

HYDRODYNAMIC BASIS OF CIRCULATION

V. I. KAPEL'KO

Physical basis of the organization of blood circulation, its similarity to and difference from other hydrodynamic systems are reviewed. The correspondence between the structure and functions of various parts of the circulatory system and the tasks necessary for successful operation of the system has been highlighted. The main control mechanisms that maintain stability of blood circulation are also briefly discussed.

Рассмотрена физическая основа организации системы кровообращения, ее сходство и отличия от других гидродинамических систем. Подчеркнуто соответствие структуры и функций отдельных звеньев системы тем задачам, которые необходимы для успешной деятельности системы.

© Капелько В.И., 1996

ГИДРОДИНАМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ¹

В. И. КАПЕЛЬКО

Московский государственный институт радиоэлектроники и автоматики (технический университет)

Организм человека и животных представляет собой сложную систему, состоящую из ряда несколько более простых систем, координированно взаимодействующих между собой. Каждая из них сформировалась в процессе эволюции для выполнения определенной задачи. В частности, система кровообращения служит для постоянного снабжения клеток питательными веществами и газами, для обмена продуктами жизнедеятельности клеток, а также переноса тепла. Система организована и управляется на основе тех же основных законов физики и химии, которые известны для всех остальных проявлений бытия на Земле. Устройство системы кровообращения принципиально одинаково у человека и высших млекопитающих, имеющиеся различия обусловлены в основном различными размерами и массой тела.

1. ФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФУНКЦИИ СИСТЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Организация системы, ее структура всегда подчинены функциональной задаче. Поскольку основной задачей системы кровообращения является обменная функция, система представляет собой разветвленную и замкнутую цепь сосудов различного калибра. В этом она весьма сходна с водопроводной системой, также предназначенной для обмена водой и теплом между источником и многочисленными потребителями. В обеих системах движущей силой является давление, создаваемое на входе в систему, вернее, разность давлений на входе в систему и в участках выхода. Этой цели служит генератор давления, которым в системе кровообращения является сердце, а в водопроводной системе – насос. Движение жидкости или крови всегда происходит от участка с более высоким давлением к участку со сниженным давлением. Поэтому движение крови подчиняется принципиально тем же закономерностям, которые определяют движение жидкости в любой гидродинамической системе.

Скорость движения жидкости в системе трубок круглого сечения характеризуется простой формулой Ома:

$$Q = \frac{\Delta P}{R}, \quad (1)$$

¹ Предметом статьи является сосудистое звено системы, деятельность сердца рассмотрена лишь вкратце.

где Q — это величина потока, ΔP — градиент (разница) давления между любыми участками системы и R — сопротивление трубок. Таким образом, величина потока, представляющая объем в единицу времени, прямо пропорциональна градиенту давления и обратно пропорциональна сопротивлению. Однако наряду со столь близким сходством между системами водоснабжения домов и кровообращения в организме существуют и по крайней мере два принципиальных различия. Они обусловлены различными задачами этих систем.

1) Система водопровода устроена так, что при открытии крана, то есть при уменьшении сопротивления в каком-либо участке, вода периодически изливается в окружающее пространство. После использования вода сливается через канализационную сеть. Система кровообращения же является постоянно замкнутой системой (кровотечение — это следствие повреждения системы). В ней обмен водой с окружающей сосуды тканью происходит непосредственно через стенки сосуда благодаря наличию в них мельчайших пор, пропускающих мелкие молекулы воды. Это позволяет удерживать в движущейся по сосуду крови клетки и белки.

2) В системе водоснабжения необходимость увеличить приток воды обеспечивается посредством повышения давления на входе в систему, поскольку невозможно существенно уменьшить сопротивление металлических труб. В системе кровообращения, наоборот, изменение скорости потока происходит главным образом благодаря соответствующим изменениям сопротивления кровеносных сосудов, уменьшение его согласно формуле (1) немедленно приведет к увеличению потока даже при неизменном давлении. Это важнейшее преимущество системы кровообращения, позволяющее повышать величину потока в системе в 3 — 5 раз (а в мышцах — даже в 50 — 70 раз) без изменения давления.

Функция газообмена требует наличия в системе кровообращения двух замкнутых кругов: в так называемом малом круге происходит поглощение из воздуха кислорода и отдача углекислого газа, а в большом, наоборот, переход кислорода в ткани и углекислого газа из тканей в кровь. В большом круге выходящий из левого желудочка сердца поток крови проходит через аорту, артерии, капилляры и вены и возвращается обратно, но уже в правую половину сердца, откуда он поступает в малый круг, расположенный в легких, а оттуда вновь к левой половине сердца. Назначение основных звеньев системы кровообращения представлено на рис. 1.

Таким образом, однонаправленный поток в системе существует при постепенном снижении давления в сосудах большого круга от левого желудочка до правого предсердия. Рис. 2 показывает, что основное снижение давления в системе происходит после артерий и артериол. Давление в системе кровообращения принято измерять в миллиметрах


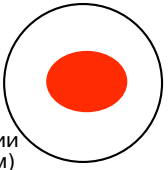
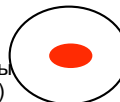

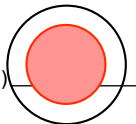
Структура (диаметр сосуда)	Задача
Сердце 	Создание высокого давления в системе
Артерии (≈ 2 мм) 	Проведение крови к капиллярам; создание переменного сопротивления
Артериолы (≈ 60 мкм) 	Регуляция тканевого кровоснабжения
Капилляры (≈ 5 мкм) 	Обмен газами и субстратами между кровью и тканью
Вены (≈ 0.5 мм) 	Депонирование крови и ее транспорт к сердцу

Рис. 1. Назначение и основные характеристики отдельных звеньев системы кровообращения.

ртутного столба (мм рт.ст.). В аорте и артериях давление колеблется соответственно фазам деятельности сердца, величина среднего давления в аорте составляет 100 мм рт.ст., а в крупных венах, приносящих кровь к правому предсердию, — приблизительно 5 мм рт.ст. Таким образом, разность давления на входе и выходе равна 95 мм рт.ст.



Рис. 2. Схема снижения давления в системе кровообращения.

Скорость потока в сосудах представляет один из важнейших параметров системы, она определяется основной задачей системы – обеспечить адекватный обмен между кровью и тканями. Относительно невысокая скорость диффузии газов и основных химических веществ через стенки капилляров и клеток диктует потребность в низкой скорости потока в мельчайших сосудах – капиллярах. Скорость потока в них, при которой обмен происходит оптимально, равна 0,3 мм/с. Поэтому поддержание именно такой скорости потока в капиллярах является важнейшей задачей системы управления.

Линейная скорость V потока в сосуде определяется отношением объемной скорости Q и площади поперечного сечения сосуда S :

$$V = \frac{Q}{S}. \quad (2)$$

Из этой формулы следует, что чем меньше калибр сосуда, тем больше должна быть линейная скорость. Это действительно так для системы последовательно соединенных трубок (рис. 3). Но в реальных условиях скорость потока наивысшая в аорте, она постепенно понижается по мере перехода от артерий к капиллярам, а затем вновь повышается. Значит, существуют иные факторы, определяющие линейную скорость потока, в частности ветвление сосудов. В самом деле, если аорта одна, а крупных артерий несколько, то артерий меньшего калибра уже десятки и сотни, артериол – сотни тысяч, а капилляров – 40 миллиардов. Иными словами, на каждом снижающемся уровне системы подключается большое число параллельно включенных сосудов. Известно, что общее сопротивление участка обратно пропорционально количеству сосудов данного калибра, соединенных параллельно.

Значит, общее сопротивление участка уменьшается при переходе от более крупных сосудов к мелким, но более многочисленным, и это сопровождается снижением линейной скорости потока при переходе от артерий к капиллярам. Она затем возрастает по мере уменьшения количества параллельно соединенных сосудов в венозной сети.

Наличие в крови белков и клеток, в основном эритроцитов, существенно влияет на линейную



Рис. 3. Соотношение диаметра сосуда и линейной скорости потока.

скорость потока в сосудах. Вязкость среды, зависящая от силы сцепления между молекулами, для крови примерно в 4 раза выше, чем для воды. Понятно, что повышенная вязкость должна замедлять скорость потока, особенно у стенок сосуда. Поэтому линейная скорость потока в сосуде наибольшая в центре и уменьшается по мере приближения к стенкам. Поток как бы разделяется на слои и носит название “ламинарный”. Сопротивление движению крови R определяется размерами сосуда, а также зависит от вязкости крови:

$$R = \frac{8\eta l}{\pi r^4}, \quad (3)$$

где l – длина сосуда, η – вязкость и r – радиус. Подставляя значение сопротивления в формулы (1) и (2), можно получить более развернутые формулы, определяющие объемную и линейную скорость кровотока:

$$Q = \frac{\Delta P}{R} = \frac{\Delta P \pi r^4}{8\eta l}, \quad (4)$$

$$V = \frac{Q}{S} = \frac{\Delta P \pi r^4}{8\eta l} : \pi r^2 = \frac{\Delta P \pi r^2}{8\eta l}. \quad (5)$$

Таким образом, как объемная, так и линейная скорость потока обратно пропорциональна длине сосуда и вязкости крови и прямо пропорциональна градиенту давления, но в разной степени зависит от диаметра сосуда.

II. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СОСУДИСТОЙ СЕТИ

Структура и классификация сосудов

Структура сосудистой сети подчинена выполнению основной задачи – кровоснабжению всех участков тела при оптимальной скорости потока в капиллярах. Поэтому сосудистую сеть вполне правомерно можно сравнить с деревом, имеющим крупный основной ствол, от которого отходят крупные, а затем все более мелкие ветви, на ветвях располагаются листья, в которых происходят обменные процессы. В сосудистой сети роль ветвей выполняют артерии, а роль листьев выполняют мельчайшие сосуды – капилляры, через стенку которых происходит обмен между кровью и тканью. В классификации сосудов, основанной на их функциональной роли, капилляры обозначают как обменные сосуды.

Линейная скорость потока при выбросе крови из сердца во много раз выше. Ее снижение происходит постепенно, по мере ветвления сосудов и подключения все большего числа параллельно соединенных мелких сосудов. Одновременно снижается и давление в сосудах (рис. 2). Таким образом, артерии, располагающиеся между аортой и капиллярной сетью, выполняют две функции: они доводят

кровь до капиллярных сетей во всех участках тела, а также служат участками сопротивления (резисторами), ограничивающими линейную скорость потока. Чем меньше диаметр сосуда, тем сильнее снижается линейная скорость потока (формула (5)). Особенно важная роль в этом плане принадлежит самым мелким артериям — артериолам, концевые артериолы при сокращении способны полностью закрывать просвет, тем самым прекращая доступ крови в прилегающую капиллярную сеть.

В соответствии с функциональной ролью относительно крупные артерии классифицируют как проводниковые сосуды, мелкие артерии и крупные артериолы — как резистивные сосуды, а конечные артериолы — как сфинктеры. Аорта имеет особое назначение: она служит резервуаром, в который поступает выбрасываемая из сердца порция крови. Поскольку этот процесс ограничен во времени, аорта за это время должна вместить весь (ударный) объем, изгоняемый левым желудочком (для человека это около 75 мл). Поэтому она обладает способностью расширяться в момент поступления крови благодаря наличию в ее стенках эластиновых волокон. Потенциальная энергия, аккумулированная стенками аорты, после завершения изгнания обеспечивает передвижение этой массы крови в прилегающие крупные артерии. Такая функциональная роль аорты позволяет классифицировать ее как амортизирующий сосуд.

Прошедшая через капилляры в разных участках тела кровь собирается в венозной сети, сначала в мелкие, потом во все более крупные вены. В соответствии с формулой (5) это сопровождается постепенным увеличением линейной скорости потока. Таким образом, если в артериальной части русла происходит постепенное снижение скорости потока и давления, то в венозной части продолжающееся снижение давления уже сочетается с повышением скорости потока. Кроме проведения крови от капилляров, вены еще и регулируют скорость притока крови к сердцу. Эта функция оказывается возможной благодаря тому, что вены имеют относительно тонкие стенки и могут легко растягиваться, при растяжении происходит снижение давления, поэтому линейная скорость потока (согласно формуле (5)) может замедляться. Замедление притока крови к сердцу происходит потому, что в каждый данный момент времени в венах скапливается большее количество крови. Вены, таким образом, выполняют функцию своеобразного резервуара, отток из которого к сердцу может регулировать общую скорость движения крови в системе. Поэтому вены определяют как емкостные сосуды.

Наконец, в системе кровообращения имеются еще особые сосуды, выполняющие необходимую роль шунта между артериальной и венозной частями системы, минуя капилляры. Этот сброс может быть полезным для деятельности системы в некото-

рых случаях, например при слишком большом увеличении давления или скорости потока в артериях. Это чревато увеличением скорости потока в капиллярах, что может сделать неэффективным обмен. Для предотвращения этого и служат так называемые шунтирующие сосуды. По ним также направляется поток при сильном локальном охлаждении участка, сопровождающемся закрытием сфинктеров. Сложное соотношение диаметра сосудов, давления и скорости потока в них (табл. 1) определяет их функцию в сосудистой сети.

Таблица 1. Основные характеристики сосудов [1]

Сосуд	Линейная скорость, см/с	Радиус сосуда, мм	Толщина стенки, мм	Среднее давление, мм рт.ст.	Сопротивление, %*	Емкость, %*
Аорта	20	13	2	100	3	< 1
Артерии	5	2	1	90	19	15
Артериолы	0,3	0,06	0,03	60	47	3
Капилляры	0,03	0,005	0,001	30	27	7
Венулы	3	0,01	0,002	15	4	12
Вены	10	0,5	0,5	10	< 1	63

* За 100% приняты суммарные величины систем.

Регуляция артериального сопротивления

Важнейшее значение сопротивления сосудистой сети (формула (1)) диктует необходимость его стабилизации и регуляции. Сопротивление сети определяется в основном сопротивлением артериальной части русла, а оно, в свою очередь, зависит от степени сокращения гладких мышц, составляющих стенки малых артерий и артериол. Отличительной особенностью гладких мышц вообще является их способность длительное время сохранять состояние сокращения определенной степени. Это сокращение называется тонусом. Поскольку артерии всегда находятся в состоянии сокращения, можно сказать, что они обладают определенным тонусом. Он же составляет значительную часть сопротивления артериального русла, что позволяет устойчиво поддерживать стабильное артериальное давление (АД). Длительно повышенный тонус резистивных сосудов создает условия для возникновения гипертонии.

Вместе с тем артериальный тонус должен быть регулируемым для изменения объемной скорости потока во всей кровеносной системе или минутного объема сердца (формула (1)). Кроме того, он может быть неодинаковым в различных участках тела — ведь работа мышц или мозга требует усиленного кровоснабжения. Стабильность и регулируемость как общего тонуса артерий, так и локального тонуса

артериол обеспечивается сочетанием различных механизмов. Наличие постоянного тонуса артерий обеспечивается способностью гладкомышечных клеток самопроизвольно возбуждаться, что запускает процесс их сокращения. Частота возбуждений весьма низка, но, поскольку и сокращение происходит медленно, это оказывается достаточным для сохранения постоянного тонуса. Способность к спонтанному, то есть не вызываемому нервными импульсами, возбуждению обозначается как миогенный автоматизм. Нервные импульсы, приходящие по симпатическим нервным волокнам, способны изменять частоту возбуждений клеток и тем самым влиять на величину артериального тонуса.

Тонус также регулируется гуморальными, то есть находящимися в крови, веществами — ацетилхолином, брадикинином, простагландинами и др. Эти локально вырабатываемые вещества призваны повлиять на сосудистый тонус именно этого бассейна. Их влияние реализуется через эндотелий — тонкий слой клеток, находящийся между кровью и гладкомышечным слоем стенки артерий. Эндотелий непосредственно контактирует с гуморальными регуляторами и, в свою очередь, вырабатывает вещества, обозначаемые как эндотелийзависимые факторы расслабления. Они способны изменять тонус гладкомышечных клеток.

Наконец, важным каналом регуляции тонуса является тканевая регуляция. Она предназначена для регуляции кровоснабжения органа или мышечной ткани и реализуется благодаря механизму обратной связи, существующему между степенью энергозатрат в клетках и кровоснабжением ткани. Энергия, используемая для функции (работы), аккумулирована в фосфатных связях АТФ (аденозин-3-фосфорной кислоты). При достаточном притоке кислорода к “энергетическим станциям клетки” — митохондриям — скорость ресинтеза АТФ соответствует скорости его распада и энергетический баланс клетки не нарушается. При недостатке кислорода продукт распада АТФ — аденозин — выходит из клеток и оказывает сильное расслабляющее действие на гладкомышечные клетки артериол. При повышении его концентрации вблизи артериол их тонус снижается, в капиллярную сеть поступает увеличенное количество крови, насыщенной кислородом, процесс окислительного рефосфорилирования АТФ вновь обеспечивает достаточный ресинтез АТФ и выход аденозина прекращается. Возможно участие этого механизма обратной связи и при нормальной работе мышц, требующей усиленного кровоснабжения, — при так называемой рабочей гиперемии.

Обменная функция капилляров

Капилляры для выполнения своей функции должны отвечать следующим требованиям: 1) иметь очень тонкие стенки, что сильно облегчает обмен

газов и субстратов, и 2) иметь тесный контакт с клетками, что обеспечивается высокой плотностью капилляров.

Количество капилляров в организме человека около 40 млрд. Все капилляры большого круга имеют примерно одинаковые размеры: длина 0,75 мм, диаметр 5 — 6 мкм. Однако в зависимости от места нахождения они отличаются друг от друга строением стенок, точнее, величиной пор, через которые беспрепятственно проходят мелкие молекулы. Большинство капилляров имеют поры около 100 нм, через них проходят мелкие молекулы, но не проходят крупные белки или клетки. Наименьшие поры — порядка 5 нм — существуют в капиллярах мозга, это является охранительным барьером (гемато-энцефалический барьер), защищающим жизненно важные клетки от случайного попадания каких-либо токсичных молекул. Наибольшие размеры отверстий — до нескольких микрон — имеются в капиллярах селезенки и костного мозга, через такие поры свободно проходят эритроциты и лейкоциты.

Стенки капилляров практически нерастяжимы, поэтому эритроциты, имеющие диаметр около 7 мкм, проходят через капилляры диаметром 5 мкм только благодаря своей способности изгибаться. Тесное соприкосновение стенок эритроцита и капилляра существенно ускоряет диффузию кислорода из крови в клетки органов за то время пока эритроцит находится в капилляре (примерно 2,5 секунды при скорости прохождения 0,3 мм/с).

Капиллярная сеть, помимо обмена газами и метаболитами между кровью и клетками, выполняет в организме и еще одну важную функцию: при ее участии происходит регуляция водного баланса организма. Молекулы воды свободно проходят через поры в стенках, и направление движения определяется двумя постоянно действующими факторами: градиентом гидростатического давления между капилляром и окружающей его тканью, а также градиентом онкотического давления между теми же пространствами. Онкотическое давление зависит от способности растворенных веществ связывать воду. Белки связывают значительное количество молекул воды. Содержание белков в крови значительно больше, чем в окружающем капилляры внеклеточном пространстве, поэтому градиент онкотического давления практически постоянен (21 мм рт.ст.) и обеспечивает всасывание воды из ткани. В ткань же вода переходит под воздействием гидростатического давления, создаваемого в системе. Его градиент в начальной части капилляра (разница между капилляром и тканью) составляет 30 мм рт.ст. Таким образом, в начальной части капилляра градиент гидростатического давления выше, чем противоположно направленный градиент онкотического давления, на 9 мм рт.ст., и вода поступает из капилляра в ткань (рис. 4). Этот процесс носит название фильтрации. Иная картина складывается в венозном отрезке

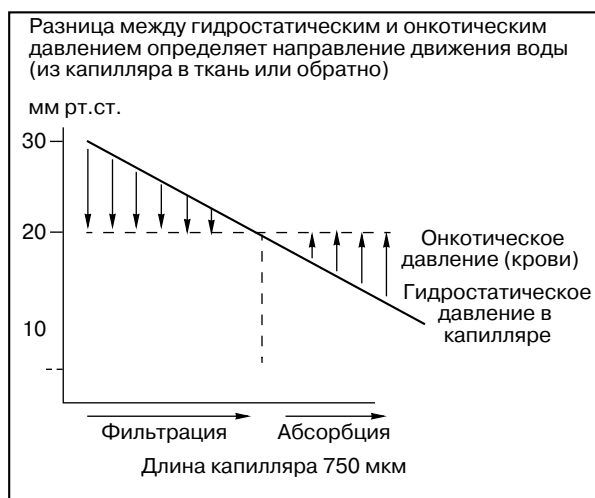


Рис. 4. Схема направления движения воды в различных участках капилляра.

капилляра в связи со снижением давления в нем. Здесь градиент гидростатического давления (15 мм рт.ст.) оказывается меньше, чем градиент онкотического давления, на 6 мм рт.ст., и теперь вода поступает из тканей в капилляры (абсорбция).

Поскольку состав крови относительно постоянен, то очевидно, что основным регулятором направления потока воды является гидростатическое давление. Оно же, в свою очередь, определяется состоянием тонуса артериол и вен данного участка, а также средним АД. Поэтому любое устойчивое снижение АД или повышение тонуса артериол будут вызывать снижение гидростатического давления и соответственно ограничение поступления воды в ткань (что, например, имеет место при локальном действии холода). Напротив, повышение АД или расширение артериол (например, под влиянием тепла) будут сопровождаться повышением гидростатического давления и переходом воды в ткань.

Аналогичный процесс, впрочем, может происходить и без изменения гидростатического давления. Например, при воспалении участка ткани наряду с расширением капиллярной сети и увеличением кровоснабжения участка происходит и разрушение части клеток в ткани, сопровождающееся появлением во внеклеточном пространстве, окружающем капилляр, белков, которые раньше находились в клетках. Это значительно снижает градиент онкотического давления и, следовательно, способствует переходу воды из крови в ткань и развитию припухлости или отека. В последующем продукты распада белков и клеток постепенно удаляются через лимфатическую систему, нормальный градиент онкотического давления восстанавливается, что способствует нормализации водного баланса в данном участке ткани.

Функция вен

Вены выполняют в системе кровообращения функцию сбора крови из капиллярной сети и переноса ее к правой половине сердца. Тонкие стенки вен определяют их способность легко растягиваться при повышении давления внутри сосуда и полностью пережиматься под влиянием внешнего давления, превышающего внутреннее. Высокая растяжимость вен позволяет накапливать, депонировать значительную часть крови в системе, а низкое сопротивление сжатию определяет их перекрытие при сокращении скелетных мышц. Скорость потока по венам, таким образом, определяется как давлением в них самих, так и в окружающих вены тканях.

При отдыхе в горизонтальном положении около 2/3 всей массы крови находится в венах (таблица 1). При работе минутный объем, то есть количество крови, проходящее через сердце за минуту, возрастает, что требует соответственного увеличения скорости потока по венам. Между тем в вертикальном положении поток по венам нижней части тела происходит в условиях противодействия гидравлического давления столба крови. Для обеспечения необходимого притока к сердцу используются по крайней мере три фактора: 1) аналогичное повышение гидравлического давления столба крови в артериальной системе, 2) повышение венозного тонуса, сочетающееся с уменьшением растяжимости вен, которое осуществляется посредством активации симпатической нервной системы, и 3) сокращения скелетных мышц, регулярно происходящие при ходьбе или беге. Сокращающиеся скелетные мышцы выжимают кровь только по направлению к сердцу, так как в обратном направлении поток невозможен из-за наличия в венах клапанов, и поэтому могут рассматриваться как своеобразный мышечный насос.

III. РЕГУЛЯЦИЯ СИСТЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Формула (1) применительно к системе кровообращения может быть представлена в следующем виде:

$$MO = AD - VD/CC, \quad (6)$$

где MO — минутный объем, АД и ВД — соответственно артериальное и венозное давление, а СС — сопротивление сосудов. Величина минутного объема, необходимого для обеспечения потребности организма в кровоснабжении в спокойном состоянии, составляет примерно 4,5 — 5 л/мин. Вместе с тем при длительном повышении уровня физической работы, требующей усиленного кровоснабжения, величина минутного объема должна значительно возрастать. Повышение разности давления в начальной и конечной звеньях системы в 3 — 5 раз практически невозможно, значит, основную роль в повышении минутного объема играет снижение

сосудистого сопротивления и усиление работы сердца.

Действительно, как было указано выше, работающие мышцы способны открывать ранее закрытые капиллярные сети посредством воздействия на тонус управляющих артериол. В покоящихся мышцах одномоментно открыто около 10 – 15% всех капилляров. Открытие остальной массы снижает сопротивление этой зоны в несколько раз и, если это происходит в значительной части бассейна, должно сопровождаться снижением АД. При этом неизбежно снизится и давление в начальной части капилляров, определяющее скорость потока в них. Чтобы сохранить ее на оптимальном уровне, нужно не допустить снижения давления. В основном это обеспечивается благодаря увеличенному притоку крови к сердцу и возросшему сердечному выбросу, поэтому АД поддерживается на близком к нормальному уровню.

Такая схема показывает, что для обеспечения потребностей организма в кровоснабжении достаточно изменять сосудистое сопротивление и поддерживать артериальное давление на относительно стабильном уровне. Стабилизация АД, таким образом, является одной из основных задач регулирующих систему кровообращения механизмов. Комплекс регуляторных механизмов включает в себя нервные, гуморальные и чисто физические факторы, рассмотрение которых выходит за пределы дан-

ной статьи. Вкратце, быстродействующие механизмы регуляции действуют на сердце и сосудистый тонус, а медленнодействующие механизмы регуляции – на объем циркулирующей крови. Разнообразие и дублирование регуляторных механизмов делают АД весьма устойчивым при различных поведенческих реакциях организма, а также при различных повреждениях и заболеваниях сердца или сосудов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Физиология человека / Под. ред. Р. Шмидта, Г. Тевса, Т. З. Кровь. Кровообращение. Дыхание. М.: Мир, 1986.
2. Основы физиологии человека / Под. ред. Б.И. Ткаченко. Санкт-Петербург: Международный фонд истории науки, 1994. Т. 1.
3. Каро К., Педли Т., Шротер Р., Сид У. Механика кровообращения. М.: Мир, 1981.

* * *

Валерий Игнатьевич Капелько, доктор медицинских наук, профессор, руководитель лаборатории экспериментальной патологии сердца Кардиологического Научного Центра РАМН, автор 342 научных работ и одной монографии; читает курс биофизики студентам Московского государственного института радиоэлектроники и автоматики (технического университета), Соросовский Профессор, член Нью-Йоркской Академии Наук.