

**В. И. Евлахов, А. П. Пуговкин,
Т. Л. Рудакова, Л. Н. Шалковская**

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ СЕРДЦА

Учебное пособие

Под редакцией А. П. Пуговкина

Рекомендовано Учебно-методическим советом ГБОУ ВПО
«Санкт-Петербургский государственный педиатрический
медицинский университет» в качестве учебного пособия
для системы постдипломного образования врачей

Санкт-Петербург
СпецЛит
2015

Авторы:

Евлахов Вадим Иванович — доктор медицинских наук, ведущий научный сотрудник отдела физиологии висцеральных систем Института экспериментальной медицины Северо-Западного отделения РАМН;

Пуговкин Андрей Петрович — доктор биологических наук, профессор кафедры нормальной физиологии Санкт-Петербургской государственной педиатрической медицинской академии (научный редактор);

Рудакова Тамара Леонидовна — кандидат медицинских наук, доцент кафедры факультетской терапии Первого Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И. П. Павлова, старший научный сотрудник НИО ангиокардиологии ФГБУ «Федеральный медицинский исследовательский центр им. В. А. Алмазова»;

Шалковская Лариса Николаевна — кандидат медицинских наук, доцент кафедры нормальной физиологии Первого Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И. П. Павлова

Рецензенты:

Шляхто Евгений Владимирович — академик РАН, доктор медицинских наук, профессор;

Лытаев Сергей Александрович — доктор медицинских наук, профессор

Основы физиологии сердца : учебное пособие / О-75 В. И. Евлахов, А. П. Пуговкин, Т. Л. Рудакова, Л. Н. Шалковская. — Санкт-Петербург : СпецЛит, 2015. — 335 с.

ISBN 978-5-299-00608-7

Книга содержит сведения о строении, функциях, онтогенезе, регуляции функций сердца в норме и при функциональных нарушениях. Авторы стремились к синтезу классических представлений о природе сердечной деятельности, механизмах ее миогенной, рефлекторной и гуморальной регуляции, а также результатов современных физиологических, молекулярно-биологических и биохимических исследований. Особое внимание уделено физиологическому обоснованию наиболее распространенных инструментальных методов исследования электрической активности, биомеханики, насосной и эндокринной функций сердца (электро-, фоно- и эхокардиография, электромагнитная и ультразвуковая флоуметрия), а также вопросам интерпретации данных клинической функциональной диагностики и фундаментальных экспериментальных исследований.

Пособие предназначено для студентов биологических и медицинских вузов, аспирантов, клинических ординаторов, широкого круга биологов, исследователей, преподавателей и практикующих врачей.

УДК 612.17

ОГЛАВЛЕНИЕ

Условные сокращения	6
Предисловие	8
Предисловие редактора к первому изданию книги «Физиология сердца»	9
Глава 1. Механизмы сократительной активности и насосной функции сердца	11
1.1. Краткий очерк морфологии сердца	11
1.2. Происхождение автоматии сердца	22
1.3. Особенности строения проводящей системы сердца и распространения возбуждения в миокарде	24
1.4. Ионные механизмы возникновения мембранных потенциалов кардиомиоцитов и автоматии клеток — водителей ритма	29
1.5. Изменения возбудимости при генерации потенциалов действия и механизмы возникновения рефрактерности миокарда	49
1.6. Сопряжение возбуждения и сокращения в миокарде	54
1.7. Особенности сократимости и биомеханики сердечной мышцы	58
1.8. Сердечный цикл и его фазовая структура	62
1.9. Механизмы закрытия клапанов сердца и их патологические изменения	70
1.10. Диастолическая функция сердца	73
1.11. Артериальный и венный пульс как внешние проявления деятельности сердца	81
1.12. Взаимосвязь параметров насосной функции сердца с показателями системной и легочной гемодинамики	85
1.13. Венозный возврат крови к сердцу	90

1.14. Центральное венозное давление и объем циркулирующей крови	100
1.15. Системное артериальное давление	103
1.16. Общее периферическое сопротивление сосудов	107
1.17. Работа и коэффициент полезного действия сердца	110
1.18. Влияние условий гемодинамики в легких на величину сердечного выброса	113
Глава 2. Физиологические и клинические методы исследования сердца	117
2.1. Методы измерения сердечного выброса	117
2.2. Методы оценки сократимости миокарда	128
2.3. Принципы электрокардиографии	131
2.4. Векторная модель происхождения элементов электрокардиограммы	140
2.5. Формирование нормальной электрокардиограммы	145
2.6. Определение положения электрической оси сердца	156
2.7. Аускультация сердца и фонокардиография	160
2.8. Эхокардиография	168
Глава 3. Механизмы регуляции деятельности сердца	174
3.1. Миогенная регуляция	174
3.2. Закон Франка—Старлинга (гетерометрическая регуляция)	177
3.3. Эффект Анрепа (гомеометрическая регуляция)	181
3.4. Нейрогенная регуляция	186
3.5. Эффекты и механизмы влияния парасимпатических нервов на сердце	190
3.6. Эффекты и механизмы влияния симпатических нервов на сердце	195
3.7. Симпато-парасимпатические взаимодействия в регуляции деятельности сердца	200
3.8. Рефлекторные влияния на сердце	203
3.9. Центральная регуляция сердечной деятельности	220
3.10. Гуморальные влияния на сердце	229
Глава 4. Функциональные изменения деятельности сердца	237
4.1. Изменения деятельности сердца в условиях функциональных нагрузок	237

4.1.1. Ортостаз	237
4.1.2. Антиортостаз	244
4.1.3. Гипоксия	245
4.1.4. Повышенное барометрическое давление и гипероксия	248
4.1.5. Мышечная работа	250
4.2. Изменения сердечной деятельности в условиях стресса	253
4.3. Функциональные изменения ритма и проводимости сердца	257
Глава 5. Метаболизм миокарда и регуляция коронарного кровотока	266
5.1. Особенности обмена веществ в миокарде	266
5.2. Регуляция коронарного кровотока	268
5.3. Метаболическая регуляция коронарного кровотока	273
5.4. Нервная регуляция коронарного кровотока	276
5.5. Гуморальная регуляция коронарного кровотока	278
5.6. Миогенная регуляция	279
5.7. Ишемическая болезнь сердца и ее профилактика	281
5.8. Хирургическое лечение ишемической болезни сердца ...	284
Глава 6. Возрастные изменения сердца и сердечной деятельности	289
6.1. Миокард в эмбриогенезе	289
6.2. Развитие проводящей системы сердца и особенности сердечной деятельности плода	296
6.3. Кровообращение в период раннего постнатального развития	301
6.4. Особенности сердечной деятельности у подростков	310
6.5. Функции миокарда и старение организма	313
6.6. Возрастные особенности электрокардиограммы	315
Глава 7. Эндокринная функция сердца	324
Послесловие	330
Предметный указатель	331
Литература	334

УСЛОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

АВ	— атриовентрикулярный
АДд	— диастолическое артериальное давление
АДс	— систолическое артериальное давление
АДФ	— аденозиндифосфат
АМФ	— аденозинмонофосфат
АП	— артериальный проток
АПФ	— ангиотензин-превращающий фермент
АТФ	— аденозинтрифосфат
ВВ	— венозный возврат
ВИП	— вазоактивный интестинальный пептид
ВП	— венозный проток
ВПВ	— верхняя полая вена
ГТФ	— гуанозинтрифосфат
ДПП	— давление в правом предсердии
ИБС	— ишемическая болезнь сердца
КДД	— конечное диастолическое давление
КДО	— конечный диастолический объем
КДР	— конечный диастолический размер
КПД	— коэффициент полезного действия
КПМК	— количество потребленного миокардом кислорода
КСД	— конечное систолическое давление
КСО	— конечный систолический объем
КСР	— конечный систолический размер
ЛЖ	— левый желудочек
ЛП	— левое предсердие
МОК	— минутный объем кровообращения
МРТ	— магнитно-резонансная томография
НБПНПГ	— неполная блокада правой ножки пучка Гиса
НПВ	— нижняя полая вена
ОПСС	— общее периферическое сопротивление сосудов
ОРП	— относительный рефрактерный период

ОЦК	—	объем циркулирующей крови
ПД	—	пульсовое давление
ПЖ	—	правый желудочек
ПП	—	правое предсердие
ПЭТ	—	протонно-эмиссионная томография
СА	—	синоатриальный
САД	—	системное артериальное давление
СВ	—	сердечный выброс
СДН	—	среднее давление наполнения (сосудистой системы)
СНВ	—	сверхнормальная возбудимость
СПР	—	саркоплазматический ретикулум
УОЛЖ	—	ударный объем левого желудочка
УОС	—	ударный объем сердца
ФВ	—	фракция выброса
ФВЛЖ	—	фракция выброса левого желудочка
ФКГ	—	фонокардиограмма
цАМФ	—	циклический аденозинмонофосфат
ЦВД	—	центральное венозное давление
цГМФ	—	циклический гуанозинмонофосфат
ЦНС	—	центральная нервная система
ЧСС	—	частота сердечных сокращений
ЭКГ	—	электрокардиограмма
ЭОС	—	электрическая ось сердца
ЭРП	—	эффективный рефрактерный период
DHPR	—	дигидропиридиновый рецептор
LVSV	—	ударный объем левого желудочка
NPY	—	нейропептид Y
RyaR	—	рианодиновый рецептор

*Светлой памяти
выдающегося физиолога, академика РАМН
Бориса Ивановича Ткаченко (1931–2009)
повящают авторы эту книгу*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Со времени опубликования второго издания книги «Физиология сердца» прошло больше 10 лет. За это время ушел из жизни редактор книги Борис Иванович Ткаченко — выдающийся ученый, один из основателей отечественной научной школы по физиологии кровообращения, академик РАМН, заслуженный деятель науки РФ. Не стало и нашего товарища по прежнему авторскому коллективу, талантливого педагога и врача Сергея Викторовича Барабанова. Что касается книги, то она давно стала библиографической редкостью и заслужила положительные отзывы читателей.

В наш век информационных технологий 12 лет — очень большой срок. Поэтому авторы решили создать новую, полностью переработанную и дополненную по сравнению с предыдущей книгу по физиологии сердца. Авторы учли пожелания читателей, и на ее страницах читатель найдет немало клинических примеров, которые помогут понять основные физиологические принципы деятельности сердца и его регуляции. Поскольку сердце является центральным органом системы кровообращения, необходимо рассматривать его взаимосвязь с параметрами системной и легочной гемодинамики, что также нашло отражение на страницах новой книги.

Как и прежде, мы не ставили целью написание обычного учебника, равно как и научной монографии. Это путеводитель для будущих профессионалов. Надеемся, книга будет полезна студентам-медикам, аспирантам и клиническим ординаторам, физиологам, работающим в области физиологии кровообращения, преподавателям, а также врачам-кардиологам.

Авторы

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ КНИГИ «ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА»

Я согласился быть редактором данного учебного пособия по ряду причин. Еще У. Гарвей, впервые описавший в 1628 году систему кровообращения, в посвящении своего трактата королю Англии Карлу I писал: «Сердце — источник жизни, начало всего, солнце микрокосмоса, от которого зависит вся жизнь, вся свежесть и сила организма». Однако физиология сердца в современных учебниках по курсу нормальной физиологии описана довольно сжато, вследствие необходимости дать информацию обо всех органах и системах организма человека, а в соответствующих монографиях и руководствах (для специалистов-кардиологов) — слишком подробно. Поэтому промежуточный вариант между этими двумя информационными полюсами весьма полезен.

Авторы этого пособия являются специалистами-профессионалами и считают, что студентам, готовящимся стать профессиональными врачами, недостаточно сведений о сердце, изложенных в учебнике, и необходимо познавать основы своей специальности в более широком объеме, с тем чтобы в дальнейшем прибавлять к ним опыт и знания.

Убежден, что преподавание кардиофизиологии будущим или начинающим медикам должно быть ориентировано не только на клиническую, но и на превентивно-профилактическую медицину, с освещением механизмов адаптации и пограничных состояний. В отличие от экспериментатора-теоретика для практического врача одинаково значимы как статистически преобладающие, так и аберрантные, казуистические варианты физиологической нормы, поскольку каждый такой случай определяет состояние здоровья, а подчас и жизнь конкретного человека.

Это объясняет и определенные различия в освещении одних и тех же вопросов физиологами, терапевтами и хирургами.

Испытывая чувство глубокого уважения к читателю и ответственность за предлагаемый далее материал, я был строг и категоричен при редактировании этого учебного пособия. Поэтому если в нем будут замечены недочеты, это следствие либо наших совместных огрехов, либо несогласия авторов с мнением редактора. И в том, и в другом случае я заранее приношу извинения и буду благодарен читателям за критические замечания.

*Б. Ткаченко.
Санкт-Петербург, 1998 г.*

Глава 1

МЕХАНИЗМЫ СОКРАТИТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ И НАСОСНОЙ ФУНКЦИИ СЕРДЦА

1.1. Краткий очерк морфологии сердца

Сердце (рис. 1) является центральным органом системы кровообращения. Благодаря непрерывной сократительной деятельности сердечной мышцы осуществляется движение крови по сосудам и, следовательно, обеспечивается жизнедеятельность человека.

Сердце — полый мышечный орган, расположенный в грудной клетке, переднем средостении, так что его основание обращено к позвоночнику, а верхушка находится на уровне пятого левого межреберья книзу и внутрь от левого соска. Таким образом, продольная ось сердца проходит косо: справа и сверху вниз и влево. В результате сердце расположено в грудной клетке асимметрично: одна треть — вправо от срединной плоскости тела, а две трети — слева от нее. Асимметрия положения сердца проявляется также в том, что поверхность, обращенная кпереди, образуется главным образом стенкой правого желудочка и правого предсердия и лишь в малой степени передней стенкой левого желудочка. В клинической практике границы сердца определяются методами перкуссии или рентгеноскопии. Масса сердца взрослого человека составляет 0,40–0,46 % от массы тела (в среднем около 300 г).

Полость сердца человека подразделяется на четыре камеры: два предсердия и два желудочка. Левое предсердие и желудочек составляют вместе левое, или артериальное, сердце, перекачивающее артериальную кровь, а правое предсердие и желудочек — правое, или венозное, сердце, перекачивающее венозную кровь. Правое и левое предсердия отделены друг от друга перегородкой, также как правый и левый желудочки.

Между правым предсердием и правым желудочком, равно как левым предсердием и левым желудочком, имеются предсердно-желудочковые отверстия, через которые кровь направляется в желудочки во время их сокращения.

Эти отверстия снабжены створчатыми клапанами: правое предсердно-желудочковое отверстие — трехстворчатый, или

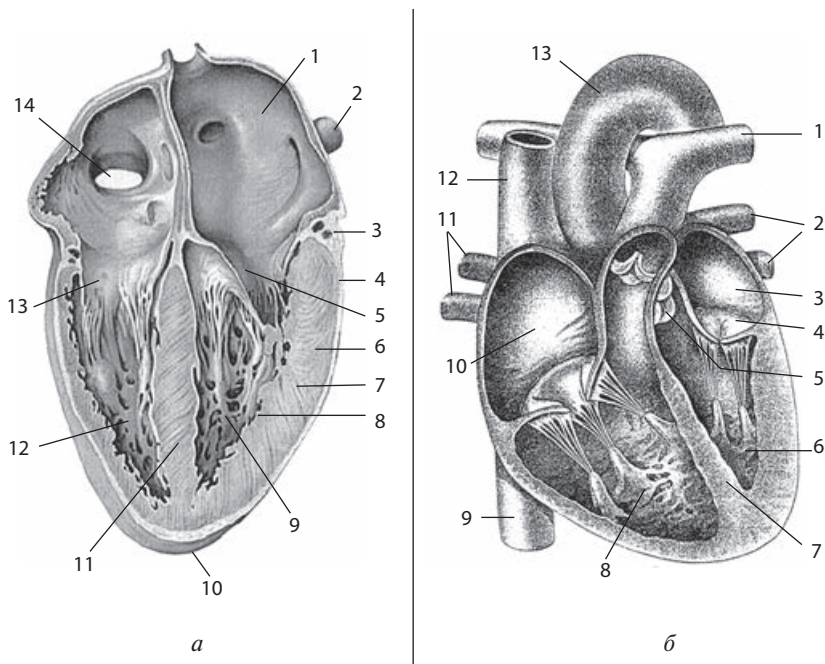


Рис. 1. Сердце млекопитающих:

а — поперечный разрез: 1 — левое предсердие; 2 — ветви левой легочной вены; 3 — париетальный листок перикарда; 4 — полость перикарда; 5 — митральный клапан; 6 — эпикард (висцеральный листок перикарда); 7 — миокард; 8 — эндокард; 9 — левый желудочек; 10 — верхушка; 11 — межжелудочковая перегородка; 12 — правый желудочек; 13 — трехстворчатый клапан; 14 — правое предсердие; *б* — внутреннее строение: 1 — легочная артерия; 2 — легочные вены; 3 — левое предсердие; 4 — левый предсердножелудочковый (двустворчатый) клапан; 5 — клапан аорты; 6 — левый желудочек; 7 — межжелудочковая перегородка; 8 — правый желудочек; 9 — нижняя полая вена; 10 — правое предсердие; 11 — легочные вены; 12 — верхняя полая вена; 13 — аорта

трикуспидальным, а левое предсердно-желудочковое отверстие — двустворчатым, или митральным. Во время расслабления желудочков створчатые клапаны открыты, тогда как во время сокращения желудочков эти клапаны закрывают предсердно-желудочковые отверстия, что препятствует обратному току крови из желудочков в предсердия.

От левого желудочка отходит аорта, по которой кровь устремляется в сосуды большого круга кровообращения, после чего по полым венам (верхней и нижней) возвращается в правое предсердие и далее в правый желудочек. Кроме того, в правое предсердие (через коронарный синус сердца) оттекает венозная кровь из тканей самого сердца. От правого желудочка отходит легочный ствол, по которому кровь поступает в малый круг кровообращения, а по четырем легочным венам возвращается в левое предсердие и левый желудочек. Таким образом, движение крови осуществляется по двум последовательно соединенным в сердце кругам кровообращения. Количество крови, протекающее за единицу времени через большой и малый круги кровообращения, в норме одинаково.

Основными прогрессивными признаками в общем ходе эволюции сердца у млекопитающих и человека являются:

— полное разделение большого и малого (легочного) кругов кровообращения;

— более полное объединение синусовой области с собственным предсердием, что достигается редукцией, часто еще в раннем эмбриональном периоде, обоих синусных клапанов;

— вторичное увеличение синусовой области в объеме и изменение наклона впадающих полых вен при развитии на их устьях миокардных наслоений;

— развитие у человека в эмбриогенезе на основе задне-нижнего конца правого синусового клапана специальных образований: клапана каудальной полой вены (евстасхиева), служащего для направления тока крови в овальное отверстие, и клапана венечного синуса (тебезиева);

— редукция левой краниальной полой вены и формирование венечного синуса, устье которого прикрывается или

специальной заслонкой (крупные четвероногие), или особым клапаном (человек);

— более полное втягивание в левое предсердие устья первичной легочной вены и формирование четырех ее первичных устьев; образование трех устьев у четвероногих и вторичное расхождение в стороны задних легочных вен у антропоидов с формированием четырех стволов;

— концентрация внутри сердечной сумки сильных миокардных наслоений на коллекторных стволах легочных вен, формирующих специальные манжеты;

— заметная редукция ушек предсердий, особенно сильно выраженная на левом;

— стабилизация положения, формы и величины створок в предсердно-желудочковых клапанах: трех в правом и двух в левом в соответствии с условиями внутрисердечной гемодинамики;

— образование высокой и расширенной восходящей аорты при очень крутой ее дуге и формирование на границе второго излома с нисходящей аортой специфического пороогообразного перешейка у человека. Данные особенности строения создают особые гемодинамические условия — своеобразную запруду с повышенным давлением — для направления потока крови вертикально к голове с крупным головным мозгом;

— тенденция у человека к смещению устьев обеих вечных артерий сердца из кармашков аортального клапана выше, непосредственно на начальную часть самой аорты (освобождение их от прикрытия полулунными створками), что создает условия для сохранения высокой величины коронарного кровотока в диастолу;

— формирование относительно крупного овального отверстия и относительно слабой проходимости артериального протока (при его ответвлении из самой конечной части легочной артерии) у антропоидов. Это позволяет быстрее переключать плацентарное кровообращение на постоянное;

— формирование у высших плацентарных в клапане овального отверстия во второй половине эмбриональной жизни

особой, циркулярно расположенной сердечной мускулатуры, развитой особенно у антропоидов. Это позволяет регулировать у плода ток крови через овальное отверстие в зависимости от фаз сокращения предсердий. Прогрессивное развитие сердечной мускулатуры к рождению тем самым как бы предварительно разобщает функционально обе половины во время систолы;

— формирование на конце клапана овального отверстия во второй половине эмбриональной жизни у крупных форм млекопитающих особых эластичных сетевидных образований, помогающих закрытию при рождении овального отверстия;

— высвобождение основания сердца от облегающей его сердечной сумки с образованием серозных выростов у человека, что позволяет сердцу более свободно совершать свои движения.

Сердце окружено околосердечной сумкой, или *перикардом*, который имеет два листка: внутренний (висцеральный) и наружный (париетальный). Между этими листками образуется щелевидная перикардиальная полость, выстланная мезотелием и содержащая небольшое количество серозной жидкости (в норме около 30–50 мл). Эта жидкость уменьшает взаимное трение листков перикарда при сокращениях сердца. Париетальный листок перикарда переходит в адвентицию крупных сосудов, а спереди прикрепляется к грудице. Висцеральный листок перикарда образует наружную оболочку сердца — *эпикард*.

Внутренняя оболочка сердца — *эндокард* — выстилает полости сердца изнутри. Она образована соединительно-тканными элементами, гладкомышечными клетками и эпителиальной тканью (эндотелием), покрывающей поверхность эндокарда, обращенную в полость сердца. Складки (дубликатуры) эндокарда образуют клапаны сердца. Между правым предсердием и правым желудочком располагается трехстворчатый, или трикуспидальный, клапан, а между левым предсердием и левым желудочком — двустворчатый, или митральный. В проксимальных отделах аорты и легочного ствола расположены полулунные клапаны, каждый из

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ СЕРДЦА

Учебное пособие

Под редакцией А. П. Пуговкина

Редактор *Гриб А. А.*
Корректор *Русанова Е. С.*
Верстка *Антоновой Е. А.*

Подписано в печать 20.10.2014. Формат 60 × 88 ¹/₁₆.
Печ. л. 21,0. Тираж 1000 экз. Заказ №

ООО «Издательство „СпецЛит“».
190103, Санкт-Петербург, 10-я Красноармейская ул., 15.
Тел.: (812)495-38-94, 495-36-09, 495-36-12
<http://speclit.spb.ru>

Отпечатано в типографии «L-PRINT»,
192007, Санкт-Петербург, Лиговский пр., 201, лит А, пом. 3Н.

ISBN 978-5-299-00608-7



9 785299 006087