

УДК 611.161:612.261

С. Ф. Иванова

ОБ ОПТИМАЛЬНОЙ ГЕОМЕТРИИ СЕТИ КРОВЕНОСНЫХ КАПИЛЛЯРОВ

Фундаментальная роль системы кровообращения в поддержании функционального гомеостаза и опосредованно гомеостаза организма явилась причиной огромного количества описательных, экспериментальных и теоретических работ по исследованию взаимосвязи между геометрией сосудистых русел, кровотоком в них и процессами диффузии кислорода. Особое место отводится геометрии сети кровеносных капилляров, определяющей (наряду с линейной скоростью крови, ее кислородной емкостью, скоростью диссоциации оксигемоглобина и активностью ферментов клеточного окисления) граничные условия в процессах диффузии кислорода в ткани.

Граничные условия характеризуют величину поступления и особенности распределения кислорода в ткани и непосредственно связаны с основными морфометрическими показателями сети кровеносных капилляров: пространственной плотностью (количеством на единицу площади) и взаимным расположением капилляров, их длинами и диаметрами.

В данной работе мы рассмотрим значение этих параметров сети кровеносных капилляров в обеспечении адекватного кислородоснабжения органов и организма на примерах скелетных мышц, сердца, головного мозга и органов дыхания. Будет показано, что по крайней мере некоторые из особенностей геометрии сети капилляров можно рассматривать как «оптимальные», исходя из определенным образом сделанных предположений о параметрах оптимизации.

Сравнительные исследования капиллярно-тканевых взаимоотношений выявляют пропорциональную зависимость между величинами капилляризации тканей и уровнями потребляемого ими кислорода. Так, в сердечной мышце плотность капилляров больше, чем в скелетных мышцах и головном мозге. В пределах миокарда она выше в желудочках по сравнению с предсердиями, в коре мозга — по сравнению с подкорковыми образованиями. Имеются видовые отличия в степени капилляризации сердца и мозга, позволяющие сопоставить развитие сети капилляров с гомеостазом органов [1, 7, 40].

Среди анализируемых органов более полно изучена геометрия сети кровеносных капилляров скелетных мышц. Увеличение плотности капилляров с возрастанием в мышцах удельной роли окислительного энергетического метаболизма прослежено: 1) в филогенетическом ряду позвоночных; 2) у животных, близких по систематическому положению, но отличающихся по величине двигательной активности; 3) в отдельных мышцах и мышечных волокнах с различными функциями и величинами функциональных нагрузок [9, 15, 23] (рис. 1).

Капиллярная сеть в органах дыхания также эволюционирует параллельно с уровнем двигательной активности животных. Большая поверхность для газообмена отмечена у физически активных видов в классах рыб и амфибий [11, 29]. Для органов дыхания характерно высокое отношение площади, занятой капиллярами, к полной площади респираторной ткани. По нашим данным, оно равно у байкальского хариуса $0,95 \div 0,97$ и $0,82$ у озерной лягушки. Для кошки этот показатель составляет $0,91 \div 0,92$ [38].

Увеличение плотности капилляров в упомянутых органах отмечается под воздействием физических тренировок, в природных и искусственных адаптациях к низким температурам и гипоксии [3, 23, 37].

Новообразование капилляров происходит и в онтогенезе организмов, однако оно отстает от роста тканей, и в целом плотность капилляров на единицу их площади постепенно уменьшается. В мышцах это выражено более значительно, чем в легких [10, 11].

Величина кислородоснабжения тканей в зависимости от степени их капилляризации рассчитывается с помощью моделей диффузии, структурной единицей которых

обычно является хорошо известная модель тканевого цилиндра Крога, модифицируемая с учетом пространственного расположения капилляров и направления кровотока в них [26].

Целесообразность формирования сети капилляров с определенной плотностью вытекает из весьма общих принципов. С их позиции исследовалось [42] значение плотности капилляров в ткани с постоянным кровотоком и равномерным потреблением кислорода. За основу была взята гипотеза об удовлетворении биологическими системами критерия устройств с минимальным производством энтропии. Показано, что при определенной плотности капилляров в ткани поддерживается максимальная средняя концентрация кислорода при минимальном производстве энтропии, которая определяется диффузией.

В случае чрезмерно высоких значений плотности капилляров снижалась бы эффективность кислородотранспортной функции крови, а при слишком малой плотности капилляров потребовалось бы увеличение градиентов P_{O_2} между кровью и тканью для поддержания в ней необходимого уровня оксигенации.

В реальных ситуациях градиенты P_{O_2} между кровью и тканью определяются интенсивностью окислительного энергетического метаболизма ткани. Она же определяет и величину критических тканевых P_{O_2} , при которых осуществляются кислородотранспортные процессы. Наиболее эффективным механизмом их поддержания является изменение плотности капилляров [35].

В модельных экспериментах на мозге показано, что появление дополнительного капилляра вблизи нейрона, снабжение которого от двух капилляров с линейной скоростью крови 500 мкм/с недостаточно, приводит к увеличению P_{O_2} в нейроне и окружающей его ткани на 13—19 гПа. Аналогичный эффект достигается 4—5-кратным увеличением скорости крови в капиллярах. Сдвиг кривой диссоциации HbO_2 вправо при значительном (на 50 % по сравнению с нормой) увеличении P_{CO_2} или увеличение кислородной емкости крови на 10 об. % вызывают повышение тканевого P_{O_2} на 7 и 9 гПа [7].

На модели, имитирующей кислородоснабжение мышечной ткани [22], показано возрастание P_{O_2} в ней благодаря соседним капиллярам, особенно выраженное при межкапиллярных расстояниях, не превышающих 16 мкм. При таких условиях уменьшаются градиенты P_{O_2} в проксимальных и дистальных областях капилляров.

Закрепленные в индивидуальных и видовых адаптациях различия уровней потребления кислорода тканями и форм кривых диссоциации HbO_2 [9, 21] предполагают зависимость процессов транспорта O_2 от времени прохождения крови по капиллярам, которое регулируется длиной капилляров и линейной скоростью крови в них.

Морфометрические исследования свидетельствуют, что в органах и тканях с более высокой плотностью капилляров их длина меньше. На рис. 1 приведены зависимости между этими параметрами для красной поверхностной боковой и белой большой боковой мышц рыб, являющихся высоко специализированными тонической и фазной мышцами, а также для мышц животных, отличающихся по высоте организации и физической активности.

Уменьшение длины капилляров отмечают при увеличении интенсивности окислительного энергетического метаболизма под влиянием тренировок. У крыс и кроликов при двухнедельной стимуляции фазных мышц с частотой 5÷10 Гц, свойственной нервам тонических мышц, длина капилляров изменялась от 535 ± 25 до 480 ± 15 мкм и от 1115 ± 65 до 860 ± 55 мкм. Плотность капилляров при этом возрастала примерно в полтора раза [30].

Подобная зависимость между плотностью и длиной пути, проходимой кровью от приносящих до выносящих сосудов, существует в жабрах рыб. У физически более активных рыб площадь дыхательных пластинок, занятая капиллярами, больше, а размеры пластинок меньше [29].

В растущих тканях уменьшению плотности капилляров сопутствует увеличение их длины [10, 18, 39]. Расчеты P_{O_2} и его измерение с помощью микроэлектродов в мышцах и раковой опухоли показали при таких изменениях в геометрии сети капилляров значительное ухудшение кислородоснабжения тканей [18, 39].

Изменчивость свойственна и диаметрам капилляров в зависимости от функций тканей, организации животных и условий их существования. В филогенетическом ряду, например, наиболее крупные мышечные капилляры характерны для амфибий, наиболее

мелкие — для

мышц, сердца, м

Эволюционн

симость от разме

ганах с высоки

образность в кис

ющей увеличен

Это явление шир

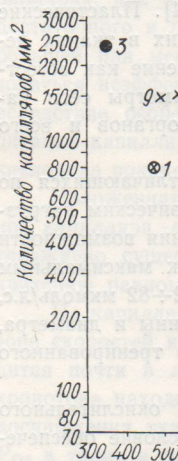


Рис. 1. Соотноше

1 — поверхностная
порка, 4 — соб

Рис. 2. Расстоян

первая колонка —
артериол до верху
ст

С этой точ
просветы мышеч
способительной
тельной адапта
глубина к кислор

Учитывая с
можно попытать
нашим данным,
10 % меньше, че
 $\pm 0,1$ мкм. У озе
 $\pm 0,6$ и $11,0 \pm 0,5$
легочных и мыш

Функционал
аспекте. Известн
доставляемое в
потока, занятой
ны гематокрита,
величины сопот
диаметрами 3,3—
та обнаружено в

Рост гемат
известно, сопров
ров наряду с изм
турного уровня.

мелкие — для птиц и млекопитающих. Относительно малый калибр имеют капилляры мышц, сердца, мозга [1, 7, 9].

Эволюционные различия калибров капилляров отражают определенную их зависимость от размеров эритроцитов. Одной из причин малых просветов капилляров в органах с высоким окислительным энергетическим метаболизмом может быть целесообразность в кислородотранспортных процессах деформации эритроцитов, сопровождающейся увеличением площади их поверхности и уменьшением пути диффузии [12]. Это явление широко распространено в микроциркуляции.

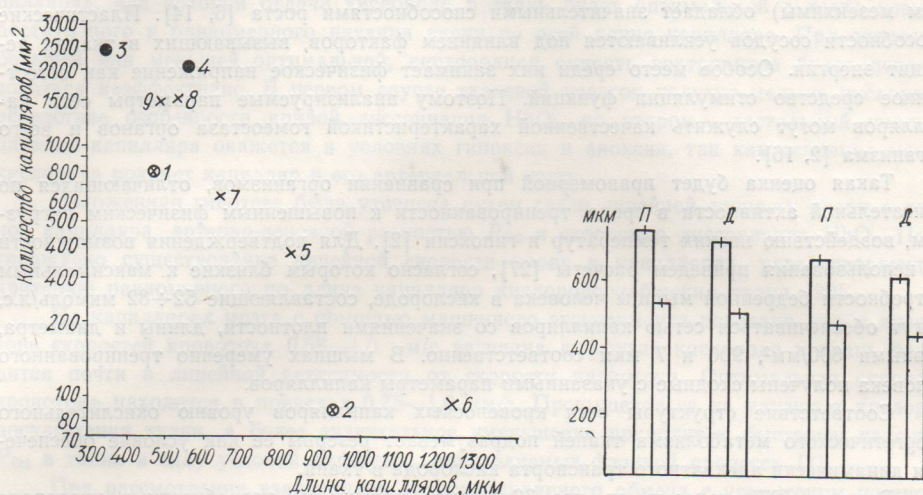


Рис. 1. Соотношение между плотностью и длиной кровеносных капилляров в скелетных мышцах, по [9]:

1 — поверхностная боковая, 2 — большая боковая мышцы байкальского хариуса, 3 — американская норка, 4 — собака, 5 — рыбы, 6 — амфибии, 7 — рептилии, 8 — птицы, 9 — млекопитающие.

Рис. 2. Расстояние от артериол до венул в различных областях легких озерной лягушки (58 ± 12 г.):

первая колонка — расстояние от основания артериол до основания венул, вторая — от верхушки артериол до верхушки венул; П — проксимальная, Д — дистальная области питания ствола магистральной артерии; слева — основание, справа — верхушка легкого.

С этой точки зрения можно, по-видимому, рассматривать относительно меньшие просветы мышечных капилляров у обитателей высокогорья [24]. Важность такой приспособительной реакции следует из приобретенного организмами под влиянием длительной адаптации к значительно разреженному воздуху повышенного сродства гемоглобина к кислороду [21].

Учитывая специфику газообмена животных в водной среде, подобным образом можно попытаться объяснить малые калибры респираторных капилляров у рыб. По нашим данным, у байкальского хариуса диаметр капилляров в жабрах примерно на 10 % меньше, чем в мышцах, и составляет в различных участках жабр $6,2 \pm 0,1$ – $6,4 \pm 0,1$ мкм. У озерной лягушки в легких и мышцах диаметры капилляров равны $13,6 \pm 0,6$ и $11,0 \pm 0,3$ мкм соответственно. Аналогичные соотношения между диаметрами легочных и мышечных капилляров имеются у теплокровных.

Функциональное значение просвета капилляров можно рассмотреть еще в таком аспекте. Известно, что при определенной величине кровотока количество кислорода, доставляемое в ткани отдельными капиллярами, является нелинейной функцией доли потока, занятой эритроцитами, т. е. гематокрита. Поддержание определенной величины гематокрита, по-видимому, может сочетаться с условием сохранения минимальной величины сопротивления кровотоку. В экспериментах на стеклянных капиллярах с диаметрами 3,3–11 мкм наименьшее сопротивление потоку при увеличении гематокрита обнаружено в капиллярах диаметром 6,3 мкм [25].

Рост гематокрита при гипоксемии и повышенной рабочей нагрузке тканей, как известно, сопровождается расширением капилляров. Длительное расширение капилляров наряду с изменением их плотности и длины закрепляется в качестве нового структурного уровня. В примере со стимуляцией мышц у крыс и кроликов диаметры арте-

риальных и венозных участков капилляров увеличивались от $3,94 \pm 0,05 \div 5,47 \pm 0,05$ до $4,14 \pm 0,02 \div 5,90 \pm 0,06$ мкм и от $4,70 \pm 0,07 \div 6,10 \pm 0,10$ до $6,40 \pm 0,20 \div 0,50 \pm 0,40$ мкм [30].

Приведенные данные о различиях плотностей, длин и диаметров капилляров свидетельствуют, что геометрия сети кровеносных капилляров формируется и видоизменяется определенным образом под влиянием метаболических запросов тканей в кислороде.

Преобразование геометрии сети капилляров является частным проявлением взаимосвязи реактивности и пластичности сосудистой системы, которая (будучи производным мезенхимы) обладает значительными способностями роста [6, 14]. Пластические способности сосудов усиливаются под влиянием факторов, вызывающих в тканях дефицит энергии. Особое место среди них занимает физическое напряжение как естественное средство стимуляции функций. Поэтому анализируемые параметры сети капилляров могут служить качественной характеристикой гомеостаза органов и всего организма [2, 16].

Такая оценка будет правомерной при сравнении организмов, отличающихся по двигательной активности в среде, тренированности к повышенным физическим нагрузкам, воздействию низких температур и гипоксии [2]. Для подтверждения возможности ее использования приведем расчеты [27], согласно которым близкие к максимальным потребности бедренной мышцы человека в кислороде, составляющие $52 \div 82$ мкмоль/л.с., могут обеспечиваться сетью капилляров со значениями плотности, длины и диаметра, равными $600/\text{мм}^2$, 900 и 7 мкм соответственно. В мышцах умеренно тренированного человека получены сходные с указанными параметры капилляров.

Соответствие структуры сети кровеносных капилляров уровню окислительного энергетического метаболизма тканей подразумевает резервы ее как условие обеспечения динамически адекватного транспорта кислорода в ткани.

Расчеты [27] показывают, что 30-кратное повышение потребности в кислороде бедренной мышцы человека (при неизменных величинах диаметра и длины капилляров) можно удовлетворить за счет 17-кратного увеличения количества функционирующих капилляров. *In vivo* пределы перфузирования капилляров значительно уже. В мышцах крысы и собаки, например, при переходе от состояния покоя к активной деятельности количество функционирующих капилляров увеличивается только в 1,5 и 3 раза [15, 28].

Расхождения с расчетами (с поправкой на функциональные и видовые особенности мышц) объясняются участием в регуляции кислородотранспортных процессов изменения просвета капилляров и других приспособительных реакций в системе кровообращения. Например, у крысы при 7–8-кратном форсировании обмена в височной мышце достаточный приток кислорода обеспечивается, если параллельно с двукратным увеличением количества функционирующих капилляров в два раза возрастает и линейная скорость в них [17].

Изменение скорости кровотока может служить механизмом улучшения снабжения тканей кислородом при наличии определенного «резерва» в длине капилляров. Расчеты, проведенные на нежной мышце собаки [28], подтверждают, что время выхода кислорода из эритроцитов меньше времени их нахождения в капиллярах. Это обеспечивает возможность полного перехода кислорода в ткань при нагрузке на мышцу, составляющей $2/3$ максимального уровня метаболизма. По расчетным данным [34], в легких (безотносительно к виду животного) резервы длины капилляров для оксигенации крови составляют примерно 0,6 значения их длины.

Рассмотрим теперь особенности геометрии сети кровеносных капилляров, влияющие на характер распределения кислорода в тканях.

Важную роль в этих процессах играют капиллярные анастомозы. Высказывается мнение [32, 33], что благодаря им поддерживаются более однородные расстояния для диффузии в сердце по сравнению с мышцами и мозгом; выравниваются P_{O_2} в околокапиллярных пространствах. Определенный вклад в это может вносить и увеличение количества анастомозов в дистальных (по отношению к артериолам) участках ткани. Считают [32], что из-за большого числа анастомозов в сердце разница в межкапиллярных расстояниях не достигает даже двукратной величины.

Описано уменьшение межкапиллярных расстояний в венозной их части, смещение артериальных концов капилляров одной артериолы к венозным концам другой, соседство артериальных и венозных концов капилляров различных артериол. Последние

два варианта противотока. Поляры размещены в ткани уменьшаются в такти кислороде из артерий ток другого. В

Высказывалось, при к достаточного и большей или меньшей неэффективности вследствие особенностей питания капилляры кислорода покинут

Изложенная ной капилляра, а твёрждено существование критерия равно

На капилляры в зоне скоростей к дится почти в кровотока нахождения доснабжения тка

P_{O_2} в ткани в с При рассмотрено [36], что с тканью определяются P и площади кровью и тканью значении параметров по длине, дельно длинных больше.

Выявлена коротких мозговых предположение о мерном его распр

Наличие вза

лагает значение При решении уравнения диффузионное сопротивление экстракции кислорода, показано [2] снабжения тканей кислородом достаточное предпологается при изменении диаметра ка

Приводят данные лягушки [5]. В лширены. По мнению точных капилляры лородного потока первых и отдачи

Идея о под

точки зрения рав

ние в функционал

мечалось выше, за

длинной капилляры

два варианта пространственного расположения капилляров означают наличие в них противотока. По сравнению с круговой моделью (когда артериальные концы капилляров размещены в одной плоскости) в данных случаях размеры аноксических областей ткани уменьшены. Кроме того, в зависимости от величины межкапиллярных расстояний в таких конструкциях возникают кислородные шунты, перераспределяющие кислород из артериального участка одного капилляра в средний или венозный участок другого. В результате P_{O_2} в соответствующих местах ткани возрастает [26].

Высказывалась идея [19] о наличии некоторой линейной скорости крови в капиллярах, при которой отдача кислорода в ткань будет оптимальной с точки зрения достаточного и равномерного питания ткани по всей длине капилляра. При скорости, большей или меньшей оптимальной, кислородная емкость эритроцитов будет использоваться неэффективно. В первом случае тканевой участок получит меньше кислорода вследствие особенности кривой диссоциации HbO_2 , во втором — дистальный участок питания капилляра окажется в условиях гипоксии и аноксии, так как основная масса кислорода покинет капилляр в его артериальной части.

Изложенная гипотеза была уточнена путем связи линейной скорости крови с длиной капилляра, артерио-венозной разностью P_{O_2} и скоростью диссоциации HbO_2 . Подтверждено существование линейной скорости крови в капиллярах, удовлетворяющей критерию равномерного по длине капилляра кислородоснабжения ткани [20].

На капиллярах мозга с помощью машинного эксперимента показано, что в диапазоне скоростей кровотока 0,58—1,0 мм/с величина диффузии кислорода в ткань находится почти в линейной зависимости от скорости кровотока. Оптимальная скорость кровотока находится в пределах 0,75—1,0 мм/с. Превышение ее не улучшает кислородоснабжения ткани, а более значительное уменьшение приводит к быстрому падению P_{O_2} в ткани в силу условий диффузии, определяемых физикой процесса [7].

При рассмотрении взаимосвязи транскапиллярного обмена с кровотоком установлено [36], что степень равновесия веществ между кровью и окружающей капилляры тканью определяется соотношением между кровотоком Q , толщиной капиллярной стенки P и площадью поверхности капилляров S . Одинаковое равновесие веществ между кровью и тканью в конечных участках капилляров будет достигаться при одинаковом значении параметра Q/PS во всех капиллярах. Поскольку капилляры в ткани отличаются по длине, достижение такого равновесия возможно при условии, что в сравнительно длинных капиллярах с большей величиной P и S линейная скорость крови больше.

Выявлена [13] различная скорость крови в длинных мышечных и относительно коротких мозговых капиллярах у крысы (0,89—1,54 и 0,76—1,2 мм/с) и высказано предположение о благоприятном влиянии этого на величину массопереноса O_2 и равномерном его распределении в околокапиллярных участках ткани.

Наличие взаимосвязи между скоростью крови в капиллярах и их длиной предполагает значение времени нахождения крови в капиллярах при обменных процессах. При решении уравнения диффузии кислорода из крови в ткань для случая, когда диффузионное сопротивление мембраны эритроцита больше, чем капилляра, а скорость экстракции кислорода мало меняется за время прохождения эритроцитов по капилляру, показано [20], что выполнение критерия оптимальности в отношении кислородоснабжения тканей определяется временем, в течение которого эритроциты отдают кислород с достаточной скоростью. Одним из механизмов поддержания этого требования предполагается переменная скорость крови по длине капилляра, регулируемая изменением диаметра капилляров в их венозных областях.

Приводят данные о таких различиях диаметров капилляров в легких и мышцах лягушки [5]. В легких капилляры в венозных своих областях сужены, в мышцах расширены. По мнению автора, соответствующие этим изменениям ускорение крови в легочных капиллярах и замедление — в мышечных могут обеспечить неразрывность кислородного потока, несмотря на постепенное снижение темпа поглощения кислорода в первых и отдачу — во вторых.

Идея о поддержании оптимального времени нахождения крови в капиллярах с точки зрения равномерного кислородоснабжения тканей предполагает его выравнивание в функционально однородных тканях. Такое условие может выполняться, как отмечалось выше, за счет определенного соотношения между линейной скоростью крови и длиной капилляров. Действительно, результаты микрокино съемок и морфометрических

исследований показывают значительные различия в скоростях крови и длинах капилляров.

Частотное распределение линейной скорости крови в капиллярах портняжной мышцы крысы и кошки, нежной мышцы собаки хорошо описывается гамма-распределением [28]. В височной мышце крысы выделяют группу капилляров со скоростью 0,89—1,0 и 1,2—1,5 мм/с [13]. В брыжейке кошки отмечены несколько типов капилляров: капилляры с высоким средним значением скорости крови (2,7 мм/с) и колоколообразным распределением скоростей, соответствующим случайным колебаниям вокруг среднего значения; капилляры со скоростью крови 0,69—1,80 мм/с, изменяющейся, как и в капиллярах первого типа, непериодически; капилляры с еще меньшей скоростью, но периодическим характером изменения (в пределах 0,33—0,87 мм/с); капилляры со скоростью 0,23—0,44 мм/с и наименьшими колебаниями во времени [31]. Большой разброс скоростей эритроцитов в артериальных участках капилляров в подчелюстной мышце лягушки не позволил [5] установить статистически достоверную разницу со скоростью их в венозных концах капилляров при статистически достоверной разнице в диаметрах.

В указанных работах, к сожалению, скорость крови в капиллярах не сопоставляли с их длиной. Морфометрические исследования показывают, что различия в длине капилляров носят характер общей закономерности [8, 10, 28, 39]. В качестве примера приведем наши данные о различиях в длине капилляров в легких озерной лягушки (рис. 2). Планарное расположение сосудов в легких лягушки позволило выявить зависимость длины капилляров от расположения их относительно артерий. Более длинные капилляры характерны для проксимальных областей снабжения магистральных артерий, их крупных ветвей, а также проксимальных областей артериол независимо от их топографии в органе.

Отклонение максимальной и минимальной величин исследуемого параметра от среднего его значения в легких лягушки составляет 50 %. В жабрах, где бассейны терминальных приносящих сосудов представляют собой изолированные образования, отличия крайних величин длины пути для крови в процессе ее оксигенации превышают десятикратные размеры. По нашим данным, у байкальского хариуса на дистанции жаберного лепестка, равной 6 мм, длина основания дыхательных пластинок уменьшается от 400 до 30 мкм. Значительные различия в длине характерны также для мышечных капилляров [8, 28]. Закономерное уменьшение длины капилляров по мере удаления их от участков сосудистого русла с высоким скоростным напором крови дает основание предположить, что в различных областях органов могут создаваться эквивалентные условия для газообмена за счет выравнивания времени нахождения крови в капиллярах.

При выяснении вопроса о зависимости между линейной скоростью крови и длиной капилляров [28] отмечают расхождение модельных данных о времени нахождения крови в капиллярах с полученными при измерениях из-за меньшей, чем ожидали, скорости крови в длинных капиллярах. Сопоставление с длиной капилляров условий кислородоснабжения опухолевой ткани по величине P_{O_2} обнаружило [39], что неоднородность в длине капилляров уменьшает среднее значение тканевого P_{O_2} на 2 гПа. Однако авторы этих работ не делают окончательных выводов о значении различий в длине капилляров для величины транспорта кислорода в ткань, поскольку допускают возможность влияния на исследуемый параметр изменения тонуса сосудов и шунтирования крови.

Аргументом в пользу того, что линейная скорость крови и длина капилляров являются зависимыми переменными (наряду с морфометрическими данными о близости сравнительно длинных капилляров к проксимальным участкам приносящих сосудов), и такая зависимость находит отражение в выравнивании времени нахождения крови в капиллярах функционально однородных органов или отдельных тканей с одинаковой напряженностью функции, могут служить показатели P_{O_2} в артериальной и венозной крови при высоких нагрузках на легкие и мышцы. В таких условиях альвеоло-артериальная разность P_{O_2} уменьшается (вследствие уравнивания вентиляции и кровотока) [41]; артерио-венозная разность P_{O_2} пропорционально нагрузке возрастает [4].

Таким образом, характер распределения кислорода в тканях зависит как от геометрии сети капилляров, включающей топографию капилляров и их диффузионную поверхность, так и от величины линейной скорости крови. Соотношение между ними влияет на перенос кислорода в ткани. В популяции капилляров одинаковое равновесие

кислорода между к морфометрических лляров. В таком слу тивности кислородо

Из приведенны дений об отдельны стоящему времени, ся адекватно метабо ми повышения эффе

Исследование лляров в совокупнос ций, типа и напряж организмов и прирс смотреть вопрос об риям. Ими могут б вотока, минимальны ллярах, время нахоэ резервы параметров

Детальные мо ные на роли каждо ных и видовых адаи пластических возмог оптимальных трениг организмов, их уст среды.

1. Автандилов Г. Л. Шестичное волокно анатомии, гистологии и физиологии. М.: Наука, 1964.
2. Аршавский И. Л. Основы онтогенеза. М.: Наука, 1964.
3. Березовский В. В. Математическая модель кровообращения. М.: Наука, 1964.
4. Беркович Е. М. Кислородный обмен в тканях. М.: Наука, 1964.
5. Голубь А. С. Кислородный обмен в тканях. М.: Наука, 1964.
6. Долго-Сабуров Л. Л. Медгиз, 1961.
7. Иванов К. П., Иванова С. Ф. Регуляция кровотока в головном мозге. М.: Наука, 1964.
8. Иванова С. Ф. Математическая модель кровообращения. М.: Наука, 1964.
9. Иванова С. Ф. Регуляция кровотока в головном мозге. М.: Наука, 1964.
10. Иванова С. Ф. Регуляция кровотока в головном мозге. М.: Наука, 1964.
11. Иванова С. Ф. Регуляция кровотока в головном мозге. М.: Наука, 1964.
12. Ильичева И. А. Анатомия, гистология и физиология. М.: Наука, 1964.
13. Калинина М. К. Микроциркуляция в тканях. М.: Наука, 1964.
14. Касаткин С. Н. Физиология кровообращения. М.: Наука, 1964.
15. Козлов В. И., Иванова С. Ф. Физиология кровообращения. М.: Наука, 1964.

кислорода между кровью и тканью может достигаться, когда некоторая комбинация морфометрических и гемодинамических показателей будет одинакова для всех капилляров. В таком случае можно говорить о некотором оптимуме «интегральной» эффективности кислородоснабжения тканей.

Из приведенных данных следует, что даже на основе весьма разрозненных сведений об отдельных параметрах сети кровеносных капилляров, какие имеются к настоящему времени, можно говорить о ее «оптимальной» геометрии. Она видоизменяется адекватно метаболическим запросам тканей в кислороде и располагает механизмами повышения эффективности его транспорта и использования в тканях.

Исследование основных морфометрических характеристик геометрии сети капилляров в совокупности с учетом места локализации конкретных капиллярных конструкций, типа и напряженности функций ткани, особенностей их перестроек в онтогенезе организмов и природных адаптациях к условиям среды позволит в дальнейшем рассмотреть вопрос об оптимальности в системе капилляров по более конкретным критериям. Им могут быть, например, минимальный расход энергии на поддержание кровотока, минимальный объем циркулирующей крови, линейная скорость крови в капиллярах, время нахождения крови в них, уровень P_{O_2} в различных областях ткани, резервы параметров сети капилляров и др.

Детальные морфометрические исследования геометрии сети капилляров, основанные на роли каждого ее параметра в массопереносе кислорода, с учетом индивидуальных и видовых адаптаций организмов позволит также более четко определить границы пластических возможностей системы капилляров. Это имеет важное значение в поисках оптимальных тренировочных воздействий на систему с целью повышения гомеостаза организмов, их устойчивости к неблагоприятным факторам внутренней и внешней среды.

Список литературы

1. Автандилов Г. Г., Гевондян Т. А. Стереометрическое исследование системы «мышечное волокно — капилляр» сердца человека в функциональном аспекте. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1980, 79, № 7, с. 33—37.
2. Ариавский И. А. Роль энергетических факторов в качестве ведущих закономерностей онтогенеза. — В кн.: Ведущие факторы онтогенеза. Киев, 1972, с. 43—71.
3. Березовский В. А. Напряжение кислорода в тканях животных и человека. — Киев: Наук. думка, 1975. — 278 с.
4. Беркович Е. М. Энергетический обмен в норме и патологии. — М.: Медицина, 1964. — 334 с.
5. Голубь А. С. Ускорение движения эритроцитов в капилляре. — Физиол. журн. СССР, 1980, 66, № 3, с. 362—366.
6. Долго-Сабуров Б. А. Очерки функциональной анатомии кровеносных сосудов. — Л.: Медгиз, 1961. — 334 с.
7. Иванов К. П., Кисляков Ю. Я. Энергетические потребности и кислородное обеспечение головного мозга. — Л.: Наука, 1979. — 213 с.
8. Иванова С. Ф. Морфологический аспект в регуляции мышечного кровотока. — В кн.: Регуляция кровообращения в скелетных мышцах. Рига, 1973, с. 27—32.
9. Иванова С. Ф. Изменение строения сети кровеносных капилляров скелетных мышц позвоночных животных при увеличении уровня окислительного энергетического метаболизма. — В кн.: Реакции гомеостатических систем в индивидуальных и видовых адаптациях. Новосибирск, 1976, с. 19—44.
10. Иванова С. Ф. Особенности возрастных изменений в строении кровеносной капиллярной сети скелетных мышц. — Изв. Сиб. отд-ния АН СССР, 1977, вып. 1, № 5, с. 126—130.
11. Иванова С. Ф. О принципе надежности в строении сосудистого русла легких. — В кн.: Функциональная морфология лимфатического русла, Новосибирск, 1981, с. 78—88.
12. Ильичева И. А., Козлов В. И. О деформации эритроцитов в капиллярах. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1972, 62, № 1, с. 25—31.
13. Калинина М. К., Левкович Ю. И., Иванов К. П., Михайлова Г. П. Кровоток в микрососудах скелетных мышц при нормоксии и артериальной гипоксемии (кинематографические исследования). — Физиол. журн. СССР, 1979, 65, № 4, с. 620—628.
14. Касаткин С. Н. Новые принципы в изучении кровеносной системы пищеварительного тракта. — В кн.: Сборник научных работ по анатомии кровеносной системы. Волгоград, 1964, ч. 1, с. 7—31.
15. Козлов В. И., Васильев Н. Д., Исакова Ж. Т. Структурно-функциональная организация микроциркуляторного русла в скелетной мышце. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1982, 82, № 1, с. 7—21.

