

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

ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ СЕРДЦА

*Учебное пособие для студентов медицинских вузов
и клинических ординаторов*

Санкт-Петербург
СпецЛит
2019

Авторы:

Пуговкин Андрей Петрович — доктор биологических наук, профессор кафедры нормальной физиологии Санкт-Петербургской государственной педиатрической медицинской академии и кафедры биотехнических систем Санкт-Петербургского государственного электротехнического университета «ЛЭТИ»;

Евлахов Вадим Иванович — доктор медицинских наук, заведующий лабораторией физиологии висцеральных систем ФГБНУ Института экспериментальной медицины, доцент кафедры нормальной физиологии Первого Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И. П. Павлова;

Рудакова Тамара Леонидовна — кандидат медицинских наук, доцент кафедры терапии факультетской Первого Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И. П. Павлова;

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

Введение в физиологию сердца : учебное пособие / А. П. Пуговкин, В. И. Евлахов, Т. Л. Рудакова, Л. Н. Шалковская. — Санкт-Петербург : СпецЛит, 2019. — 311 с.

ISBN 978-5-299-01043-5

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
Глава 1. Механизмы сократительной активности и насосной функции сердца	9
1.1. Краткий очерк морфологии сердца	9
1.2. Происхождение автоматии сердца	18
1.3. Особенности строения проводящей системы сердца и распространения возбуждения в миокарде	20
1.4. Ионные механизмы возникновения мембранных потенциалов кардиомиоцитов и автоматии клеток – водителей ритма	20
1.5. Изменения возбудимости при генерации потенциалов действия и механизмы возникновения рефрактерности миокарда	42
1.6. Сопряжение возбуждения и сокращения в миокарде .	45
1.7. Особенности сократимости и биомеханики сердечной мышцы	49
1.8. Сердечный цикл и его фазовая структура	53
1.9. Механизмы закрытия клапанов сердца и их патологические изменения	60
1.10. Диастолическая функция сердца	62
1.11. Артериальный и венозный пульс как внешние проявления деятельности сердца	69
1.12. Взаимосвязь параметров насосной функции сердца с показателями системной и легочной гемодинамики	72
1.13. Венозный возврат крови к сердцу	77
1.14. Центральное венозное давление и объем циркулирующей крови	85
1.15. Системное артериальное давление	88
1.16. Общее периферическое сопротивление сосудов	91
1.17. Работа и коэффициент полезного действия сердца ...	95

1.18. Влияние условий гемодинамики в легких на величину сердечного выброса.....	97
Глава 2. Физиологические и клинические методы исследования сердца	101
2.1. Методы измерения сердечного выброса	101
2.2. Методы оценки сократимости миокарда	110
2.2.1. Оценка сократимости миокарда левого желудочка	110
2.2.2. Особенности оценки сократимости миокарда правого желудочка	113
2.3. Принципы электрокардиографии	117
2.4. Векторная модель происхождения элементов электрокардиограммы.....	125
2.5. Формирование нормальной электрокардиограммы ...	129
2.6. Определение положения электрической оси сердца ...	139
2.7. Аускультация сердца и фонокардиография	142
2.8. Эхокардиография	149
Глава 3. Механизмы регуляции деятельности сердца	154
3.1. Миогенная регуляция	154
3.2. Закон Франка—Старлинга (гетерометрическая регуляция)	157
3.3. Эффект Анрепа (гомеометрическая регуляция).....	160
3.4. Нейрогенная регуляция	165
3.5. Эффекты и механизмы влияния парасимпатических нервов на сердце	169
3.6. Эффекты и механизмы влияния симпатических нервов на сердце	173
3.7. Симпато-парасимпатические взаимодействия в регуляции деятельности сердца	178
3.8. Рефлекторные влияния на сердце	181
3.9. Центральная регуляция сердечной деятельности	196
3.10. Гуморальные влияния на сердце	204
Глава 4. Функциональные изменения деятельности сердца ...	211
4.1. Изменения деятельности сердца в условиях функциональных нагрузок	211
4.1.1. Ортостаз	211
4.1.2. Антиортостаз	217
4.1.3. Гипоксия	218

4.1.4. Повышенное барометрическое давление и гипе- роксия	220
4.1.5. Мышечная работа и «спортивное сердце»	222
4.1.6. Влияние невесомости на систему кровообра- щения и деятельность сердца	226
4.2. Изменения сердечной деятельности в условиях стресса	228
4.3. Функциональные изменения ритма и проводимости сердца	231
4.4. Патологические изменения возбудимости миокарда ...	239
Глава 5. Метаболизм миокарда и регуляция коронарного кро- вотока	243
5.1. Особенности обмена веществ в миокарде	243
5.2. Регуляция коронарного кровотока	245
5.3. Метаболическая регуляция коронарного кровотока ...	250
5.4. Нервная регуляция коронарного кровотока	252
5.5. Гуморальная регуляция коронарного кровотока	254
5.6. Миогенная регуляция	255
5.7. Ишемическая болезнь сердца и ее профилактика	257
5.8. Хирургическое лечение ишемической болезни сердца .	261
Глава 6. Возрастные изменения сердца и сердечной деятель- ности	266
6.1. Миокард в эмбриогенезе	266
6.2. Развитие проводящей системы сердца и особенности сердечной деятельности плода	272
6.3. Кровообращение в период раннего постнатального раз- вития	277
6.4. Особенности сердечной деятельности у подростков ...	285
6.5. Функции миокарда и старение организма	288
6.6. Возрастные особенности электрокардиограммы	290
Глава 7. Эндокринная функция сердца	298
Послесловие	304
Предметный указатель	305
Литература	308

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
RyаR	—	рианодинновый рецептор

ПРЕДИСЛОВИЕ

Со времени опубликования книги «Основы физиологии сердца» прошло пять лет. Она заслужила положительные отзывы читателей. Учитывая также их замечания и пожелания, авторы представляют переработанную версию книги. Примечательно, что ее подготовка осуществлялась в 2018 г. — в год 390 годовщины открытия кровообращения В. Гарвеем.

В книге рассмотрены современные клеточные и молекулярные механизмы работы и регуляции сердца. Безусловно, сохранены разделы, касающиеся базисных миогенных, рефлекторных и гуморальных механизмов регуляции сердечной деятельности. Добавлены разделы, посвященные вопросам оценки сократимости миокарда правого желудочка, «спортивного сердца», адаптации сердечной деятельности к условиям невесомости, современных подходов к лечению ишемической болезни сердца, фибрилляции предсердий. Поскольку сердце является центральным органом системы кровообращения, необходимо рассматривать взаимосвязь его деятельности с параметрами системной и легочной гемодинамики, что также нашло отражение на страницах второго издания книги.

Как и прежде, мы не ставили целью написание обычного учебника, равно как и научной монографии. Это путеводитель для будущих профессионалов, в котором отражены не только известные факты физиологии сердца, но и поставлены вопросы для будущих поколений исследователей.

Проблемы, связанные с патологией сердечно-сосудистой системы, остаются актуальными, несмотря на убедительные успехи современной медицины. Каждый второй житель Земли старше 60 лет страдает сердечно-сосудистыми болезнями, смертность от которых превышает 12 млн человек в год. В России на долю кардиоваскулярных заболеваний приходится 60 % смертности взрослого населения (более 500 000 человек в 1916 г., из которых $\frac{2}{3}$ случаев составляют нарушения коронарного кровообращения). В то же время, достижения кардиофармакологии и кардиохирургии создают предпосылки для снижения этих драматических показателей. Обязательным условием этого является углубление знаний по физиологии сердца.

Надеемся, книга будет полезна студентам-медикам, аспирантам и клиническим ординаторам, физиологам, работающим в области физиологии кровообращения, преподавателям, а также врачам-кардиологам.

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.

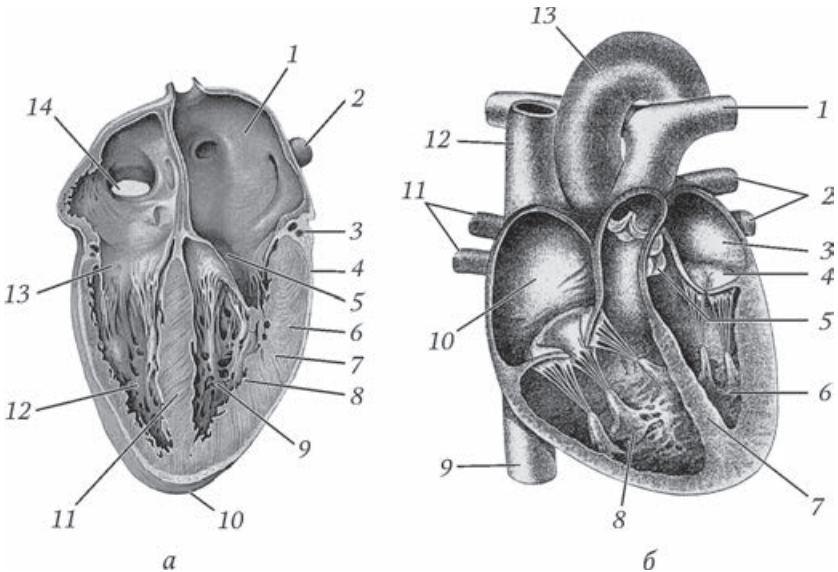


Рис. 1. Сердце млекопитающих:

a – 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

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 — трехстворчатым, или 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

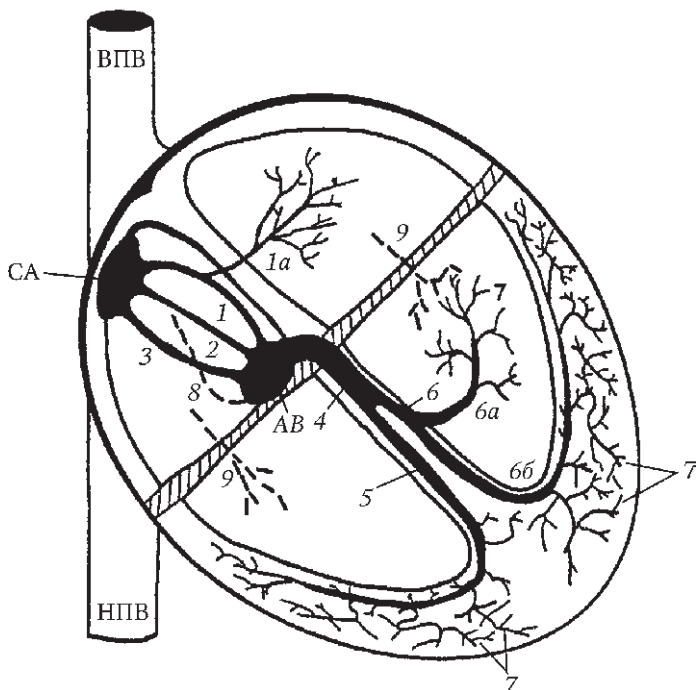


Рис. 3. Проводящая система сердца:

ВПВ — верхняя полая вена; НПВ — нижняя полая вена; штриховка — фиброзная ткань между миокардом предсердий или желудочков; СА — синусатриальный узел; АВ — атриовентрикулярный узел

Основные проводящие пути: 1 — передний межузловой тракт; 1а — межпредсердный пучок Бахмана; 2 — средний межузловой тракт Венкебаха; 3 — задний межузловой тракт Тореля; 4 — общий ствол предсердно-желудочкового пучка (пучка Гиса); 5 — правая ножка пучка Гиса; 6 — левая ножка пучка Гиса; 6а — передневерхняя ветвь левой ножки пучка Гиса; 6б — задненижняя ветвь левой ножки пучка Гиса; 7 — субэндокардиальные волокна Пуркинью. Дополнительные (аномальные) проводящие пути: 8 — пучок Джеймса; 9 — пучки Кента

венным путем проведения возбуждения от предсердий к желудочкам. Он отходит от атриовентрикулярного узла общим стволом и проникает через фиброзную ткань, разделяющую предсердия и желудочки, в межжелудочковую перегородку. Здесь пучок Гиса разделяется на две ножки — правую и левую, идущие к соответствующим желудочкам, причем левая ножка делится на две ветви: передневерхнюю и задненижнюю. Эти разветвления пучка Гиса проходят под эндокар-

- Теплов С. И.* Нейрогенная регуляция кровоснабжения сердца и головного мозга. — Л. : Наука, 1980. — 130 с.
- Ткаченко Б. И.* Венозное кровообращение. — Л. : Медицина, 1979. — 222 с.
- Ткаченко Б. И., Евлахов В. И., Пуговкин А. П., Табаров М. С.* Гемодинамика при сочетанных воздействиях. — СПб. — Душанбе, 1996. — 248 с.
- Ткаченко Б. И., Поленов С. А., Агнаев А. К.* Кардиоваскулярные рефлекссы. — Л. : Наука, 1975. — 232 с.
- Трубецкой А. В.* Кровоснабжение миокарда // Руководство по физиологии. Физиология кровообращения. Физиология сосудистой системы: под ред. Б. И. Ткаченко. — Л. : Наука, 1984. — С. 382—402.
- Удельнов М. Г.* Физиология сердца. — М. : МГУ, 1975. — 301 с.
- Уиггерс К.* Динамика кровообращения: пер. с англ. — М. : Медгиз, 1963. — 134 с.
- Физиология и патофизиология сердца / под ред. Н. Сперелакиса ; пер. с англ. — М. : Медицина, 1990. Т. 1—2.
- Фолков Б., Нил Э.* Кровообращение: пер. с англ. — М. : Медицина, 1976. — 463 с.
- Швалев В. Н., Сосунов А. А., Гуски Г.* Морфологические основы иннервации сердца. — М. : Наука, 1992. — 368 с.

ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ СЕРДЦА

Учебное пособие

Редактор *Пугачева Н. Г.*
Корректор *Полушкина В. В.*
Верстка *Тархановой А. П.*

Подписано в печать 26.08.2019. Формат 60 × 88^{1/16}.
Печ. л. 19,5. 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 ООО «Литография Принт»,
191119, Санкт-Петербург, Днепропетровская ул., д. 8