

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Ульяновский государственный университет»
Институт медицины, экологии и физической культуры
Медицинский факультет им. Т. З. Биктимирова

*Л. В. Полуднякова, Т. В. Абакумова,
Д. Р. Долгова, Т. П. Генинг, Н. Л. Михайлова*

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ

*Учебное пособие
к практическим занятиям
по нормальной физиологии человека
для студентов медицинского факультета*

**Ульяновск
2018**

УДК 612.46
ББК 28.707.3я73
Ф50

*Печатается по решению Ученого совета
Института медицины, экологии и физической культуры
Ульяновского государственного университета
(протокол № 2/202 от 17 октября 2018 г.)*

Рецензенты:

к.м.н., доцент кафедры госпитальной хирургии, анестезиологии, реаниматологии,
урологии, травматологии и ортопедии ИМЭиФК УлГУ **С. В. Белова**;
к.б.н., доцент кафедры «Морфология, физиология и патология животных»
УлГАУ им. П. А. Столыпина **В. В. Ахметова**

Ф50 Физиология выделения : учеб. пособие к практическим занятиям по нормальной физиологии человека для студентов мед. фак. / Л. В. Полуднякова, Т. В. Абакумова, Д. Р. Долгова, Т. П. Генинг, Н. Л. Михайлова. – Ульяновск : УлГУ, 2018. – 28 с.

В учебном пособии представлен теоретический материал по общим вопросам физиологии выделения. В пособие включено описание практических работ.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальностям «Лечебное дело», «Педиатрия», «Фармация», «Биология».

УДК 612.46
ББК 28.707.3я73

©Полуднякова Л. В., Абакумова Т. В., Долгова Д. Р.,
Генинг Т. П., Михайлова Н. Л., 2018
©Ульяновский государственный университет, 2018

Содержание

1. Выделительная система организма	4
2. Нефрон как структурно-функциональная единица почки	6
3. Основные процессы, протекающие в почке	8
3.1. Фильтрация	8
3.2. Канальцевая реабсорбция.....	9
3.3. Канальцевая секреция.....	14
4. Регуляция деятельности почек.....	15
4.1. Нервная регуляция	15
4.2. Гуморальная регуляция	16
5. Механизмы мочеиспускания.....	18
6. Участие почек в ФУС, обеспечивающей постоянство осмотического давления крови, объема жидкости организма	20
7. Роль почек в регуляции кислотно-щелочного равновесия	22
Практическая работа «Исследование потоотделения по Минору»	23
Работы на виртуальном практикуме	23
Ситуационные задачи	25
Список литературы	27

1. Выделительная система организма

Процесс выделения – это конечное звено обмена веществ организма; непосредственным результатом которого является удаление из организма продуктов распада, не используемых далее организмом. Конечные продукты обмена веществ, выделяемые организмом, называются экскретатами, а органы, которые выполняют выделительные функции, экскреторными или выделительными.

Функция выделения веществ из внутренней среды организма осуществляется почками, желудочно-кишечным трактом, легкими, кожей и слизистыми оболочками, слюнными железами. Процессы выделения взаимосвязаны и поэтому функционально экскреторные органы объединяют понятием выделительная система организма.

Ведущую роль в процессе выделения играют почки (рис. 1).

Почки участвуют в регуляции:

- *водного баланса организма*, меняя количество выводимой с мочой воды;
- *ионного баланса и состава жидкостей внутренней среды* путем избирательного изменения экскреции ионов с мочой;
- *постоянства осмотического давления жидкостей внутренней среды* за счет изменения количества выводимых осмотически активных веществ (солей, мочевины, глюкозы и др.);
- *кисотно-основного баланса*, путем изменения экскреции водородных ионов, нелетучих кислот и оснований;
- *метаболизма белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и других органических соединений* за счет изменений экскреции продуктов метаболизма и избытка соединений, поступивших с пищей или образовавшихся в организме. Кроме того, почки сами выполняют метаболическую функцию (синтез аммиака и мочевины, новообразование глюкозы, гидролиз белков и липидов, синтез ферментов, простаноидов и т. п.);
- *циркуляторного гомеостаза*, путем регуляции обмена электролитов, объема циркулирующей крови, внутренней секреции гормонов, регулирующих функции сердечно-сосудистой системы – ренина, кальцитриола и др., а также экскреции катехоламинов и других гормональных регуляторов системы кровообращения;

- эритропоэза, за счет секреции эритропоэтина (регулятора эритрона);
- гемостаза, путем образования гуморальных регуляторов свертывания крови и фибринолиза (урокиназы, тромбопластина, тромбосана и простациклина) и участвуя в обмене физиологических антикоагулянтов (гепарина).

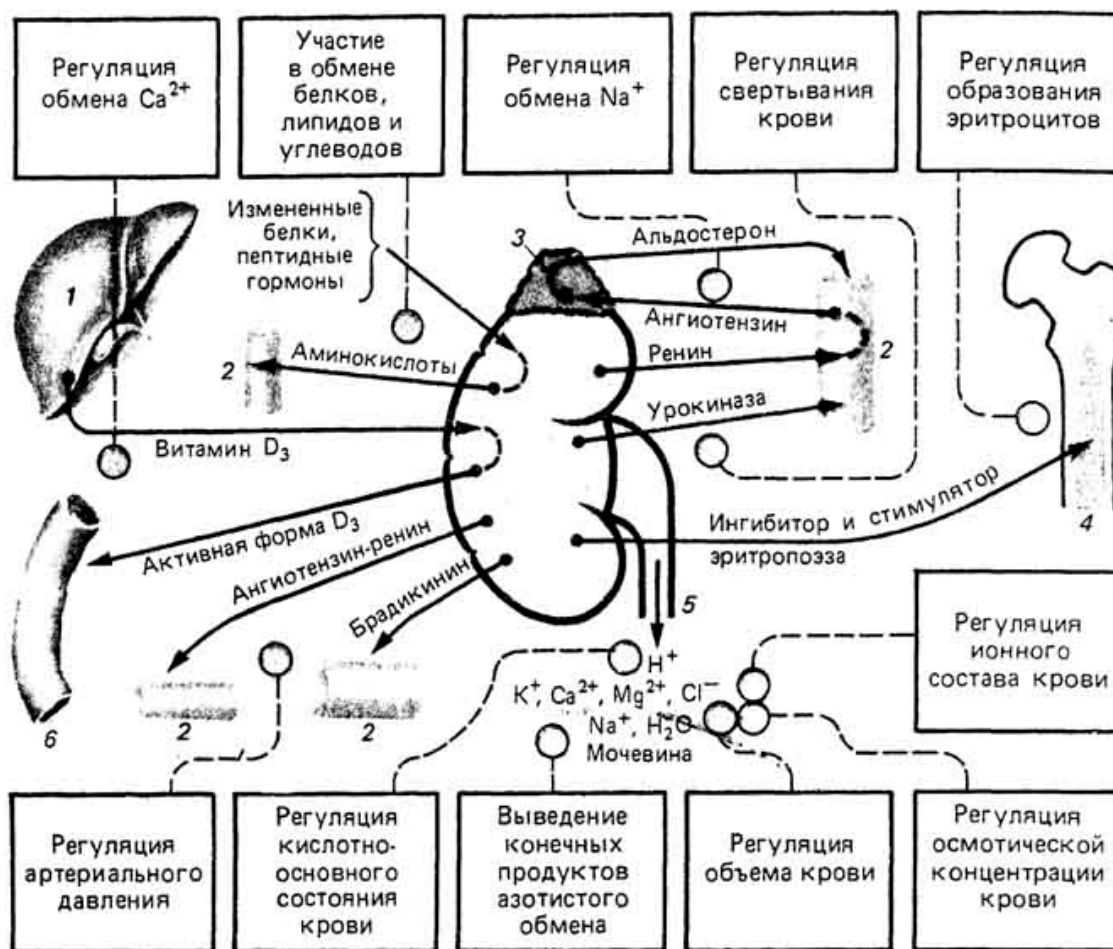


Рис. 1. Функции почки:

1 – печень, 2 – артерия, 3 – надпочечник, 4 – костный мозг, 5 – мочеточник, 6 – кишка

Экскретируя из внутренней среды чужеродные и вредные вещества, почки выполняют *защитную функцию*.

Таким образом, выделяют следующие функции почек: экскреторную, гомеостатическую, метаболическую, инкреторную и защитную. Основной функцией почек, обеспечивающей ведущую роль в выделительной системе организма, является образование и выделение мочи.

2. Нефрон как структурно-функциональная единица почки

Основной структурно-функциональной единицей почки является **нефрон**. Каждый нефрон состоит из сосудистого клубочка (гломерулы), его капсулы и почечных канальцев (рис. 2). Сосудистый клубочек почти полностью окружен капсулой Шумлянского – Боумена так, что остается только небольшое отверстие (вакулярный полюс), через которое проходят приносящая и выносящая артериолы. Почечные канальцы начинаются с проксимальных извитых канальцев, переходящих в петлю Генле, состоящую из прямого нисходящего канальца, дуги и прямого восходящего канальца. Петля Генле опускается в мозговое вещество почки.

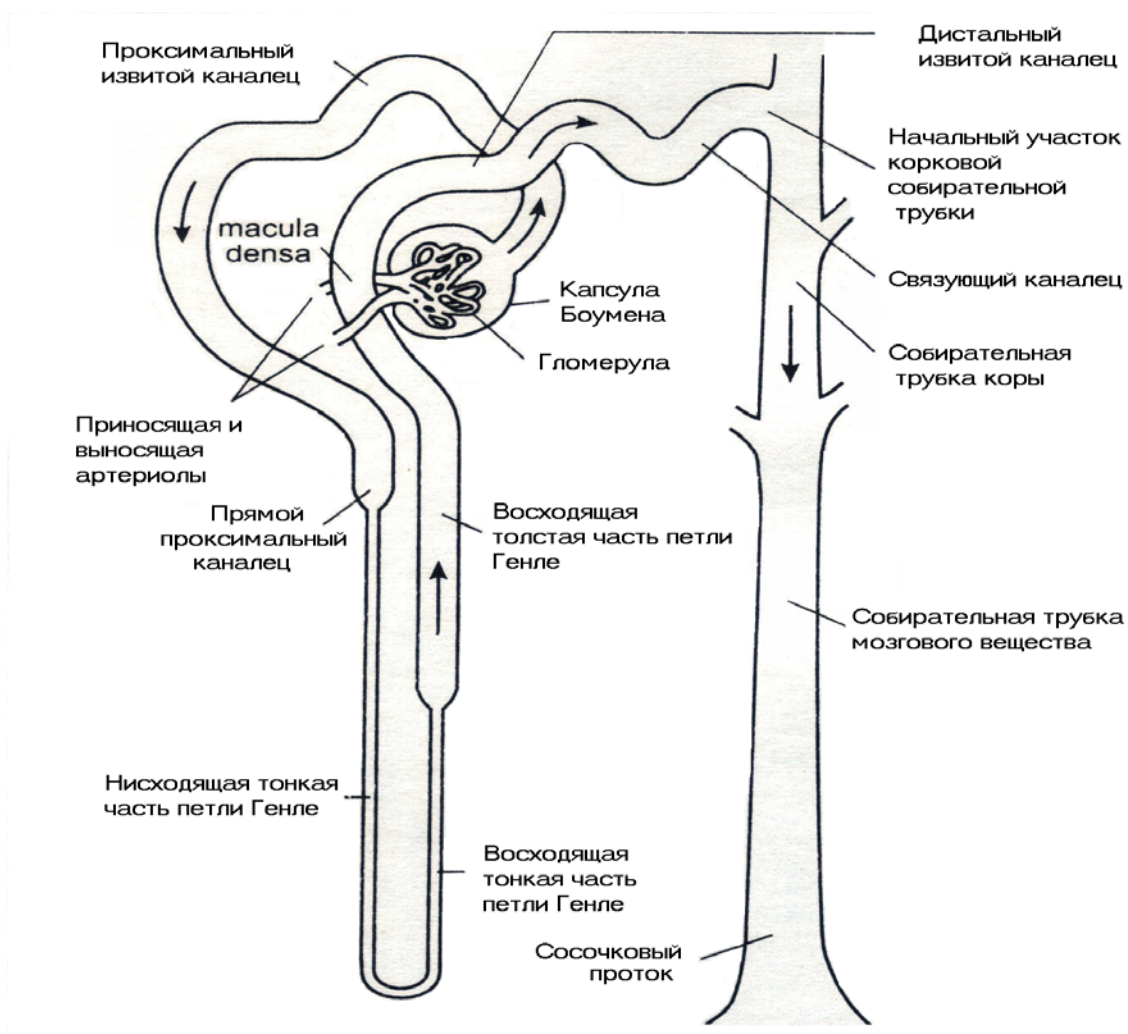


Рис. 2. Строение нефрона

Восходящий отдел петли Генле переходит в дистальный извитой каналец, который открывается в собирательную трубочку. Собирательные трубочки проходят через все слои почки и заканчиваются отверстием сосочка лоханки.

По особенностям строения и расположения различают три типа нефронов: *суперфициальные, интракортикальные и юкстамедуллярные*.

Суперфициальные нефроны (20-30 %) имеют клубочки расположенные в пределах 1 мм от капсулы почки и короткую петлю Генле. Интракортикальные нефроны (60-70 %) выполняют основную роль в процессах ультрафильтрации мочи. Их клубочки расположены в средней части коры почки. Диаметр приносящей артериолы больше, чем у выносящей, ветви которой образуют густую сеть капилляров в корковом и мозговом веществе. У юкстамедуллярных нефронов (10-15 %) клубочки расположены у границы коркового и мозгового вещества почки, выносящие артериолы шире приносящих, петли Генле самые длинные и спускаются почти до вершины сосочка пирамид. Выносящие артериолы образуют прямые капиллярные нисходящие и восходящие сосуды, идущие в глубину мозгового вещества параллельно петлям Генле и впадают в венозные прямые сосуды. Этот тип нефронов играет ведущую роль в процессах концентрирования и разведения мочи.

Кровоснабжение почки осуществляется по принципу двойной капиллярной сети. Почечная артерия, отходящая от брюшной аорты, распадается на артериолы, а затем на капиллярные клубочки. Последние, собираясь в выводящую артерию, несут кровь к капиллярам канальцев. Здесь вновь сосудистая сеть распадается на капилляры, оплетающие канальцы. Кровеносная система почки заканчивается почечной веной, несущей кровь в нижнюю полую вену.

Кровоснабжение почки обильно. Вся кровь, содержащаяся в организме, протекает через почки за 5 мин. За сутки через почки проходит 1 тыс. л крови. Почки очень чувствительны к изменению кровотока.

3. Основные процессы, протекающие в почке

Механизм мочеобразования складывается из трех основных процессов:

- *клубочковой ультрафильтрации* из плазмы крови воды и низкомолекулярных компонентов с образованием первичной мочи;
- *канальцевой реабсорбции* (обратного всасывания в кровь) воды и необходимых для организма веществ из первичной мочи;
- *канальцевой секреции* ионов, органических веществ эндогенной и экзогенной природы.

3.1. Фильтрация

Процесс мочеобразования начинается с клубочковой фильтрации воды и растворенных веществ из плазмы крови, протекающей по капиллярам клубочков, в полость боуменовой капсулы клубочка. Клубочковый фильтр состоит из 20-40 капилляров, окруженных капсулой клубочка. Фильтрация плазмы крови осуществляется через мембрану из трех слоев: эндотелий капилляров, базальная мембрана и эпителий висцерального листка капсулы. Эндотелий капилляров имеет отверстия до 100 нм. При нормальной скорости кровотока над этими порами образуется барьерный слой из отрицательно заряженных молекул гликопротеинов. Он препятствует прохождению форменных элементов и крупных молекул, в том числе и белков к базальной мембране, но свободно пропускает низкомолекулярные вещества.

Базальная мембрана представляет слой толщиной 600-800 нм с множеством пор диаметром 3,5-4 нм, которые ограничивают прохождение молекул большего диаметра. Отрицательно заряженная стенка пор затрудняет прохождение молекул с одноименным зарядом. Третий слой фильтра образован отростками подоцитов, между которыми остаются щелевые диафрагмы с диаметром пор около 10 нм, поры покрыты гликокаликсом, оставляющим отверстия радиусом около 3 нм. Эта часть фильтра также несет отрицательный заряд.

Физико-химические факторы обеспечения фильтрации представлены отрицательным зарядом структур фильтра (ограничивают фильтрацию белков) и фильтрационным давлением, являющимся основной причиной

фильтрационного процесса. *Фильтрационное давление* – это сила, обеспечивающая движение жидкости с растворенными в ней веществами из плазмы крови капилляров клубочка в просвет капсулы. Эта сила создается гидростатическим давлением крови в капилляре клубочка. Препятствующими фильтрации силами являются онкотическое давление белков плазмы крови (так как белки почти не проходят через фильтр) и давление жидкости (первичной мочи) в полости капсулы клубочка. Таким образом, фильтрационное давление (ФД) представляет собой разность между гидростатическим давлением крови в капиллярах (P_{Γ}) и суммой онкотического давления плазмы крови (P_o) и давления первичной мочи (P_m) в капсуле:

$$\text{ФД} = P_{\Gamma} - (P_o + P_m).$$

По ходу капилляров клубочка от приносящего к выносящему отделу гидростатическое давление снижается за счет сосудистого сопротивления, а онкотическое давление плазмы, благодаря потере фильтрующейся воды и сгущению, возрастает. В приносящей части капилляров клубочка ФД составляет в среднем: $60 - (25 + 15) = 20$ мм рт. ст. В выносящей части капилляров фильтрации практически не происходит, так как ФД равно: $58 - (40 + 15) = 3$ мм рт. ст.

Основной количественной характеристикой процесса фильтрации является *скорость клубочковой фильтрации*. Это объем ультрафильтрата или первичной мочи, образующийся в почках за единицу времени. В норме у мужчин она равна 125 мл/мин, а у женщин – 110 мл/мин. В сутки образуется около 180 л первичной мочи. По общей концентрации осмотически активных веществ, глюкозы, мочевины, мочевой кислоты, креатинина и др. она близка плазме крови, но практически не содержит белков.

3.2. Канальцевая реабсорбция

Из 180 л ультрафильтрата в виде мочи выводится только 1,5 л, а большая часть биологически полезных веществ реабсорбируется, т.е. обратно всасывается канальцами в кровь. В проксимальном извитом канальце всасывается обратно в кровь 65 % фильтрата, реабсорбция жидкости продолжается в нисходящем колене петли Генле и прекращается в ее восходящем колене, практически непроницаемом для воды. В начальный отдел дистального извитого канальца еще поступает около 20 % исходного

объема фильтрата; половина этого количества всасывается в самом канальце и приблизительно столько же в системе собирательных трубочек.

Порог выведения. Все вещества, содержащиеся в плазме крови, разделяются на пороговые и непороговые. К пороговым веществам относятся такие, которые выделяются в составе конечной мочи только при достижении определенной концентрации их в крови: например, глюкоза поступает в конечную мочу только в том случае, если ее содержание в крови превышает 6,9 ммоль/л. Та концентрация вещества в крови, при которой оно не может быть полностью реабсорбировано и попадает в конечную мочу, получила название порог выведения. Для глюкозы порог выведения составляет 10 ммоль/л. Непороговые вещества (мочевина и креатинин) выводятся с мочой из организма при любой концентрации их в плазме крови.

Реабсорбция в проксимальных извитых канальцах. В этом отделе нефрона происходит *обязательная*, или *облигатная*, реабсорбция.

Проксимальная реабсорбция обеспечивает полное всасывание ряда веществ первичной мочи – глюкозы, белка, аминокислот и витаминов. В проксимальном отделе канальцев всасывается 2/3 профильтрованной воды и ионов натрия, большие количества ионов калия, двухвалентных катионов, анионов хлора, бикарбоната, фосфата, а также мочевиная кислота и мочевиная. К концу проксимального отдела в его просвете остается ультрафильтрат изоосмотичный плазме.

Реабсорбция в петле нефрона. Дальнейший процесс концентрирования и уменьшения объема мочи происходит в петле нефрона. Концентрация первичной мочи в конечных отделах извитых проксимальных канальцев, как указывалось выше, изотонична крови почечной артерии. В нисходящем колене петли нефрона осмотическая концентрация мочи нарастает, достигая максимума в месте поворота петли: здесь она более чем в семь раз превышает осмотическую концентрацию крови почечной артерии. По мере продвижения мочи по восходящему колону петли нефрона в направлении от почечного сосочка к корковому слою осмотическая концентрация мочи вновь снижается. В месте перехода петли в дистальный извитый каналец она в три раза меньше осмотической концентрации крови.

Спускаясь затем по дистальному канальцу и особенно по собирательной трубочке к почечному сосочку, моча вновь приобретает высокую осмотическую концентрацию.

Поворотно-противоточная (множительная) система почки представлена параллельно расположенными коленами петли Генле и собирательными трубочками (рис. 3), которые обеспечивают способность почки образовывать концентрированную или разведенную мочу. Моча движется в этих канальцах в противоположных направлениях (почему система и названа противоточной), а процессы транспорта веществ в одном колене системы усиливаются («умножаются») за счет деятельности другого колена.

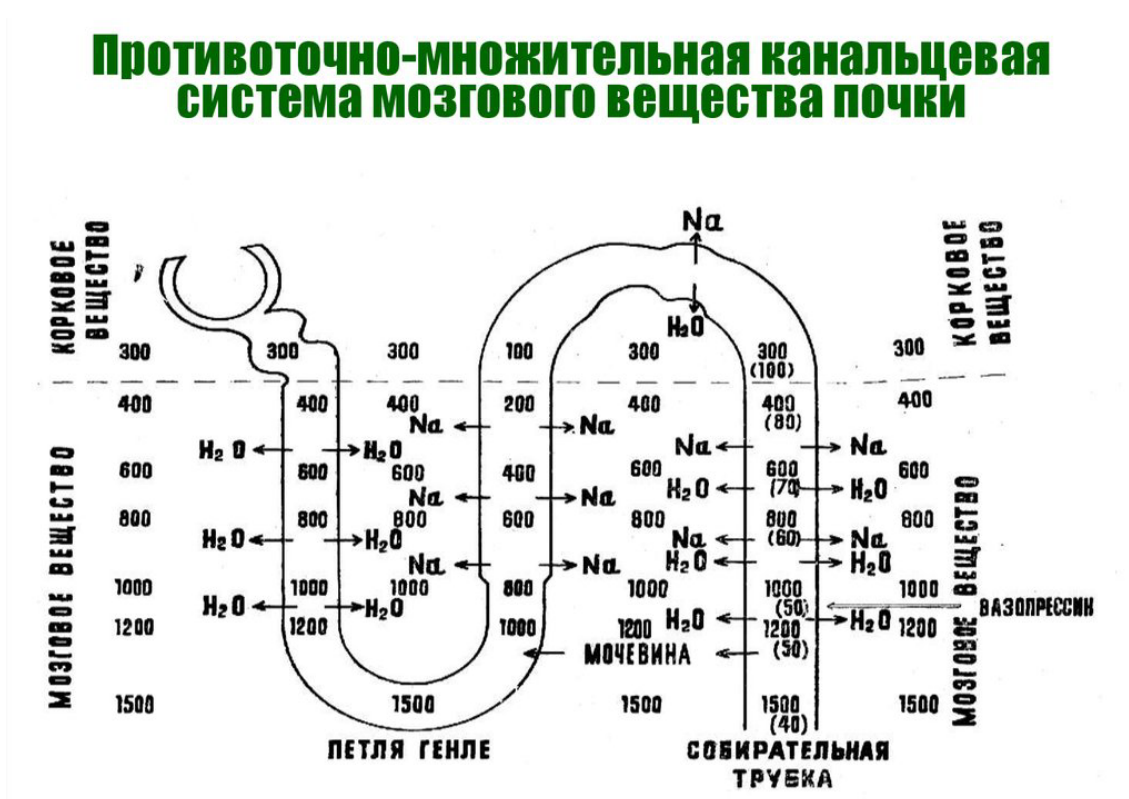


Рис. 3. Противоточно-множительная канальцевая система мозгового вещества почки (по Ткаченко Б.И.).

Цифрами обозначены величины осмотического давления интерстициальной жидкости и мочи. В собирательных трубочках цифрами в скобках обозначено осмотическое давление мочи в отсутствие вазопрессина (разведение мочи), а цифрами без скобок – осмотическое давление мочи в условиях действия вазопрессина (концентрирование мочи)

Первичная моча, образовавшаяся путем фильтрации плазмы крови в клубочке, поступает в проксимальный извитой каналец с осмотическим давлением, изотоничным плазме крови. Здесь реабсорбируются вода и соли и осмотическое давление остается без изменений. В нисходящем колене петли Генле вода реабсорбируется в гиперосмотичный интерстиций и по мере продвижения к вершине моча становится все более гипертоничной.

Восходящее колено петли Генле реабсорбирует в интерстиций ионы натрия, тем самым создавая в нем высокое осмотическое давление, а в моче, теряющей натрий, осмотическое давление снижается. Гипотоничная моча поступает в извитые дистальные отделы и собирательные трубочки, где реабсорбируются натрий и, в присутствии вазопрессина, вода. Если действует вазопрессин и реабсорбируется вода, осмотическое давление мочи растет, она концентрируется и ее выделяется мало. Если вазопрессина нет, вода не всасывается, а за счет реабсорбции натрия осмотическое давление становится все ниже, происходит разведение мочи, ее выделяется много с низким удельным весом.

Реабсорбция в дистальных извитых канальцах и собирательных трубочках. В дистальных извитых канальцах нефрона происходит дальнейшее всасывание натрия, калия, воды, аминокислот, глюкозы и других веществ за счет тех же самых механизмов, что и при реабсорбции в извитых проксимальных канальцах. Реабсорбция здесь не постоянная, а зависит от уровня веществ в крови и в моче (факультативная реабсорбция). В собирательных трубочках моча окончательно концентрируется благодаря пассивному току воды по осмотическому градиенту, создаваемому поворотно-противоточным механизмом (рис. 3).

Механизмы реабсорбции

Проксимальная реабсорбция *глюкозы* и *аминокислот* осуществляется с помощью специальных переносчиков щеточной каемки апикальной мембраны эпителиальных клеток. Эти переносчики транспортируют глюкозу или аминокислоту, только если одновременно связывают и переносят натрий. Это *вторично-активный транспорт*, или *симпорт*, т. е. совместный пассивный транспорт одного вещества (глюкозы) из-за активного транспорта другого (натрия) с помощью одного переносчика.

Для разных групп аминокислот существуют различные транспортные молекулы.

Реабсорбция белков. Низкомолекулярные белки в небольших количествах (10-100 мг в 1 л фильтрата) в нормальных условиях могут проходить через почечный барьер. Однако в конечной моче белков в норме практически не содержится. Механизм реабсорбции белков связан со способностью клеток проксимальных канальцев захватывать белки путем пиноцитоза, а затем расщеплять их при участии лизосом. При повреждении

мембран клубочка и капсулы фильтрация белков возрастает и белок появляется в конечной моче (протеинурия).

Реабсорбция мочевины. Мочевина беспрепятственно фильтруется в клубочках. В проксимальных отделах нефрона в результате реабсорбции воды происходит концентрирование мочевины в моче. Благодаря трансканальцевому градиенту концентрации мочевины свободно поступает в кровь через клеточные мембраны пассивно в виде диффузии.

В почках происходит внутрпочечный кругооборот мочевины. В собирательных трубках под влиянием вазопрессина происходит реабсорбция воды, и концентрация мочевины повышается. Мочевина переходит в мозговое вещество почки. Затем по концентрационному градиенту мочевины диффундирует в петлю Генле и вновь поступает в дистальные каналы и собирательные трубочки. При снижении всасывания воды в дистальных отделах нефрона мочевины выводится больше.

Реабсорбция воды, солей, кислот и оснований. Вода реабсорбируется во всех отделах нефрона. При нормальном употреблении воды с мочой выделяется не более 1 % объема фильтрата, образующегося за единицу времени, а 99 % реабсорбируется в кровоток. При избыточном потреблении воды диурез возрастает. Всасывание воды происходит пассивно путем простой диффузии по осмотическому градиенту и прямо зависит от реабсорбции ионов натрия хлора, других осмотически активных веществ.

Ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и HCO_3^- содержатся в клубочковом фильтрате в тех же концентрациях, что и в плазме крови. В конечной моче остается очень небольшая часть этих ионов, подлежащих удалению. Большая часть их реабсорбируется в проксимальных извитых канальцах.

Реабсорбция ионов *натрия* в проксимальном отделе осуществляется несколькими механизмами:

- первично активным транспортом: с помощью натрий-калиевых насосов, использующих энергию АТФ. Именно деятельность этих насосов обеспечивает градиент концентрации ионов натрия между внутриканальной и внутриклеточной средами;

- электронейтральным переносчиком на апикальной мембране, обеспечивающим активный обмен Na^+ и H^+ . Такой механизм транспорта носит название *антипорта*. Этот переносчик обеспечивает всасывание и бикарбонатного аниона;

- путем *котранспорта*: пассивный транспорт одного иона (натрия) вместе с пассивным транспортом другого (хлор);
- переносчиками-котранспортерами натрия и органических веществ (глюкозы, аминокислот), натрия и фосфата или сульфата.

Реабсорбция слабых кислот и оснований зависит от их ионизации. Степень ионизации оснований увеличивается в кислой среде, и они с большей скоростью выделяются с кислой мочой. Слабые кислоты быстрее выводятся с щелочной мочой.

3.3. Канальцевая секреция

Канальцевой секрецией называют активный транспорт в мочу веществ, содержащихся в крови или образуемых в самих клетках канальцевого эпителия, например аммиака. Секреция осуществляется, как правило, против концентрационного или электрохимического градиента с затратами энергии. Путем канальцевой секреции из крови выделяются ионы K^+ , H^+ , органические кислоты, основания эндогенного происхождения и поступившие в организм чужеродные вещества.

Известны три транспортные системы, действующие в проксимальных отделах нефронов, активно секреторирующие различные (преимущественно инородные) вещества из крови. Одна из них осуществляет секрецию органических кислот (например, парааминогиппуровой кислоты), йодсодержащих рентгеноконтрастных веществ, пенициллина, красителей фенолового красного и др. Вторая – обеспечивает секрецию сложных органических оснований (тетраэтиламмония, N-метилникотинамида и др.), третья – секрецию этилендиаминтетраацетата (ЭДТА).

Регуляция канальцевой секреции осуществляется с помощью гормонов и симпатической нервной системы. Эффекты нервной регуляции осуществляются за счет изменений транспорта веществ в постгломерулярных капиллярах почки и влияния на энергетический обмен в клетках эпителия канальцев. Гормонами, усиливающими проксимальную канальцевую секрецию органических веществ являются соматотропин аденогипофиза, йодсодержащие гормоны щитовидной железы и андрогены.

В конечном итоге моча имеет следующий состав:

98 % H₂O

Белки – нет

Сахар – нет

Мочевина – 0,8-2,5 %

Соли органические и неорганические кислоты – 0,8-2 %

4. Регуляция деятельности почек

Регуляция деятельности почек осуществляется нейрогуморальными механизмами.

4.1. Нервная регуляция

Нервная регуляция деятельности почек осуществляется вегетативной нервной системой через блуждающие и чревные нервы.

Активация симпатической нервной системы вызывает сужение сосудов почки, уменьшение фильтрации и снижение диуреза. Увеличивается канальцевая реабсорбция натрия и воды. Денервация (перерезка чревного нерва) увеличивает диурез на стороне операции (опыт К. Бернара).

Парасимпатические (блуждающие) нервы действуют на почки двумя путями: 1) косвенно, изменяя деятельность сердца, вызывают уменьшение силы и частоты сердечных сокращений, вследствие этого понижается величина артериального давления и изменяется интенсивность диуреза; 2) регулируя просвет сосудов почек. Раздражение волокон блуждающих нервов вызывает усиление реабсорбции глюкозы и секреции органических кислот. Перерезка блуждающих нервов приводит к увеличению содержания хлористого натрия в моче. Раздражение блуждающих нервов вызывает снижение содержания хлористого натрия в моче (Л.А. Орбели).

При болевых раздражениях рефлекторно уменьшается диурез вплоть до полного его прекращения (болевая анурия), вследствие сужения почеч-

ных сосудов (эффект симпатической нервной системы) и увеличения секреции гормона гипофиза – вазопрессина.

В лаборатории К.М. Быкова путем выработки условных рефлексов было показано выраженное влияние высших отделов центральной нервной системы на работу почек. Установлено, что кора головного мозга вызывает изменения в работе почек или непосредственно через вегетативные нервы, или через гипофиз, изменяя выделение в кровотоки вазопрессина.

4.2. Гуморальная регуляция

Гуморальная регуляция деятельности почек в процессах мочеобразования является основной.

Гормон задней доли гипофиза антидиуретический гормон (АДГ) или вазопрессин увеличивает проницаемость стенки дистальных извитых канальцев и собирательных трубок для воды и тем самым способствует ее реабсорбции, что приводит к уменьшению мочеотделения и повышению осмотической концентрации мочи.

Влияние вазопрессина на проницаемость эпителия канальцев обусловлено наличием рецепторов к гормону, относящихся к U2-типу, на поверхности базолатеральной мембраны клеток эпителия. Образование гормон-рецепторного комплекса влечет за собой через посредство GS-белка и гуанилового нуклеотида активацию аденилатциклазы и образование цАМФ. Активируется синтез и встраивание аквапоринов («водных каналов») в апикальную мембрану клеток эпителия собирательных трубочек, что позволяет переносить большие потоки воды по осмотическому градиенту.

АДГ стимулирует секрецию гиалуронидазы клетками собирательных трубочек. Этот фермент деполимеризует гиалуроновые структуры соединительной ткани, увеличивая их проницаемость для воды.

Влияние гормонов коры надпочечников. Деятельность почки находится под контролем минералокортикоидов и глюкокортикоидов коры надпочечников. Минералокортикоид – альдостерон регулирует реабсорбцию натрия, секрецию калия и ионов водорода в канальцах почек. Под влиянием альдостерона в проксимальных канальцах происходит задержка натрия и воды в организме. Альдостерон также уменьшает реабсорбцию

кальция и магния в проксимальных канальцах. Механизм действия альдостерона заключается в его проникновении через мембраны в клетки и взаимодействии с ядерными белками-рецепторами. Действие альдостерона проявляется в стимуляции ДНК-зависимого синтеза информационной, транспортной и рибосомальной РНК. Последние участвуют в синтезе на рибосомах нового белка, который обеспечивает активность натриевого насоса, осуществляющего транспорт ионов Na^+ .

Кортикостероиды оказывают стимулирующее влияние на мочеобразование.

Паратгормон увеличивает реабсорбцию кальция и тормозит реабсорбцию фосфатов в почечных канальцах. Паратгормон угнетает реабсорбцию ионов Na^+ и HCO_3^- в проксимальных канальцах и активирует реабсорбцию магния в восходящем колене петли Генле. Тиреокальцитонин способствует экскреции кальция и фосфата почками.

Натрийуретический гормон усиливает выделение ионов Na^+ и воды с мочой.

Адреналин в малых дозах суживает просвет выносящих артериол, в результате чего повышается гидростатическое давление, увеличиваются фильтрация и диурез. В больших дозах он вызывает сужение как выносящих, так и приносящих артериол, что приводит к уменьшению диуреза вплоть до анурии.

Инсулин. Недостаток этого гормона приводит к гипергликемии, глюкозурии, увеличению осмотического давления мочи и увеличению диуреза.

Тироксин усиливает обменные процессы, в результате чего в моче возрастает количество осмотически активных веществ, в частности азотистых, что приводит к увеличению диуреза.

Простагландины угнетают реабсорбцию натрия, стимулируют кровоток в мозговом веществе почки, увеличивают диурез.

5. Механизмы мочеиспускания

Моча из собирательных трубок почки поступает в почечные чашечки, растягивает их стенки и вызывает перистальтические сокращения, распространяющиеся к почечным лоханкам. Отсюда перистальтика распространяется вдоль мочеточников, продвигая мочу в направлении мочевого пузыря. Небольшими порциями моча попадает в мочевой пузырь. Мочевой пузырь – это полый мышечный орган. Стенки его образованы тремя слоями гладких мышц: средний слой – кольцевые волокна, наружный и внутренний представлен волокнами, идущими параллельно длинной оси пузыря. У места выхода мочеиспускательного канала из пузыря кольцевая мускулатура образует утолщение – сфинктер. Несколько ниже располагается второй сфинктер мочеиспускательного канала, образованный поперечно-полосатыми мышцами.

Иннервация мочевого пузыря

Нервная регуляция функции мочевого пузыря (рис. 4) обеспечивает чередование длительных периодов наполнения и коротких периодов опорожнения.

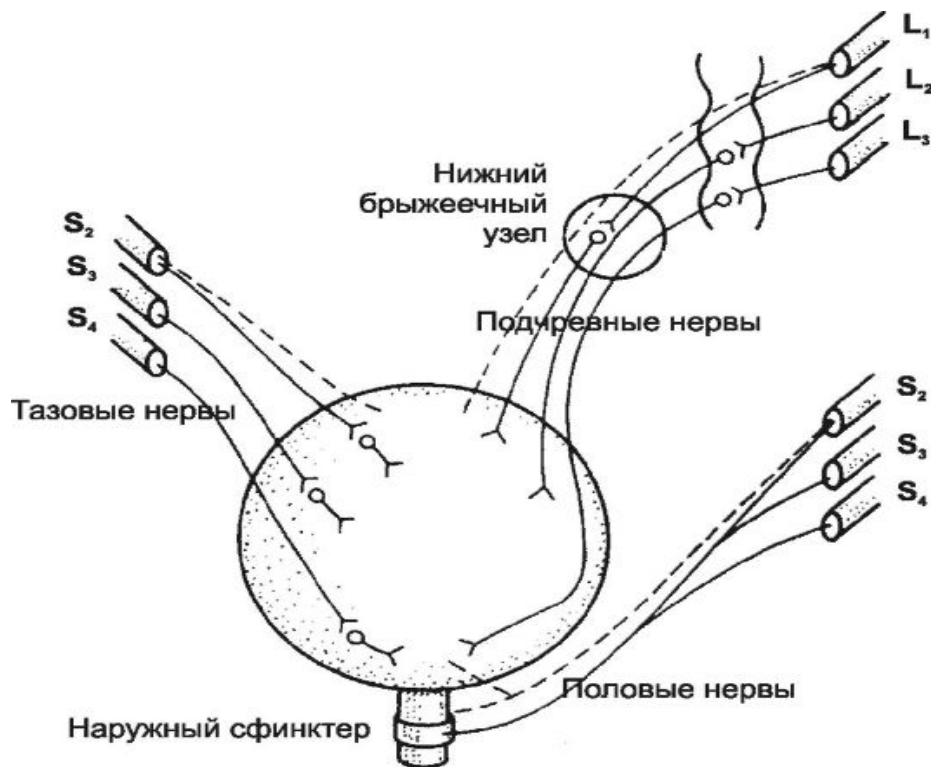


Рис. 4. Иннервация мочевого пузыря (Орлов Р.С., Ноздрачев А.Д.)

Парасимпатические (возбуждающие) волокна из крестцового отдела спинного мозга в составе тазовых нервов направляются к мышце, выталкивающей мочу (*m. detrusor vesicae*). Возбуждение нервов вызывает сокращение детрузора и расслабление внутреннего сфинктера пузыря.

Симпатические (задерживающие) волокна из боковых ядер нижнего отдела спинного мозга направляются в нижний брыжеечный узел. Отсюда возбуждение передаётся по подчревным нервам к мускулатуре пузыря. Раздражение нервов вызывает сокращение внутреннего сфинктера и расслабление детрузора, т. е. опосредованно задерживает выделение мочи.

Чувствительные волокна. В составе тазовых нервов проходят также чувствительные нервные волокна, передающие информацию о том, в какой степени растянуты стенки мочевого пузыря. Наиболее сильные сигналы о растяжении поступают из заднего отдела мочеиспускательного канала; именно они вызывают рефлекс опорожнения мочевого пузыря.

Соматические моторные волокна. В составе половых нервов проходят соматические моторные волокна, иннервирующие скелетную мускулатуру наружного сфинктера.

Мочеиспускательный рефлекс

Заполнение пузыря мочой происходит сначала без заметного увеличения напряжения его стенок, даже при некотором начальном расслаблении мускулатуры (пластический тонус). Вследствие этого давление в пузыре в начальной стадии его заполнения практически не изменяется. Только при достижении критического уровня объема мочи в пузыре (у человека в пределах 250–300 мл) резко нарастает напряжение мышечной стенки пузыря. Давление в пузыре повышается до 15-16 см вод. ст.

Появление напряжения стенки мочевого пузыря вызывает позывы к мочеиспусканию, так как раздражение механо-рецепторов ведет к поступлению афферентной информации в крестцовые отделы спинного мозга и формированию сложного рефлекторного акта. В этом акте участвуют не только спинальные, но и расположенные в головном мозге центральные структуры, позволяющие осуществлять произвольную задержку мочеиспускания или его начало, а также обеспечивающие сенсорно-эмоциональную реакцию. Акт мочеиспускания реализуется благодаря тому, что эфферентные импульсы из спинального центра по парасимпатическим нервным волокнам достигают мочевого пузыря и мочеиспускательного канала, од-

новременно обеспечивая сокращение гладкой мышцы стенки мочевого пузыря и расслабление двух сфинктеров – шейки мочевого пузыря и мочеиспускательного канала.

Способность произвольно регулировать мочеиспускание вырабатывается у ребенка постепенно, путем соответствующего обучения. Мочеиспускание новорожденного непроизвольно.

6. Участие почек в ФУС, обеспечивающей постоянство осмотического давления крови, объема жидкости организма

В указанных функциональных системах почки выступают в качестве исполнительного звена саморегуляции.

Функциональная система, определяющая уровень осмотического давления в организме (рис. 5), используя один и тот же набор составляющих ее элементов, работает различно при разных значениях осмотического давления.

Гиперосмолярная кровь. При гиперосмолярной крови сигнализация от осморцепторов передается к нейронам супраоптических и паравентрикулярных ядер, усиливая образование в них вазопрессина. Вазопрессин, поступая в нейрогипофиз и в кровь, достигает своих органов-мишеней – восходящих частей петли нефронов и собирательных трубок. Происходит задержка воды в организме, что противодействует росту осмолярности. Дополнительно к этому за счет снижения секреции АКТГ и альдостерона усиливается выделение натрия из организма. Под влиянием вазопрессина в мозге нарастает содержание ангиотензина II. Формируется мотивация жажды и на ее основе – питьевое поведение, приводящее к нормализации осмотического давления.

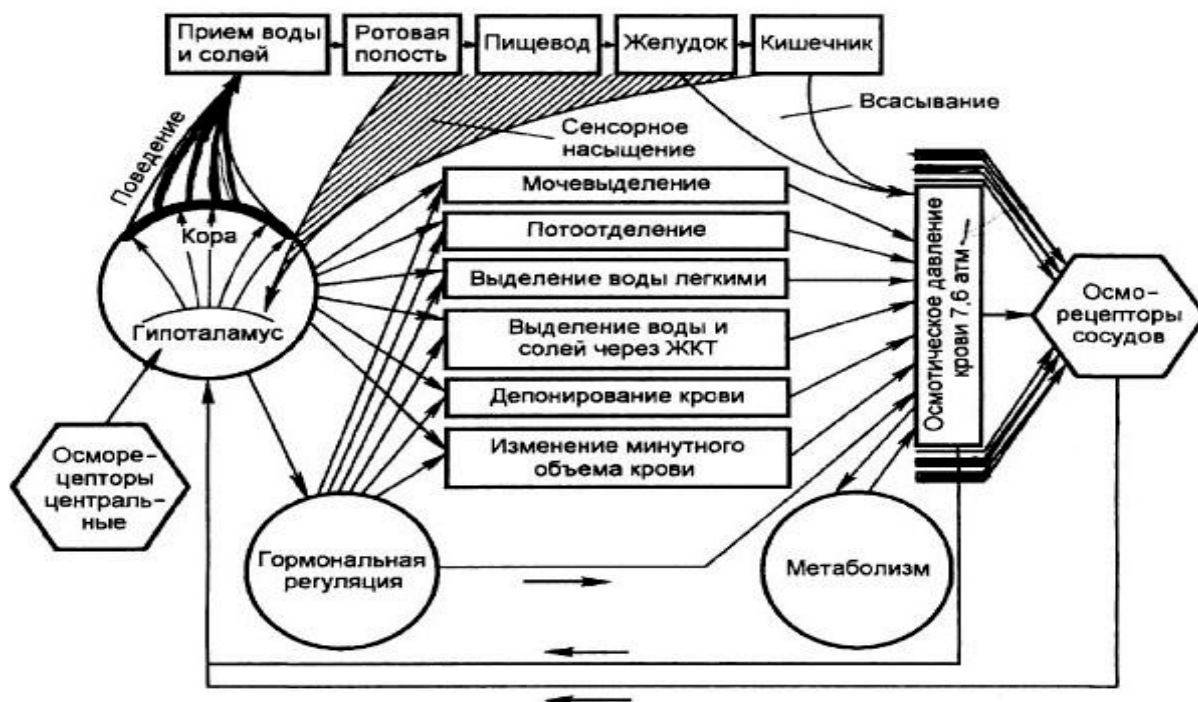


Рис. 5. Функциональная система, поддерживающая оптимальное для метаболизма осмотическое давление крови (Судаков К.В.)

Гипоосмолярная кровь. При гипоосмолярной крови соответствующая сигнализация от осморецепторов снижает секрецию вазопрессина в нейронах супраоптического и паравентрикулярных ядер гипоталамуса. Это приводит к снижению реабсорбции воды в собирательных трубках. При снижении реабсорбции вода выделяется из организма с мочой. Усиливается также секреция АКТГ и альдостерона, вследствие чего уменьшается выделение из организма натрия. Указанные процессы препятствуют дальнейшему нарастанию гипоосмолярности крови. При этом формируются солевая мотивация и соответствующее поведение, направленное на прием организмом соли. Удовлетворение водно-солевой потребности. Завершающим этапом деятельности внешнего звена саморегуляции функциональной системы, поддерживающей оптимальный уровень осмотического давления, является прием воды или солей, т. е. удовлетворение исходной осмотической потребности. В этом процессе различают две фазы: первичного (сенсорного) и вторичного (обменного) насыщения. Сенсорное насыщение, так же как и в функциональной системе питания, осуществляется при действии воды и солей на рецепторы ротовой полости и желудка. Оно определяет быстрый нервный механизм удовлетворения осмотической потребности

сти, буквально за несколько минут от начала приема воды или солей, когда принятые вещества еще не успели всосаться в кровоток. Вторичное, или обменное, насыщение происходит по мере всасывания воды из желудочно-кишечного тракта и гидратации соединительной ткани.

Увеличение приема воды должно быть обязательно компенсировано приемом солей для сохранения оптимального уровня осмотического давления. При потере больших количеств жидкости, например, через потоотделение людям рекомендуется принимать не чистую воду, а ее солевые растворы, содержащие ионы натрия, калия, хлора и др. (например, минеральную воду).

7. Роль почек в регуляции кислотно-щелочного равновесия

Почки играют важную роль в поддержании постоянства концентрации ионов водорода в крови. рН мочи у человека может меняться от 4,5 до 8,0, что и обеспечивает стабилизацию рН плазмы крови на уровне 7,36. Механизм закисления мочи основан на секреции клетками в просвет канальцев ионов водорода (ацидогенез)



В просвете канальца ионы H^+ связываются с NaHCO_3 , Na_2HPO_4 и другие, в результате чего восстанавливается резерв оснований в плазме крови и увеличивается экскреция титруемых кислот с мочой.

Секретируемые H^+ могут связываться в просвете канальца и с аммиаком, выделяющимся в клетке из глутамина и аминокислоты (аммионогенез).



Т.о. общая экскреция кислот почкой складывается из 3-х компонентов: выделения HCO_3^- , титруемых кислот и аммония.

Практическая работа «Исследование потоотделения по Минору»

Цель работы: изучить особенности расположения и функционирования потовых желёз.

Приборы и материалы: кристаллический йод, касторовое масло, абсолютный алкоголь, крахмал, горячая вода (40-43 °С), вата.

Объект исследования: человек.

Ход работы

Необходимо насухо вытереть ладонь и смочить её раствором: кристаллический йод – 10,0; абсолютный спирт – довести до 100,0. После испарения спирта, выровнять неравномерно окрашенные места чистой сухой ватой. Припудрить смазанный участок крахмалом. Другую руку опустить в горячую воду (40-43 °С) и следить за изменением цвета крахмала.

Рекомендации к оформлению

Зарисовать форму и расположение точек и пятен на ладони, возникающих при действии йода на крахмал.

Работы на виртуальном практикуме

1. Влияние глюкозы на скорость образования мочи

Цель: продемонстрировать эффект гликемии на интенсивность образования мочи и содержание глюкозы в моче.

Принцип действий: скорость образования мочи и уровень глюкозы подсчитывается до и после внутривенного введения концентрированного раствора глюкозы.

Ход работы:

- нажать на кнопку «старт» и дождаться окончания измерения;
- определить скорость образования мочи;

- взять образец, нажав кнопку, добавить к нему NaOH и CuSO₄ и нагреть образец (проба Троммера);
- ввести в организм глюкозу и повторить пробу Троммера.

2. Влияние альдостерона и антидиуретического гормона на скорость образования мочи

Цель: продемонстрировать влияние альдостерона и антидиуретического гормона на скорость образования мочи.

Принцип действий: регистрация скорости образования мочи до и после введения гормонов.

Ход работы:

- нажать на кнопку «старт» и дождаться окончания измерения;
- определить скорость образования мочи;
- ввести в организм альдостерон и повторить два первых пункта;
- ввести в организм АДГ и повторить два первых пункта.

3. Влияние гидростатического давления, осмотического давления и диаметра приносящих и выносящих клубочковых артериол на образование мочи

Цель: продемонстрировать влияние коэффициента клубочковой фильтрации, гидростатического давления, осмотического давления на интенсивность образования мочи.

Ход работы:

- нажать на кнопку «старт» и дождаться окончания измерения;
- определить скорость образования мочи;
- изменить диаметр приносящей клубочковой артериолы в большую и меньшую стороны и повторить два первых пункта;
- изменить диаметр выносящей клубочковой артериолы в большую и меньшую стороны и повторить два первых пункта;
- изменить значения кровяного давления, сначала повысив, а потом понизив его и повторить два первых пункта;
- изменить значения онкотического давления, сначала повысив, а потом понизив его и повторить два первых пункта.

Ситуационные задачи

Задача 1

Определение суточного водного баланса у человека дало следующие результаты: поступление воды с питьем – 1400 мл, поступление воды в составе пищевых продуктов – 800 мл, потеря воды с мочой – 1500 мл, испарение воды с поверхности тела и через легкие – 900 мл, потеря воды с калом – 100 мл.

Вопросы:

1. Можно ли на основании этих данных сделать заключение о нарушении водного баланса?
2. Если баланс нарушен, то как должна измениться осмотическая концентрация плазмы крови данного человека?
3. Как изменится диурез в случае повышения осмотической концентрации плазмы крови?

Задача 2

В условиях температурного комфорта один испытуемый выпивает 0,5 л слабоминерализированной воды, другой – 0,5 л минеральной воды с высоким содержанием солей.

Вопросы:

1. У какого из испытуемых после такой водной нагрузки диурез будет выше?
2. Какие гомеостатические функции почек проявляются при изменении диуреза после водной нагрузки?

Задача 3

Во время ночного сна скорость мочеобразования, как правило, уменьшена, а образующаяся моча более сконцентрированная, чем днем.

Вопросы:

1. Как изменится величина артериального давления во время сна?
2. Какой гормон может оказывать влияние на сосудистый тонус и на процессы мочеобразования?
3. Каковы причины указанной особенности работы почек ночью?

Задача 4

Введение экспериментальному животному во внутреннюю сонную артерию гипертонического раствора натрия хлорида стимулировало секрецию вазопрессина, а введение гипертонического раствора мочевины – нет.

Вопросы:

1. Как регулируется секреция вазопрессина?
2. Одинакова ли проницаемость клеточных мембран для натрия и мочевины?
3. Как объяснить различные эффекты введения гипертонических растворов указанных веществ?

Задача 5

Экспериментальное животное (крыса) находится в клетке, где имеется свободный доступ к корму и воде. Животному введена микродоза ангиотензина II в боковые желудочки мозга.

Вопросы:

1. Какое поведение животного можно будет наблюдать?
2. Какие клинические ситуации могут привести к повышению уровня эндогенного ангиотензина II в плазме крови и ликворе?

Список литературы

а) основная литература

1. Нормальная физиология : учеб. / под ред. Б. И. Ткаченко. – 3-е изд., испр. и доп. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2016. – 688 с.
2. Нормальная физиология: учеб. / К. В. Судаков [и др.] ; под ред. К. В. Судакова. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2015. – 880 с.
3. Основы физиологии человека : учеб. : в 2-х т. / И. Г. Власова [и др.] ; под ред. Н. А. Агаджаняна. – 4-е изд., перераб. и доп. – М. : РУДН, 2014.
4. Руководство к практическим занятиям по нормальной физиологии : учеб. пособие по мед. спец. / под ред. С. М. Будылиной, В. М. Смирнова. – М. : Академия, 2011. – 336 с.

б) дополнительная литература

- 1 Вандер А. Физиология почек / А. Вандер ; пер. с англ.: канд. мед. наук Г. А. Лапис. – 5-е изд. – СПб. : Питер, 2000. – 256 с.
- 2 Зилов В. Г. Физиология детей и подростков : учеб. пособие для студентов мед. вузов / В. Г. Зилов, В. М. Смирнов. – М. : Мед. информ. агентство, 2008. – 576 с. : ил.
- 3 Орлов Р. С. Нормальная физиология : учеб. / Р. С. Орлов. – 2-е изд., испр. и доп. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 832 с. : ил., табл. + Вложен комп.-диск.
- 4 Руководство к практическим занятиям по нормальной физиологии : учеб. пособие / под ред. С. М. Будылиной, В. М. Смирнова. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Академия, 2010. – 331 с.

Учебное издание

***Полуднякова Л. В., Абакумова Т. В.,
Долгова Д. Р., Генинг Т. П., Михайлова Н. Л.***

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ

***Учебное пособие
к практическим занятиям по нормальной физиологии человека
для студентов медицинского факультета***

*Директор Издательского центра Т. В. Филиппова
Подготовка оригинал-макета Е. Е. Гусевой*

Печатается в авторской редакции

Подписано в печать 20.11.2018.
Формат 60×84/16. Усл. печ. л. 1,6. Уч.-изд. л. 1,4.
Тираж 150 экз. Заказ № 157 /

Оригинал-макет подготовлен и тираж отпечатан в Издательском центре
Ульяновского государственного университета
432017, г. Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42