельность сердечно-сосудистой системы, помогают постепенному приспособлению кровообращения к повышенным требованиям, обычно встречающимся в труде и быту у людей пожилого возраста. Усиление дыхания при физических нагрузках содействует сохранению эластичности сочленений грудной клетки, активизации диафрагмального дыхания и препятствует развитию эмфиземы легких. Усиление диафрагмального дыхания имеет большое значение для предупреждения запоров и скопления газов в кишечнике — нередкого явления при старении.

Упражнения с большой амплитудой движений в суставах способствуют уменьшению степени ограничения движений, наступающему с возрастом. Перестройка координации движений, стимулируемая упражнениями у людей пожилого возраста, может содействовать сохранению способности к выполнению движений, требующих больших усилий мышечных групп или осуществления сложных по координации двигательных актов (например, в гимнастических упражнениях, в фигурном катании на коньках и т. д.).

При тренировке в циклических движениях небольшой мощности, например путем спокойной ходьбы, можно содействовать сохранению выносливости.

Улучшая резервные возможности организма, физические упражнения способствуют повышению у лиц пожилого возраста стойкости по отношению к различным заболеваниям. Положительные изменения в организме у лиц пожилого возраста под влиянием физических упражнений имеют существенное значение для улучшения уравновешенности и подвижности основных нервных процессов, сохранения бодрости и жизнерадостности. Это помогает им возможно более длительно сохранять высокий уровень трудоспособности.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение *(профессор Н. В. Зимкин)* 3

§ 1. Физиология и ее содержание (стр. 3). § 2. Краткие сведения о развитии физиологии (стр. 5). § 3. Понятие о некоторых особенностях организма и регуляции его функций (стр. 10)

Часть I.

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Глава I. Кровь *(профессор А. Б. Гандельсман)* 15

§ 1. Понятие о функциях и составе крови (стр. 5). § 2. Уравновешивание физико-химических процессов во внутренней среде организма (стр. 19). § 3. Защитные реакции крови (стр. 21). § 4. Изменения крови при двигательной деятельности (стр. 22).

Глава II. Кровообращение *(доцент В. В. Васильева)* 24

Сердце . . . . . —

§ Строение сердца и его физиологические свойства (стр. 24). § 2. Частота сердечных сокращений у человека в покое и при мышечной деятельности (стр. 29). § 3. Электрические явления в сердце (стр. 30). § 4. Фазы сердечного цикла (стр. 33). § 5. Деятельность сердца как нагнетательного насоса (стр. 35). § 6. Механические и звуковые явления при сокращении сердца (стр. 36). § 7. Систолический и минутный объемы крови (стр. 37).

Кровеносные сосуды 40

§ 8. Основные сведения о гемодинамике (стр. 40). § 9. Общее периферическое сопротивление (стр. 42). § 10. Кровяное давление (стр. 43). § 11. Артериальный пульс (стр. 47). § 12. Скорость распространения пульсовой волны (стр. 48). § 13. Кровообращение в артериолах и капиллярах (стр. 49). § 14. Кровообращение в венах (стр. 50). § 15. Кровообращение в малом кругу (стр. 52).

Регуляция кровообращения 53

§ 16. Регуляция деятельности сердца (стр. 53). § 17. Регуляция функционального состояния сосудов (стр. 56). § 18. Рабочая гиперемия (стр. 59). § 19. Кровообращение при физической работе (стр. 60).

Обмен веществ между кровью и тканями тела 61

§ 20. Тканевая жидкость и обмен веществ через капиллярную стенку (стр. 61). § 21. Лимфа и ее течение (стр. 63).

Глава III. Дыхание *(профессор А. Б. Гандельсман, профессор Е. К. Жуков)* 64

§ 1. Понятие о дыхании (стр. 64). § 2. Строение дыхательного аппарата (стр. 65). § 3. Общая емкость легких и составляющие ее объемы емкости (стр. 66). § 4. Вентиляция легких (стр. 68). § 5. Обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью капилляров легких (стр. 72). § 6. Перенос кровью кислорода и углекислого газа (стр. 74). § 7. Обмен газов между кровью капилляров и тканями (стр. 80). § 8. Регуляция дыхания (стр. 81). § 9. Дыхание при физической работе (стр. 88). § 10. Кислородный запрос и его удовлетворение (стр. 90).

Глава IV. Пищеварение *(доцент В. В. Васильева)* 96

§ 1. Общие сведения о пищеварении (стр. 96). § 2. Пищеварение в полости рта (стр. 97). § 3. Пищеварение в желудке (стр. 100). § 4. Пищеварение в кишечнике (стр. 105). § 5. Всасывание продуктов переваривания пищи (стр. 110). § 6. Печень и ее функции (стр. 112). § 7. Влияние мышечной работы на деятельность пищеварительных органов (стр. 113).

Глава V. Обмен веществ и энергии *(доцент В. В. Васильева)* 114

§ 1. Сущность обмена веществ и энергии (стр. 114). § 2. Обмен белков (стр. 116). § 3. Обмен углеводов (стр. 120). § 4. Обмен липидов (стр. 124). § 5. Обмен воды и солей (стр. 126). § 6. Витамины (стр. 128). § 7. Обмен энергии (стр. 133). § 8. Физиологические основы питания (стр. 141).

Глава VI. Выделительные функции *(профессор Я. А. Эголинский)* . . 146

§ 1. Выделительные функции почек (стр. 146). § 2. Выведение мочи

из организма (стр. 152). § 3. Выделительные функции потовых желез (стр. 153). § 4. Влияние мышечной работы на деятельность почек и потовых желез (стр. 153).

Глава VII. Теплорегуляция *(доцент Р. П. Грачева)* 155

§ 1. Холоднокровные и теплокровные организмы (стр. 155). § 2. Температура тела и кожи человека (стр. 155). § 3. Химическая теплорегуляция (стр. 157). § 4. Физическая теплорегуляция (стр. 157). § 5. Нервная и гуморальная регуляция теплопродукции и теплоотдачи (стр. 159). § 6. Границы теплорегуляции у человека (стр. 160). § 7. Особенности теплорегуляции при мышечной работе (стр 161). § 8. Закаливание (стр. 162).

Глава VIII. Внутренняя секреция *(профессор Я. А. Эголинский)* . . . 163

§ 1. Понятие о железах внутренней секреции (стр. 163). § 2. Щитовидная железа (стр. 164). § 3. Околощитовидные железы (стр. 166). § 4. Поджелудочная железа (стр. 167). § 5. Надпочечники (стр. 168). § 6. Придаток мозга (гипофиз) (стр. 171). § 7. Половые железы (стр. 173). § 8. Загрудинная и шишковидная железы (стр. 174). § 9. Значение деятельности желез внутренней секреции для физической работоспособности человека (стр. 174).

Глава IX. Физиология нервно-мышечного аппарата *(профессор Е. К. Жуков, доцент Э. Б. Коссовская)* 175

§ 1. Понятие о двигательном аппарате (стр. 175). § 2. Возбудимость и ее измерение (стр. 178). § 3. Возбуждение (стр. 182). § 4. Электрические явления, возникающие при возбуждении (стр. 182). § 5. Ионная теория возбуждения (стр. 184). § 6. Проведение волн возбуждения (стр. 186). § 7. Изменения возбудимости ткани при прохождении волны возбуждения (стр. 188). § 8. Функциональная подвижность (лабильность) (стр. 189). § 9. Строение и функция двигательного нейрона (стр. 190). § 10. Проведение возбуждения через нервно-мышечные синапсы (стр. 193). § 11. Строение и функция мышечных волокон (стр. 194). § 12. Химические и энергетические процессы, обеспечивающие работу мышц (стр. 197). § 13. Теория мышечного сокращения (стр. 199). § 14. Формы механической реакции возбужденной мышцы при разных режимах ее деятельности (стр. 200). § 15. Одиночная волна напряжения и сокращения (стр. 202). § 16. Образование длительных сокращений и напряжений. Тетанус (стр. 204). § 17. Сила мышцы (стр. 209). § 18. Величина и скорость сокращения мышцы (стр. 211). § 19. Работа мышцы (стр. 213). § 20. Динамическая и статическая деятельность (стр. 216). § 21. Физиологические механизмы тонуса скелетных мышц (стр. 218). § 22. Деятельность мышц при движениях в суставах (стр. 219).

Глава X. Физиология центральной нервной системы *(профессор Е. К. Жуков, доценты Э. Б. Коссовская и Е. Б. Сологуб)* 220

§ 1. Основные функции центральной нервной системы (стр. 220)
Общая физиология центральной нервной системы 221
§ 2. Рефлекторный механизм деятельности центральной нервной системы (стр. 221). § 3. Проведение нервных импульсов по рефлекторной дуге (стр. 222). § 4. Особенности проведения возбуждения через нервные центры (стр. 224). § 5. Торможение в центральной нервной системе (стр. 230). § 6. Координация в деятельности центральной нервной системы и о кортикализации функций (стр. 240).

Частная физиология центральной нервной системы 240
§ 8. Понятие о сегментарных и надсегментарных образованиях центральной нервной системы и о кортикализации функций (стр. 240). § 9. Специфические и неспецифические отделы центральной нервной системы (стр. 242). § 10. Функции спинного мозга (стр. 244). § 11. Функции продолговатого и среднего мозга (стр. 246). § 12. Функции промежуточного мозга (стр. 249). § 13. Функции подкорковых узлов (стр. 250). § 14. Функции мозжечка (стр. 251). § 15. Вегетативная нервная система (стр. 253). § 16. Строение и функции коры больших полушарий головного мозга (стр. 257). § 17. Организация двигательной деятельности (стр. 267).

Глава XI. Высшая нервная деятельность (условные рефлексы) *(профессор Н. В. Зимкин)* 280
§ 1. Значение и общая характеристика методов исследования высшей нервной деятельности (стр. 280). § 2. Безусловные и условные рефлексы (стр. 284). § 3. Механизм и условия образования условных рефлексов (стр. 285). § 4. Виды условных рефлексов (стр. 290). § 5. Торможение, его виды и значение при условнорефлекторной деятельности (стр. 295). § 6. Динамика нервных процессов в коре больших полушарий (стр. 302). § 7. Типы высшей нервной деятельности (стр. 304). § 8. Фазовые состояния и нарушение взаимодействия между возбуждением и торможением (стр. 306). § 9. Роль высшей нервной деятельности в процессах приспособления организма (стр. 309).

Глава XII. Анализаторы *(профессор Н. В. Зимкин)* 309
§ 1. Общая характеристика деятельности анализаторов (стр. 309). § 2. Зрительный анализатор (стр. 317). § 3. Слуховой анализатор (стр. 327). § 4. Вестибулярный анализатор (стр. 331). § 5. Двигательный анализатор (стр. 335). § 6. Висцеральный, болевой, температурный, тактильный, обонятельный и вкусовой анализаторы (стр. 338). § 7. Значение различных анализаторов при занятиях физическими упражнениями (стр. 341).

Часть II

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФИЗИЧЕСКОГО ВОСПИТАНИЯ

Глава XIII. Физиологическая характеристика различных видов мышечной деятельности *(профессор В. С. Фарфель)* 342
§ 1. Позы тела и мышечная деятельность (стр. 342). § 2. Классификация физических упражнений (стр. 345). § 3. Движения циклического характера (стр. 346). § 4. Ациклические движения (стр. 356). § 5. Нестандартные физические упражнения (стр. 356).

Глава XIV. Физиологическая характеристика состояний организма, возникающих при спортивной деятельности *(доцент В. В. Васильева и др.)* 357
§ 1. Предстартовое состояние (стр. 358). § 2. Изменение состояния организма при разминке (стр. 362). § 3. Врабатывание (стр. 364). § 4. Устойчивое состояние (стр. 368). § 5. «Мертвая точка» и «второе дыхание» (стр. 370). § 6. Утомление *(профессор Е. К. Жуков)* (стр. 373). § 7. Восстановительные процессы (стр. 377).

Глава XV. Физиологические основы совершенствования двигательной деятельности в процессе физического воспитания *(доцент В. В. Васильева, профессор Н. В. Зимкин)* 384
§ 1. Развитие состояния тренированности *(доцент В. В. Васильева)* (стр. 384). § 2. Двигательный навык *(профессор Н. В. Зимкин)* (стр. 386). § 3. Физиологическая характеристика мышечной силы, скорости (быстроты) движений, выносливости и ловкости *(профессор Н. В. Зимкин)* (стр. 400). § 4. Физиологическая характеристика тренированности *(доцент В. В. Васильева)* (стр. 420). § 5. Физиологическое обоснование принципов тренировки *(доцент В. В. Васильева)* (стр. 443). § 6. Физиологическая характеристика перетренированности *(доцент В. В. Васильева)* (стр. 448).

Глава XVI. Физиологическая характеристика некоторых видов спорта *(доцент В. В. Васильева и др.)* 453
§ 1. Спортивная гимнастика *(доцент Ю. З. Захарьянц)* (стр. 453). § 2. Легкая атлетика (стр. 459). § 3. Лыжный спорт (стр. 467). § 4. Конькобежный спорт (стр. 475). § 5. Велосипедный спорт (стр. 477). § 6. Гребля (стр. 479). § 7. Плавание *(доцент Р. П. Грачева)* (стр. 482). § 8. Спортивные игры (стр. 485). § 9. Бокс (стр. 491). § 10. Тяжелая атлетика (стр. 493). § 11. Борьба (стр. 498). § 12. Искусственное снижение веса тела (стр. 500). § 13. Альпинизм *(профессор Е. К. Жуков)*. (стр. 501).

Глава XVII. Физиологическое обоснование массовых форм физических упражнений *(профессор Н. В. Зимкин)* 505
§ 1. Значение физических упражнений в условиях современной

жизни (стр. 505). § 2. Влияние физических упражнений на двигательные и вегетативные функции и на устойчивость организма по отношению к действию различных неблагоприятных факторов (стр. 506). § 3. Физиологическое обоснование утренних физических упражнений (стр. 509). § 4. Физиологическое обоснование производственной физической культуры (стр. 510).

Глава XVIII. Характеристика возрастных особенностей функций организма в связи с физическим воспитанием *(профессор А. Б. Гандельсман)* 513

§ 1. Возрастные периоды (стр. 513). § 2. Физиологические особенности детей, подростков и юношей (стр. 514). § 3. Физиологические особенности лиц среднего и пожилого возраста (стр. 525).

61769

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Редактор *Г. Б. Хотянова*
Художник *А. Н. Калиткин*
Художественный редактор *В. К. Сафронов*
Технический редактор *Н. В. Сысоева*
Корректор *А. Д. Полосова*

Сдано в производство 27/XI 1969 г.
А-02221. Подписано к печати 23/VI 1970 г.
Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типогр. № 2.
Печ. л. 33,5. Уч.-изд. л. 33,97. Бум. л. 16,75.
Тираж 50 000 экз. Издат. № 4088.
Цена 1 р. 37 к. Зак. 730.

Издательство «Физкультура и спорт»
Комитета по печати при Совете Министров СССР
Москва, К-6. Каляевская ул., 27

Ярославский полиграфкомбинат Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР. Ярославль, ул. Свободы, 97.