

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/356541188>

ОЧЕРКИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И КЛИНИЧЕСКОЙ АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ. Книга 1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ АНТРОПОФИЗИОЛОГИЯ. Часть I: феноменологическая, филогенетическая

Preprint · November 2021

DOI: 10.13140/RG.2.2.35088.74245

CITATIONS

0

READS

16

9 authors, including:



George Belkaniya

Laboratory medical expert systems "Anthropos Systems Lab.", Ukraine, Vinnitsa

149 PUBLICATIONS 143 CITATIONS

SEE PROFILE



Д.Г. Коньков

Vinnitsa National Medical University

41 PUBLICATIONS 52 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



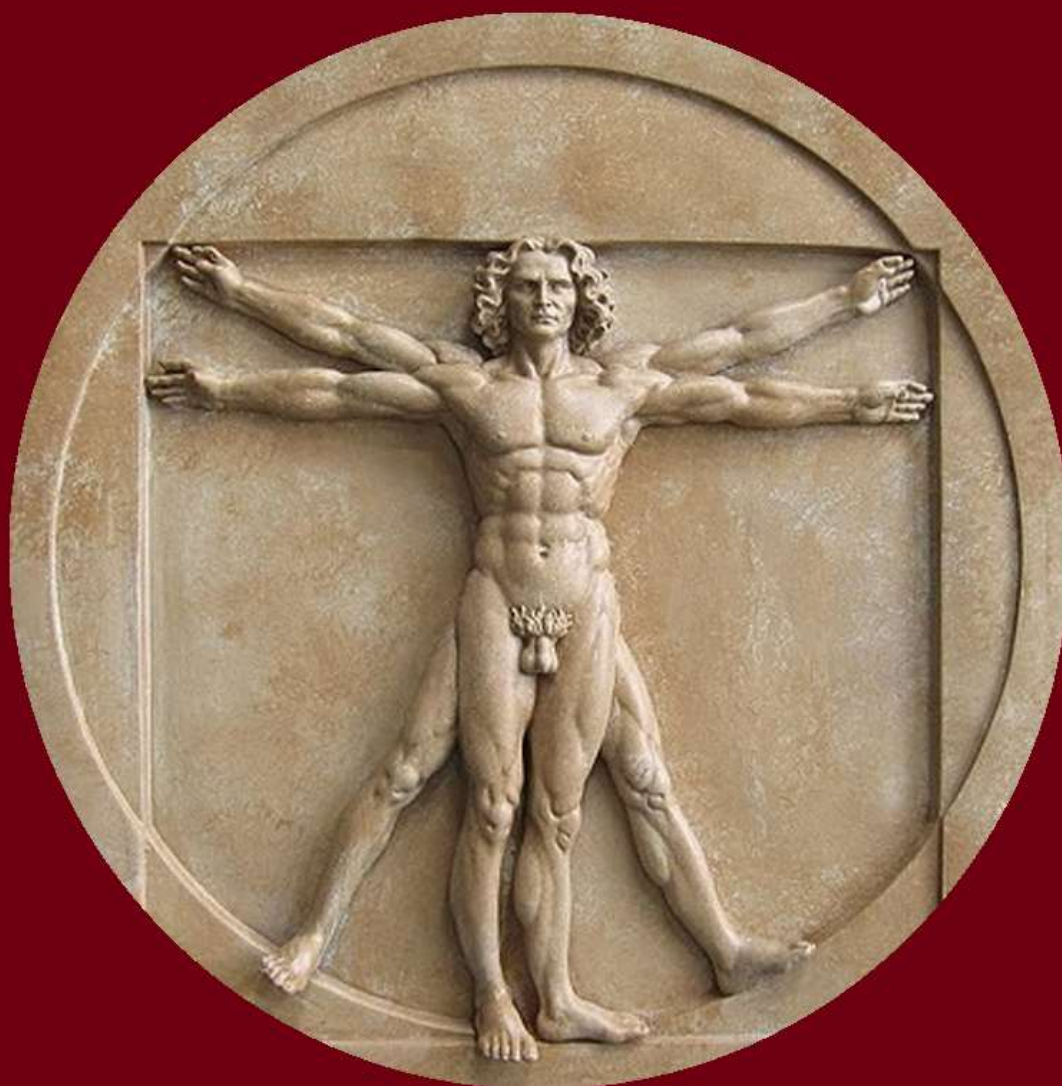
Pre-eclampsia [View project](#)



ОБЩАЯ МЕДИЦИНА [View project](#)

**ОЧЕРКИ
ПО
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ
И
КЛИНИЧЕСКОЙ
АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ**

Книга 1



ОЧЕРКИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И КЛИНИЧЕСКОЙ АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ

Авторский коллектив:

Г.С. Белкания, В.А. Дарцмелия, Л.Р. Диленян, Д.Г. Коньков,
Л.Г. Пухальская, И.В. Гвинджилия, Ю.Н. Курочкин, А.С. Багрий,
А.Н. Демин

Под редакцией профессора, доктора мед. наук Г.С. Белкания



Винница - 2021

Предисловие (... личное)

Изданием настоящих материалов «Очерки по экспериментальной и клинической антропофизиологии» хочу отдать должное всем, кто позволил мне не изменить изначально выбранному научному направлению, начиная с профессора Якова Мироновича Бритвана (заведующего кафедрой патофизиологии и моего первого научного руководителя) и профессора Нины Васильевны Братусь, благославивших меня, еще студента Винницкого медицинского института, на увлекательнейшее путешествие в физиологическую науку и медицину, которое уже длится шестой десяток лет. Должен выразить особую признательность академикам В.В.Парину и О.Г.Газенко, профессорам А.А.Генину, В.С.Гурфинкелю, М.Д.Емельянову и, особенно, А.Н.Разумееву за приобщение меня к исследованиям в области космической биологии и медицины и постоянную профессиональную поддержку на всех этапах этого пути – от текущих экспериментальных исследований до медико-биологического обеспечения программ полетов обезьян на искусственных спутниках Земли. Исследований, начало которым было положено в Винницком медицинском институте в 60-х годах и в дальнейшем продолженных в Институте Медико-биологических проблем МЗ СССР (изначально Институт космической медицины, г.Москва) и в НИИ экспериментальной патологии и терапии АМН СССР (г. Сухуми), а также в Праге (Институт физиологии АН Чехословакии), в Тбилиси (Институт терапии МЗ Грузии и в настоящее время Лечебно-оздоровительный Центр «Антропос»), в Киеве (Институт кибернетики АН Украины, Институт физкультуры и спорта), в Гренобле (по приглашению Министерства социального обеспечения, Франция), в Варшаве (Медицинский университет) и в Забже (Институт Техники и Аппаратуры Медицинской, ITAM), в Каунасе и в Вильнюсе (Медицинский университет), в Виннице (Лаборатория медицинских экспертных систем), в Нижнем-Новгороде (Приволжский исследовательский медицинский университет, Россия).

Это была разноплановая и всегда интересная работа, успешность и интерес к которой поддерживался всеми, кто был рядом со мной и ставшими участниками уже нашего общего дела. Я должен поименно назвать и поблагодарить моих младших (по возрасту, так уж сложилось) коллег за то, что мы были и остаемся в той ли иной степени в общем деле. Фактически авторский коллектив публикуемых материалов в «Очерках» гораздо шире номинального перечня авторов этого издания «Очерков» и представлен именами участников всех совместных публикаций и научных материалов и внесших, в той или иной степени, свой вклад в общее дело.. С удовлетворением и признательность. привожу в алфавитной последовательности, не отказывая во включении и своего имени в сие достойное собрание: А.С.Багрий, Г.С.Белкания, В.И.Воронцов, К.Сарек, А.Gacek М.В.Галустьян, И.В.Гвинджилия, Г.С.Гедаванишвили, P.Gibinski, P.A.Григорьян, С.Гуланян, В.А.Дарцмелия, А.Н.Демин, З.А.Джемилев, Л.Р.Диленян, J.Dechavanne, J.Jelinek, J.Jezek, Н.Н.Зданкевич, П.М.Кантария, Д.Т.Кипиани, Д.Г.Коньков, А.П.Корольчук, Н.П.Костенко, М.И.Куксова, J.Kunes, Ю.Н.Курочкин. Н.Й.Лемонджава, А.Т.Неборский, Н.Б.Несмелов, Г.С.Одинец, Л.Г.Пухальская (L.Puhalska), А.С.Рахманов, P.Романова, К.В.Симованян, A.Sobotnicki (Соботницкий), Н.Ф.Софиадис, М.Г.Сухишвили, С.Х.Татоян, Г.Д.Тортладзе, М.Трумпикас, Г.И.Чувиров, И.Н.Шеремет, П.А.Штаба.

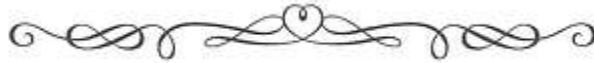
Считаю своим долгом к этому перечню имен с благодарностью приобщить и всех наших младших помощников – от служителей питомников животных до лаборантов и медицинских сестер, обеспечивавших техническую помощь в экспериментах и клинических исследованиях.

За время нашей совместной работы большинство из них успешно прошли научную аттестацию (кандидата и доктора наук) и стали профессионалами в разных областях медицины и науки, но в нашем общем деле были объединены общим направлением на стыке гравитационной физиологии и антропологии. Достигнутая итоговая дефиниция и отражена в названии сего издания – «Очерки по экспериментальной и клинической антропофизиологии».



Г.Белкания

ОЧЕРКИ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ И КЛИНИЧЕСКОЙ АНТРОПОФИЗИОЛОГИИ



КНИГА ПЕРВАЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ АНТРОПОФИЗИОЛОГИЯ *Часть I*

Феноменологическая, филогенетическая и онтогенетическая модели адаптации к земной гравитации

Авторский коллектив:

Г.С. Белкания, В.А. Дарцмелия, Л.Р. Диленян, Д.Г. Коньков,
Л.Г. Пухальская, И.В. Гвинджилия, Ю.Н. Курочкин, А.С. Багрий,
А.Н. Демин

Под редакцией профессора, доктора мед. наук Г.С. Белкания

Очерки по экспериментальной и клинической антропофизиологии. Книга 1. Экспериментальная антропофизиология. Часть I: феноменологическая, филогенетическая и онтогенетическая модели адаптации к земной гравитации. – Монография – Под. ред. проф. Г.С.Белкания / Г.С.Белкания и др. – Винница, 2021.

В «Очерках» (Часть I) подводятся итоги многолетних экспериментальных и клинических исследований на мировоззренческом стыке гравитационной биологии и антропологии. Адаптация к земной гравитации в процессе филогенетического и онтогенетического формирования прямохождения – основного биологического качества человека рассматривается как базовая адаптация и антропогенетическая основа физиологии и патологии. С этих позиций анализируются многообразные морфологические и функциональные проявления адаптации основных систем организма к земной гравитации при изменениях положения тела (феноменологическая модель). Эволюция сердечно-сосудистой системы и гравитационный фактор рассматриваются на основе сравнительных физиологических исследований (эволюционная или филогенетическая модель адаптации к земной гравитации) у приматов (обезьяны, человек) с их полу- и вертикальной позной статикой и у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (крысы, кролики, кошки, собаки), определяющих принципиально иную типологическую организацию динамического состояния и реактивность сердечно-сосудистой системы.

Обосновываются основные онтогенетические этапы адаптации к земной гравитации в процессе формирования и становления прямохождения у человека. В соответствии с этими этапами рассматриваются ростовые и клинические проявления базовой адаптации человека к прямохождению (онтогенетическая модель адаптации к земной гравитации).

Книга предназначена для специалистов врачей и для научных сотрудников, интересующихся вопросами эволюционной медицины и теории медицины, гравитационной физиологии и развития человека в постнатальном онтогенезе.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 4

ОЧЕРК 1

Гравитация и развитие животных организмов.
К обоснованию мировоззренческой связки гравитационная биология–
антропология (введение) 5

ОЧЕРК 2

Феноменологическая модель адаптации к земной гравитации
(функциональная система антигравитации) 15

- 2.1. Дыхание и гравитация 36
- 2.2. Почечный компонент антигравитационной функции 43
- 2.3. Система кровообращения и гравитация 47
- 2.4. Функциональная система антигравитации 62

ОЧЕРК 3

Эволюция сердечно-сосудистой системы и гравитационный
фактор кровообращения.

Эволюционная модель адаптации к земной гравитации 67

- 3.1. Общая характеристика филогенеза сердечно-сосудистой системы 67
- 3.2. Реакция сердечно-сосудистой системы на ортостатическое воздействие у животных
разных видов 75
- 3.3. Типологическая организация циркуляторного состояния ССС как гемодинамическая
форма адаптации к гравитационному фактору кровообращения 88
- 3.4. Антропофизиологическая основа видового стереотипа реактивности сердечно-
сосудистой системы у приматов 107

ОЧЕРК 4

Антропогенетическая модель онтогенетической адаптации человека к
земной гравитации 131

- 4.1. К обоснованию модели 131
- 4.2. Этапы онтогенетической адаптации человека к земной гравитации
(общая характеристика) 135
- 4.3. Ростовые и клинические проявления адаптации к земной гравитации 139
- 4.4. Антропогенетическая и онтогенетическая модель общих клинических проявлений
соматического состояния человека (собственные данные) 244
- 4.5. Антропофизиологический подход как методологическая основа в разработке новых
диагностических средств для превентивной медицины и поддержки здоровья 258

Литература 264

ОЧЕРК 1.

Гравитация и развитие животных организмов.

К обоснованию мировоззренческой связки гравитационная биология– антропология (введение)

Сила тяжести показалась мне всемогущей, как любовь ... земные толщи хранили безмолвие. Но плечами я ощущал силу притяжения – всю ту же, гармоничную, неизменную, данную на века. Да, я неотделим от родной планеты...

Антуан де Сент-Экзюпери. Планета людей.

Постоянство физических характеристик гравитационного поля Земли является одной из немногих констант окружающей среды. Силы гравитации, влияющие через цепь взаимосвязей на процессы возникновения и развития организмов на Земле, рассматриваются как имеющие опосредованный характер. Адаптация к силе тяжести в биологическом смысле определяется как производная, по крайней мере, второго, а чаще - более высоких порядков. Наблюдаемые в связи с силами гравитации различные проявления адаптации имеют в основном филогенетический смысл, являясь унитарным и непрерывным морфофункциональным прогрессивным процессом, который совмещен во времени с биологической эволюцией на Земле [Северцев, 1939; Зенкевич, 1944; Дубинин, Ваулина, 1976; Газенко, Парфенов, 1982; Парфенов, 1982, 1988]. В биологии давно признано влияние силовых полей, в частности гравитационного, на живые организмы и накоплен значительный описательный и экспериментальный материал по геотропизмам и геотаксисам.

Положение растений всегда стеблем вверх, а корнем вниз – настолько привычное явление, что на него долгое время не обращали внимания. Кстати, как и ортоградное (полностью разогнутое) вертикальное положение тела человека, но об этом после. В течение длительного периода под воздействием внешних факторов вырабатывалось то многообразие растительных форм, которое наблюдается на нашей планете. Однако при всем этом многообразии отмечается поразительное единство плана организации. Тело растений состоит из вертикально расположенных и полярных по своей функции частей – стебля и корня, которые растут в противоположных направлениях. Этот рост обусловлен действием силы тяжести – необходимого элемента развития растений.

Первым, кто обратил внимание на эту зависимость, был Денис Додарт [Denis Dodart, 1700]. Если растение вывести из вертикального положения и расположить горизонтально, то через некоторое время конец корня загнется вниз, а конец стебля – вверх. Это обусловлено неравномерным ростом нижней и верхней сторон: у корня растет быстрее верхняя, а у стебля – нижняя сторона.

Вначале считали, что направление роста растений определяет свет. Однако если посеять семена в решето, дно которого постоянно освещать, а верхнюю сторону – затемнять, то корень все равно направится сквозь решето вниз, т. е. к свету, между тем как стебли потянутся вверх [Тимирязев, 1878]. Еще более ранними опытами [Knight, 1806] было доказано, что рост стебля вверх и корня вниз – результат действия земного притяжения. При

прорастании семян на диске центробежной машины оказалось, что корешки растений росли по направлению центробежной силы, заменяющей в данном опыте силу тяжести, а стебли – в обратном направлении.

В пользу того же предположения свидетельствовали и опыты на клиноstate [Wiesner, 1878; Тимирязев, 1878; Osterhout, 1917; Паллади, 1922]. Если диск клиноstate медленно вращается в горизонтальной плоскости, то посеянные на нем семена прорастают как обычно (корни вниз, а стебли – вверх). Если же вращение происходит в вертикальной плоскости, так что влияние силы тяжести на все части прорастающего семени равномерно, то корень и стебель принимают любое положение, чаще сохраняя то, в котором они были закреплены. Явление роста под влиянием земного притяжения было названо геотропизмом.

Уникальными для теории и практики геотропизма явились прямые опыты по изучению влияния невесомости на ориентацию и развитие растений. Растения впервые были помещены в условия невесомости во время 45-часового орбитального полета. Уже через 5 часов обычный угол расположения листьев у растений изменился. Через 12 часов они отклонились от горизонтали почти на 90%, а через 18 часов коснулись стебля. После полета листья и стебли у многих растений остались в том же положении. Корни проростков пшеницы в невесомости росли в направлении побега или в стороны, хотя в обычных условиях они направлены вниз. Эти эксперименты отчетливо показали, что угол наклона листьев и направление роста стебля и корня в условиях гравитационного поля Земли зависят от силы тяжести. При этом направление роста осевых структур растения всегда параллельно направлению вектора гравитации. Сопоставление фактов, полученных в опытах на клиноstate, с данными эксперимента на искусственном спутнике Земли показало принципиальное сходство реакций, однако степень их выраженности на клиноstate была несколько меньшей [Salisbury, 1969].

Данные о геотропизме высших растений были упомянуты, чтобы, во-первых, показать биологическое значение гравитации уже на уровне растительных организмов, а во-вторых, отдать должное блестящим исследованиям многих ученых, показавших значение естественной планетной гравитации в морфологии и физиологии растений и вскрывших механизмы геотропической реакции. Осознание генерального значения гравитации на рост растений и их ориентацию относительно вектора силы тяжести [Lion, 1971; Меркис, Лауринавичюс, 1976; Платонова, Парфенов, Жваликовская, 1978; Парфенов, 1982] позволило после соответствующего экспериментального подтверждения сформулировать фундаментальную теорию геотропизма [Меркис, Лауринавичюс, Ярошюс, 1972], блестящее подтверждение которой и было получено в последующих прямых экспериментах в условиях невесомости на борту космических летательных аппаратов [Меркис, Лауринавичюс, 1976; Теирбеков, Парфенов, 1978; Платонова, Парфенов, Жваликовская, 1978; Меркис, Лауринавичюс, Швягжде, 1984]. При этом было показано, что в невесомости могут нормально проходить все стадии развития у высших растений, однако все виды геотропически зависимых движений органов у растений в невесомости изменяются необратимо. И хотя принципиальная структура растений, выращенных в невесомости, остается неизменной, однако происходят достаточно существенные изменения конечной формы растений [Парфенов, 1988].

Примечательно, что значение вектора силы тяжести по отношению к осевым структурам растения на их рост и развитие было показано в достаточно простых по постановке экспериментах, в которых просто изменялось положение растущего растения или его частей в пространстве [Brain, 1935; Lion, 1965]. И, тем не менее, в методически элементарных, но аналитически адекватных постановках наземных исследований было точно предсказано поведение растений в невесомости. Это подтверждает методологическую обоснованность и методическую возможность исследований биологических эффектов планетной силы тяжести в экспериментальных условиях наземного моделирования.

Значительно сложнее обстоял вопрос с исследованиями на животных организмах. При этом имеются в виду не имеющиеся в настоящее время многочисленные данные по

морфологическим, физиологическим и биохимическим сдвигам, наблюдаемым в животных организмах широкого сравнительного ряда, включая человека, при относительно кратковременном воздействии моделируемых или реальных гипо- и гипергравитационных условий, а исследования особенностей роста и развития организма в этих условиях. Первые из проведенных в этом направлении исследований, использовавшие также весьма простую постановку экспериментов – искусственное изменение положения оплодотворенной яйцеклетки амфибии, позволили сделать вывод о том, что гравитация является определяющим фактором эмбриогенеза [Пфлюгер, 1883; приведено по И.П.Павлов, 1910]. А автор этих исследований – Эдуард Пфлюгер был определен основоположником экспериментальной эмбриологии.

По результатам многочисленных экспериментов с рыбами и амфибиями, проведенных в условиях клиностатирования и невесомости [Смитт, 1975; Пальбах, 1976; Мелезова, Шилейко, Бурлакова, 1976; Дорфмен, Черданцев, 1977; Белоусов, Дорфман, Игнатъева и др., 1979; Черданцев, 1983; Винников, 1976 и др.] было констатировано отсутствие влияния этих условий на процессы развития на стадии гастрюлы. Однако развитие в гипогравитационных условиях на более ранних стадиях эмбриогенеза сопровождалось появлением широкого спектра аномалий, часть из которых впоследствии регулируется [Серова, Денисова и др., 1988]. Что же касается гипергравитации, то в экспериментах с икрой рыб на центрифуге было показано, что сила тяжести практически не играет роли в раннем морфогенезе. При гипергравитации до 50g не наблюдалось нарушения развития, и лишь при более значительных ускорениях, порядка 300-500g, на ранних этапах развития возникали аномалии [Shaver, 1951; Черданцев, 1983].

В различных по своей постановке исследованиях (изменение положения относительно вектора силы тяжести, клиностатирование и центрифугирование) была показана высокая гравитационная чувствительность яиц птиц, описана зависимость процессов симметризации куриного яйца от силы тяжести и определена критическая стадия процесса симметризации яйца в матке у млекопитающих. При переориентации яйца в этой стадии были обнаружены уродства, связанные с нарушением билатеральной симметрии осевого зачатка [Vintemberger, Clavert, 1956; Kochud, Eyal-Giladi, 1971; Мелихова, Шилейко, Бурлакова, 1976; Мелихова, Шилейко, Игнатъева, 1976; Пальмбах, 1976; Smith, Abbott, 1981].

Таким образом, приведенные эмбриологические исследования свидетельствуют о достаточно сложном взаимодействии развивающегося организма с гравитационными силами, которое по-разному складывается в различных стадиях эмбриогенеза. На протяжении последнего определенно выделяются критические периоды, в которых изменения нормальных гравитационных условий может сопровождаться аномалиями развития, вплоть до возникновения уродств и гибели зародыша [Серова, Денисова и др., 1988].

У представителей животного мира складывались особые взаимоотношения с гравитационным полем Земли. Следует иметь в виду, что положение растений в пространстве относительно фиксировано, тогда как животные активно изменяют свое положение и ориентацию по отношению к вектору гравитации, поэтому механизмы взаимодействия с гравитационным полем Земли и его восприятие (геотаксис) у них несравненно усложнились и дифференцировались. В основе такого взаимодействия лежат так называемые геотаксические реакции, суть которых – ориентация по отношению к гравитационной нормали.

Отрицательный геотаксис отмечен у простейших [Prosser, Brown, 1962]. Положительный геотаксис проявляют многие организмы: турбеллярии, полихеты, голотурии, плечепогие, личинки двукрылых насекомых и водные брюхоногие моллюски. Большинство полихет при реализации геотаксических реакций пользуется сигналами от статоцистов [Buddenbrock, 1952]. Жуки из семейства Staphiliriidae, обитающие в песке, роют свои норы строго вертикально, сохраняя это направление даже тогда, когда в опыте его искусственно отклоняют от вертикали на 70° [Buckmann, 1954].

У многих животных (улиток, крабов, некоторых жуков, крысят) геотаксис зависит от позных рефлексов, вызываемых сигналами от статоцистов, проприоцепторов и, возможно, рецепторов кожи [Crozier et al., 1928, 1934]. В еще большей мере взаимодействие с планетной гравитацией на основе позной рефлекторной активности осуществляется у высших позвоночных.

Ориентация животных по отношению к силе тяготения осуществляется при помощи отолитового аппарата – специализированного гравирецептора. У беспозвоночных он представлен, как правило, статоцистами, у позвоночных – вестибулярной частью лабиринта. Несмотря на совершенно различные происхождения и пути эволюции, статоцисты и вестибулярный аппарат поразительно сходны на органном, клеточном и субклеточном уровнях организации. Принципиальное сходство в первичном восприятии гравитационного раздражения животными и высшими растениями определяет генеральное значение планетной гравитации как «геобиологического вектора» [Винников, 1971].

Следует отметить, что имеющие большое значение для осуществления геотаксиса у беспозвоночных отолитовые органы у позвоночных становятся самостоятельно менее значимыми, так как участие вестибулярного аппарата в осуществлении ориентировки в пространстве и поддержки позы тела [Magnus, 1924] строится на основе тесного взаимодействия с проприоцептивной и зрительной афферентными системами [Разумеев, Григорьян, 1964]. При этом удельное значение вестибулярного аппарата снижается и ведущими в регуляции позы становятся другие афферентные системы.

Так, было показано [Magnus, 1924], что нарушение позы под влиянием лабиринтэктомии проявляется у различных животных по-разному. Обезьяны, лишённые лабиринтов, находясь в воздухе, например при прыжке, совершали некоординированные движения, однако стоило им уцепиться лапой или хвостом за перекладину клетки, как все движения становились точными и согласованными. Принципиально то же самое происходит и у космонавтов в условиях невесомости – стоит им лишь найти точку сцепления стопой или другой частью тела с неподвижными конструкциями кабины корабля и координация движений сразу улучшается. С позиции устоявшегося представления Dusser de Barenne (1934), Л. А. Орбели (1938), А. В. Лебединского (1947) и других исследователей по мере филогенетического развития позвоночных влияние вестибулярного аппарата на мышечные механизмы равновесия уменьшается; при этом резко увеличивается значение проприоцептивной и зрительной афферентных систем. Значение вестибулярного аппарата, по-видимому, определяется не столько положением животного в эволюционном ряду, сколько характером его двигательной и позной активности и экологией.

Очевидно, что прямохождение и прямо стояние выдвигают новые требования к вестибулярному аппарату [Гурфинкель и др., 1965], а взаимодействие животных организмов с гравитационным полем Земли посредством опорных реакций повышает удельное значение мышечной системы с ее гравирецепторным звеном. Особое значение, особенно у человека в связи с прямохождением, приобретает интероцептивное звено восприятия и циркуляторные механизмы компенсации гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения. Не случайно вестибулярная деафферентация нарушает не только ориентацию тела, а и адаптацию кровообращения в вертикальном положении тела, сопровождаясь в вертикальном положении вверх головой артериальной гипотонией, вплоть до ортостатического коллапса [Белкания, 1968, 1982].

В процессе эволюции взаимодействие животных организмов с планетной силой тяжести привело к формированию полимодальной гравирецепторной системы, суть которой состоит в трансформации механического (гравитационного) раздражения в нервное возбуждение. В восприятии гравитации принимают участие многие афферентные системы, удельное значение которых различно в сравнительно физиологическом отношении. Основу этого различия составляет характер взаимодействия с гравитационным полем Земли и экологические особенности животных на различных этапах становления антигравитационной функции организма.

Гравиорецепторная система формировалась на основе механорецепции, т. е. наиболее распространенной формы восприятия механических воздействий внешней среды. Весьма существенно при этом такое свойство гравиорецепторов, как медленная адаптация, позволяющая им сохранять возбудимость при продолжающемся гравитационном воздействии. О высокой организации системы восприятия гравитации свидетельствует перестройка в ее центральных звеньях с развитием механизмов обратной афферентации, например, гамма-эфферентной системы мышечных веретен [Гранит, 1957], и высокая пластичность, основанная на взаимозаменяемости и компенсации недостаточного функционирования тех или иных компонентов сложной системы, воспринимающей гравитационное окружение. Именно полимодальность гравиорецепторного восприятия и определила высокую пластичность этой системы, способность к компенсации при повреждении ее отдельных звеньев, поэтому освободить организм от восприятия постоянно действующей силы тяжести практически невозможно.

Отсюда значение гравитации как геобиологического фактора четко проявляется в тех изменениях в структуре и функции организма, которые были вызваны влиянием гравитационного поля Земли в процессе эволюции животного мира, а также в рекапитуляции этих филогенетических преобразований в процессе онтогенетического развития.

Каждая животная популяция представляет собой определенную форму существования вида в конкретных условиях среды и в этом качестве выступает как самостоятельная экосистема, конечной функцией которой является сохранение и воспроизведение вида в данных условиях. В связи с этим адаптивные механизмы популяционных систем складываются как интегрированный результат непрерывного потока информации о состоянии внешней среды и самой популяции. При этом отдельный организм, представляющий собой конкретную единицу обмена, осуществляет устойчивые взаимосвязи организма с внешней средой [Слоним, 1971; Шилов, 1985; Шмидт-Ниельсен, 1987]. Организмы адаптированы к существованию в адекватных условиях среды в силу длительной видовой эволюции и онтогенеза. Причем, возникновение и развитие тех или иных базовых адаптаций связывается с определенными этапами выраженных изменений и, прежде всего, физических характеристик окружающей среды, при которых исключается возможность сохранения и поддержания нормальной жизнедеятельности организма без достижения приспособлений к воздействию новых условий жизни [Шмальгаузен, 1964; Кузнецов, 1979].

По существующим представлениям [Бровар, 1960; Коржуев, 1971; Смитт, 1975], в филогенетическом и онтогенетическом развитии земных организмов влияние гравитационных сил относительно усиливается. Это связывается с переходом от водного к наземному образу жизни, с постепенным увеличением линейных размеров и массы тела живых организмов, а также с расширением активного освоения окружающего пространства, важнейшей физической составляющей которого является гравитационное поле Земли.

В истории Земли и биологической эволюции особенно выделяются два периода, когда животные организмы реально столкнулись с существенными изменениями гравитационного окружения – выход живых существ на сушу и возвращение части из них в водную среду. Что же касается наземного этапа эволюции, изменение влияния земного притяжения рассматривается, прежде всего, в связи увеличением линейных размеров и с нарастанием массы тела [Бровар, 1960; Циолковский, 1961; Коржуев, 1971; Савин, 1969; Шмидт-Ниельсен, 1982, 1987 и др.]. Менее четко в литературе обозначается значение опосредования влияния силы тяжести через позную статику и локомоцию в формировании существенно различных гравитационных условий существования животных организмов. Это существенно суживает представление обо всей широте диапазона изменчивости по гравитационному фактору и его опосредованного влияния на темпы и направление эволюции между этапами появления земноводных и вторично-водных животных.

В то же время, устоявшиеся у современных животных организмов видовые формы позной статики и локомоции, несомненно, явились следствием одной из базовых адаптаций организма, обеспечивающих существование, прежде всего, в гравитационном поле Земли.

Именно поздние особенности двигательной жизни и определяют соответствующие морфологические и функциональные проявления этой адаптации, ставшие видовой характеристикой, по крайней мере, общего типа строения тела и его опорно-двигательного аппарата. Что же касается собственно основных форм позной статики и локомоции, то уже на этапе рептилий они являются как бы надвидовой (бипедальная, квадрипедальная) и даже надклассовой (плавание и ходьба у рептилий, летание и передвижение по суше у птиц) характеристикой. Именно эта характеристика позволяет систематизировать различные виды животных, по сути дела, по способу их локомоторной адаптации к существованию в условиях земного притяжения. Во всяком случае, рассмотрение позы как особой формы опосредованного влияния силы тяжести на пути ароморфоза позволяет полнее представить себе весь реальный диапазон изменчивости, связанный с эволюцией в гравитационном поле Земли.

Предполагается, что изменение условий действия гравитационных сил (отсутствие, уменьшение или увеличение величины, времени экспозиции, направление действия вектора силы тяжести) должно повести к увеличению как модификационной, так и мутационной изменчивости. В связи с этим ставятся вопросы о влиянии гравитации на темпы адапциоморфоза, мутирования и отбора [Дубинин, Ваулина, 1976]. При этом генетический, морфологический и физиологический статус современных организмов рассматривается как следствие влияния силы тяжести по трем различным, но взаимосвязанным составляющим – создателя абиотической среды обитания, важного фактора естественного отбора и экофизиологического параметра, вызывающего стабильные механические напряжения [Парфенов, 1988]. Вместе с тем, удивительное разнообразие окружающего нас животного и растительного мира свидетельствует о том, что живые организмы в процессе филогенетического развития сумели приспособиться к изменению гравитационных условий, сохранив способность расти и воспроизводить себе подобных [Серова, 1988]. Все многообразие форм влияния гравитационных сил, проявляющееся в процессах индивидуального развития организма и в особенностях функционирования его отдельных органов и систем, отражалось на направлении эволюции видов в целом [Савин, 1979].

Переход из водной в наземную среду обитания, что по существу представлял собой переход в гипергравитационную среду, был сопряжен с необходимостью не только уравнивания массы тела, но и постоянного преодоления поля действия гравитационных сил при локомоции. Это в процессе эволюции привело к появлению скелетных структур и к значительному увеличению массы скелета, к прогрессивному развитию у наземных позвоночных конечностей и мощной антигравитационной мускулатуры [Бровар, 1960; Коржуев, 1971; Смитт, 1975; Белкания, 1982]. Первой и основной чертой строения организмов, появление которой в эволюции связывается с влиянием гравитации, является их полярность, которая проявляется в эмбриогенезе, развитии и росте организмов, в морфологических особенностях строения тела и т.д. Отмечается, что полярная организация среды инициировала морфогенетический эволюционный процесс, который привел к дорсо-вентральной, краниально-каудальной и другим полярностям [Парфенов, 1988], включая асимметрию тела.

Взаимодействие с силой тяжести через весовую составляющую массы тела и его отдельных частей животного организма рассматривается как строго упорядоченная система (схема тела), которая характеризуется определенными биологическими качествами. Поэтому она специфична для данного животного, прежде всего потому, что организация такой системы слагается в филогенезе вида и формируется в процессе онтогенеза [Бровар, 1960]. При этом формообразующее значение силы тяжести усиливается по мере увеличения массы организмов, определяя верхний предел ее величины и размеров тела в целом, по крайней мере, у сухопутных животных [Парфенов, 1988].

Следует отметить, что возникшие в процессе эволюционного развития антигравитационные механизмы обеспечивают исключительно точное уравнивание организма с механическими условиями окружающей среды. Последние складываются из

влияния на организм гравитационных и внешних динамических сил, к которым относятся и механические силы, возникающие в теле при сокращении поперечно-полосатой и гладкой мускулатуры [Савин, 1979].

Развитие рычажного способа передвижения и удлинение конечностей привело к перемещению центра массы тела на значительное расстояние от поверхности Земли. Это потребовало не только оказания постоянного противодействия силе тяжести, но и для обеспечения сохранения равновесия тела как в состоянии покоя, так и при перемещениях его отдельных частей в связи с изменением позы тела при локомоциях. Передвижение с помощью конечностей связано с необходимостью постоянного преодоления гравитационных сил, так как при такой форме движения происходит и постоянное перемещение массы тела относительно вектора силы тяжести. Все это в процессе эволюции привело к значительному развитию скелетной мускулатуры, на долю которой у большей части наземных организмов приходится до 40% массы тела. При этом наибольшее развитие получила при этом мускулатура разгибателей. Не случайно, именно в отношении этой мускулатуры впервые в качестве синонима был использован и термин «антигравитационная» [Шеррингтон, 1940]. Конечно, развитие скелетной мускулатуры так же, как и костного аппарата, было связано с обеспечением не только антигравитационной, но и собственно локомоторной функции организма. Однако, в силу чрезвычайно тесного переплетения этих функций в процессе филогенеза, их обеспечение в ряде случаев было адресовано к одним и тем же структурам. Особенно это касается механизмов регуляции и поддержания мышечного тонуса. В этом проявился принцип экономии пластического материала, являющийся одним из характерных свойств организации живых систем [Савин, 1979].

Силы гравитации оказали детерминирующее влияние на развитие функций и структур, обеспечивающих не только уравнивание механических условий окружающей среды, но и их ориентацию в пространстве. Не случайно, ориентация по вектору силы тяжести является наиболее древней [Сепп, 1959; Винников, Газенко, Титова и др., 1971]. Все организмы, за исключением самых примитивных, имеют структуры, обеспечивающие восприятие вектора гравитационного поля. Хотя в процессе эволюционного развития морфофункциональные структуры, воспринимающие действие гравитационного поля, и подверглись существенным изменениям, однако принцип их работы оставался всегда одним и тем же. В основе его лежало восприятие деформаций, связанных с проявлением действия весомой и инертной масс тела.

Как отмечалось выше, специфическим гравирецептором, обеспечивающим восприятие вектора гравитационного поля, является отолитовая часть вестибулярного аппарата. Об этом важном значении вестибулярного аппарата для обеспечения жизнедеятельности организма свидетельствуют особенности его формирования в процессе фило- и онтогенеза [Винников, Газенко, Титова и др., 1971; Винников, 1976; Винников, Газенко, Лычаков, Пальбах, 1983]. Именно поэтому, среди всех видов чувствительности только осязание и равновесие становятся функционально деятельными уже в эмбриональном периоде развития [Образцова, 1961].

Особенно отчетливо детерминирующее влияние гравитации проявилось в формировании соответствующих нервных центров и установлении связи между различными отделами центральной нервной системы, имеющей отношение к уравниванию механических условий окружающей среды и преодолению влияния на моторику основных свойств массы (весомой и инертной) тела. Еще до перехода животных от водного образа жизни к наземному, в связи с увеличением скорости перемещения в трехмерной системе координат возникла потребность в развитии системы, которая бы предотвращала нарушения равновесия, связанные с проявлением инерционных свойств массы тела. Анатомическая организация указанной системы представлена соответствующими структурами мозжечка, функция которых тесно связана с функцией вестибулярного аппарата, проприорецепцией и зрением.

Согласно более ранним [Jngvar, 1917-1919; Серова, 1988] и современным [Разумеев, Григорьян, 1964] представлениям, мозжечок является тем образованием, которое можно рассматривать как специальный орган, обеспечивающий бессознательную чувствительность, которая может быть обозначена как чувство массы [Ariens-Kappers, 1920-1921]. Чувствительность этого образования к ускорениям очень велика [Gualtierotti et al., 1959]. Однако автоматическое поддержание позы, регуляция тонуса антигравитационной мускулатуры и сохранение равновесия при различных неестественных положениях оказываются возможными лишь при одновременном участии морфофункциональной системы красных ядер, объединяющих влияние вестибулярной системы (лабиринтные, тонические рефлексы), проприорецепции (в том числе и проприорецепции со стороны мышц шеи) и зрения [Смитт, 1975].

С влиянием механических сил, сообщающих ускорения, человек сталкивается в своей жизни постоянно, ибо каждое движение начинается и заканчивается возникновением ускорений. Движение, являясь одной из основных форм выражения жизни [Аршавский, 1982, 1986] и присуще живым объектам на самых разных филогенетических уровнях их организации. Двигательная функция организма, по сути, в значительной мере является альтернативой действия сил гравитации и является одной из основных функций, обеспечивающих адекватность жизни организма на Земле. При этом всегда имеет место интенсивная мышечная деятельность [Коваленко, Гуровский, 1980].

В эволюции позвоночных переход от гипогравитационных условий в водной среде обитания к наземному образу жизни сопровождался морфофункциональным процессом адаптации к силе тяжести, который характеризовался, прежде всего, изменением характера опоры тела на земную поверхность и формированием соответствующих форм позной статики и локомоции – от опоры сначала всей брюшной поверхностью, затем четырьмя конечностями до перехода к полу- и вертикальной статике. Каждая новая из таких форм, по сути дела, отражала прогрессивную направленность морфофункциональной адаптации к силе тяжести, которая, в свою очередь, являлась главным препятствием к исторически быстрому новообразованию и закреплению той или иной формы опоры в соответствующих типах позной статики и локомоции. Именно земная сила тяжести стала основным фактором на пути филогенетического преобразования характера опоры и повлияла на возникновение ряда важнейших морфологических и функциональных особенностей позвоночных [Гертвиг, 1900; Thompson, 1942; Бровар, 1960; и др.]. Только принимая во внимание силу тяжести, можно понять всю трудность и важность возникновения разных типов опоры тела у наземных позвоночных и, особенно, разных типов бипедальной позной статики.

Переход от четвероногой локомоции к формированию бипедальной полу- и вертикальной статики у приматов (рис. 1.1) и закрепление ее у прямоходящего человека (рис. 1.2) явился качественно иной формой взаимодействия животного организма с гравитационным полем Земли. Сохранение устойчивости звеньев тела человека при удобном стоянии представляет сложную регуляторную задачу [Гурфинкель, Коц, Шик, 1965]. Биомеханические особенности прямохождения здоровых людей характеризуются, прежде всего, смещением общего центра тяжести тела в каудальном направлении, что явилось одним из основных условий закрепления вертикальной статики у человека. Именно поэтому для человекообразных обезьян двуногое стояние затруднительно и неустойчиво – центр тяжести у них лежит более высоко, чем у человека, вследствие массивности краниальной части их тела (см. рис. 1.4). Неустойчивость их положения обусловлена, особенно у орангутанга и гориллы, мощно развитым торсом, плечевым скелетом, тяжелой и крупной головой, огромным животом [Нестурх, 1957; 1960].

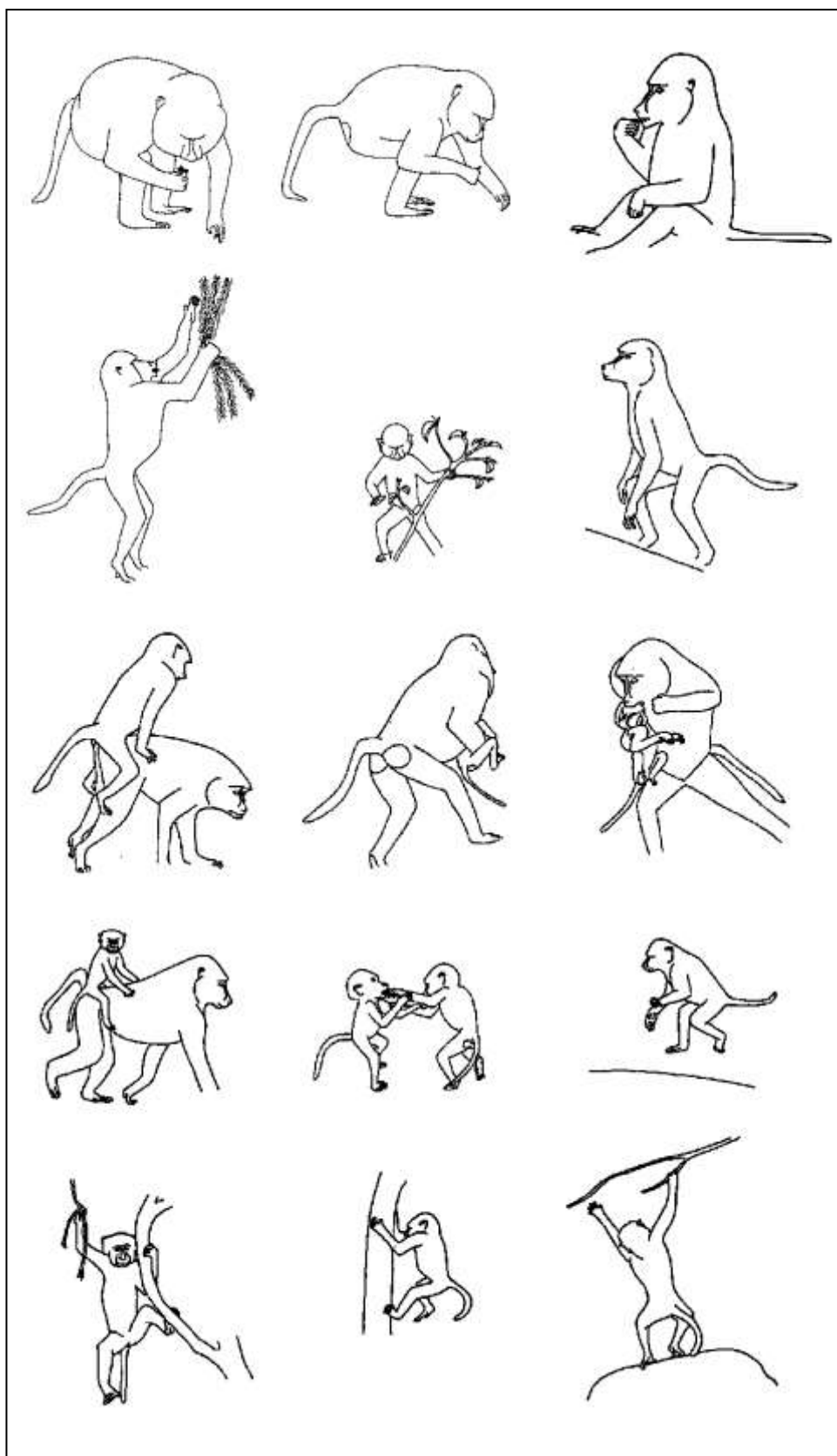


Рис. 1.1. Формы бипедализма при различных видах поведения у павианов гамадрилов. Приведено по M.D.Rose (1976).

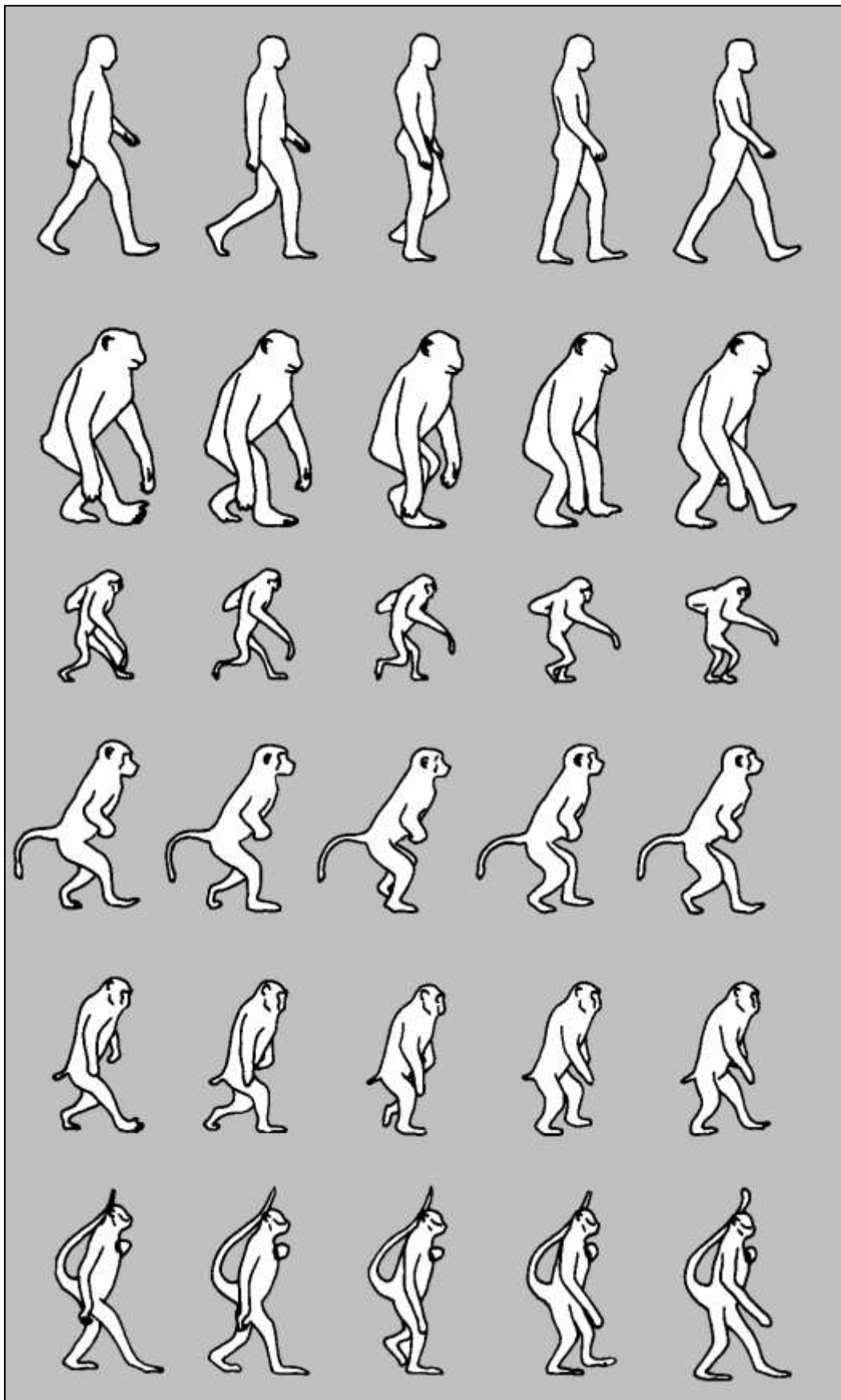


Рис. 1.2. Бипедальная ходьба у разных приматов. Сверху вниз: человек, шимпанзе, гиббон, павиан, макака, паукообразная обезьяна. Приведено по М. Okada (1985).

Следует отметить, что, во-первых, прямохождение как видовое фенотипическое проявление генотипа человека появилось не на пустом месте, а на основе способности животных разных видов и, прежде всего, млекопитающих, ведущих наземный образ жизни, принимать полу- и вертикальное положение тела с опорой на задние конечности, но удерживать его на протяжении недлительного времени и с очевидным напряжением (рис. 1.3). Такое напряжение особенно очевидно у крупных животных (корова, лошадь, слон) с большой весовой нагрузкой, более выразительным, но весьма кратковременным, является стояние на задних лапах бурого и белого медведей. Очень трудно это сделать корове, а свинья скорее освоит стояние на передних ногах, чем на задних. Не легкой задачей стояние (а не присаживание) на задних лапах является для львов. У животных с меньшей массой тела (сурикаты, кошки, зайцы, собаки, козы и т.д.) более уверенно удаётся поза с полу- и вертикальной статикой (см. рис. 1.3), но и ее длительно без дополнительной опоры поддерживать животные не могут.

Сравнивая животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией с приматами, очевидным является у последних не только естественное свободное принятие полу- и вертикальной позной статики, но и жизнедеятельность в этих условиях (рис. 1.4). У человека же эволюционно развившаяся и генотипически закрепившаяся такая позная форма адаптации к земной гравитации и производная от нее наиболее многообразная в животном мире двигательная активность стала основным биологическим качеством человека, определившим прямохождение, как и основное физическое условие его развития и жизнедеятельности. В условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе) проходит 2/3 и более суток и все жизни человека.

Земная гравитация, опосредованная через адаптацию организма к ней при прямохождении, стала внутренним фактором, определившим онтогенетическое развитие (см. больше в Очерке 3) и биоритмическую основу жизнедеятельности человека [Белкания, Ткачук, Пухальская и др., 2003]. Практически не существует ни одной системы организма, в которой не обнаруживались бы морфологические и функциональные проявления, прямо или косвенно связанные с адаптацией к силе тяжести при прямохождении, но наиболее рельефно эти проявления представлены в строении скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой систем в которых и наиболее выражено проявляются механические эффекты гравитации [подробнее см. Г.С.Белкания, 1982: <https://www.researchgate.net/publication/316158342>].

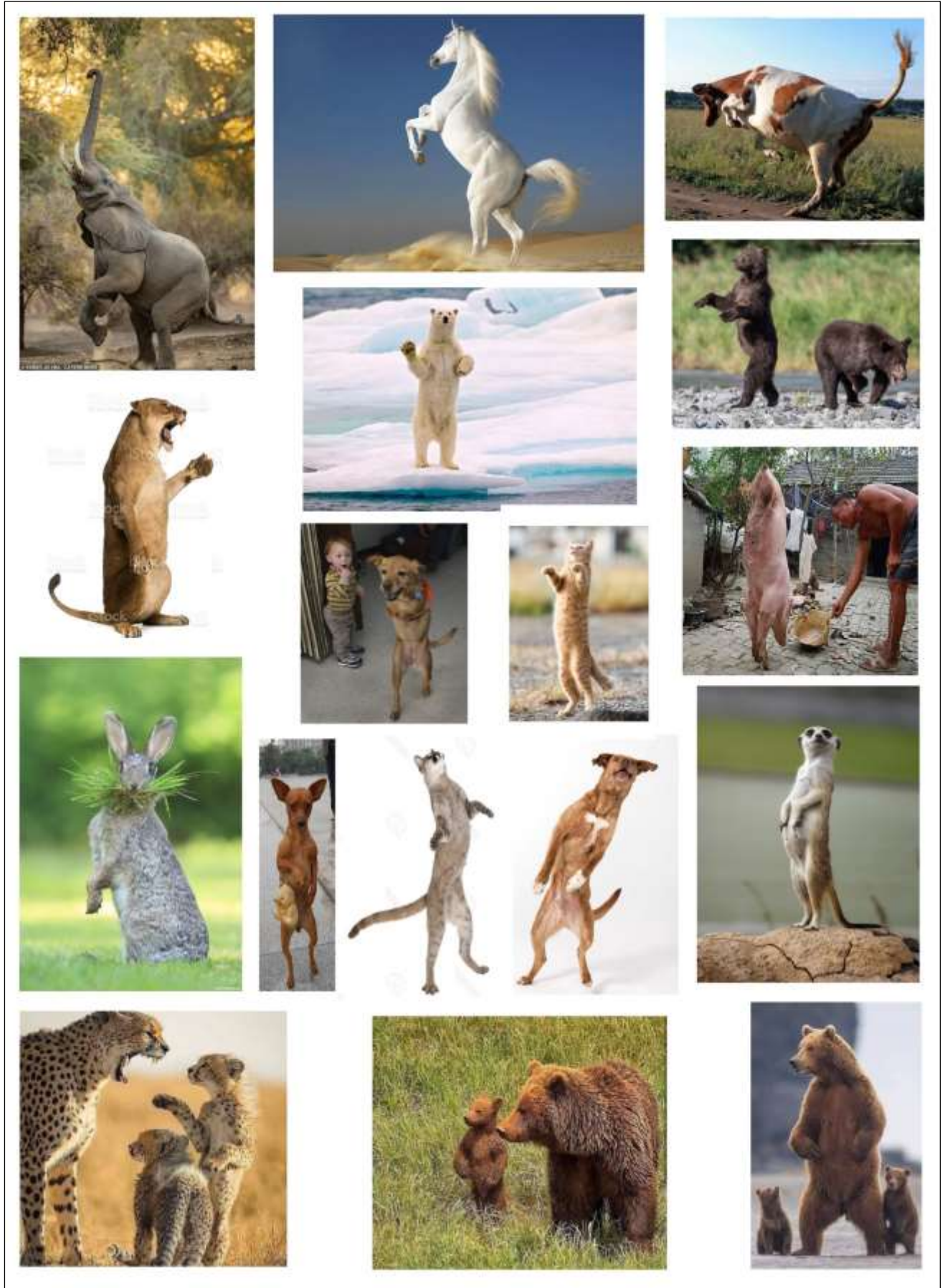


Рис. 1-3. Примеры эпизодов позы бипедального стояния на задних нога (лапах) у млекопитающих с разными линейными размерами и массой тела.



Рис. 1-4. Примеры полу- и вертикальной бипедальной позы у приматов (обезьян).

Скелет человека в связи с вертикальным положением тела приобрел многие специфические черты строения. Например, наличие изгибов в его позвоночном столбе – это результат вертикальной статики тела (рис. 1.5). Тогда как у четвероногих животных позвоночный столб представляет собой прямую или несколько выгнутую линию. У антропоидов поясничный изгиб менее выражен, чем у человека, и при этом вся нижняя часть позвоночника не столь сильно развита. Это связано с тем, что тяжесть всего туловища у

антропоидов падает не только на ноги, но и на руки [Нестурх, 1960]. Большинство авторов [Fick, 1904; Баландин, 1871; Дьяченко, 1949; Гурова, 1965] считают, что формирование кривизны позвоночника – это следствие распределения силы тяжести и действия мышечного напряжения, которое корректирует влияние веса.

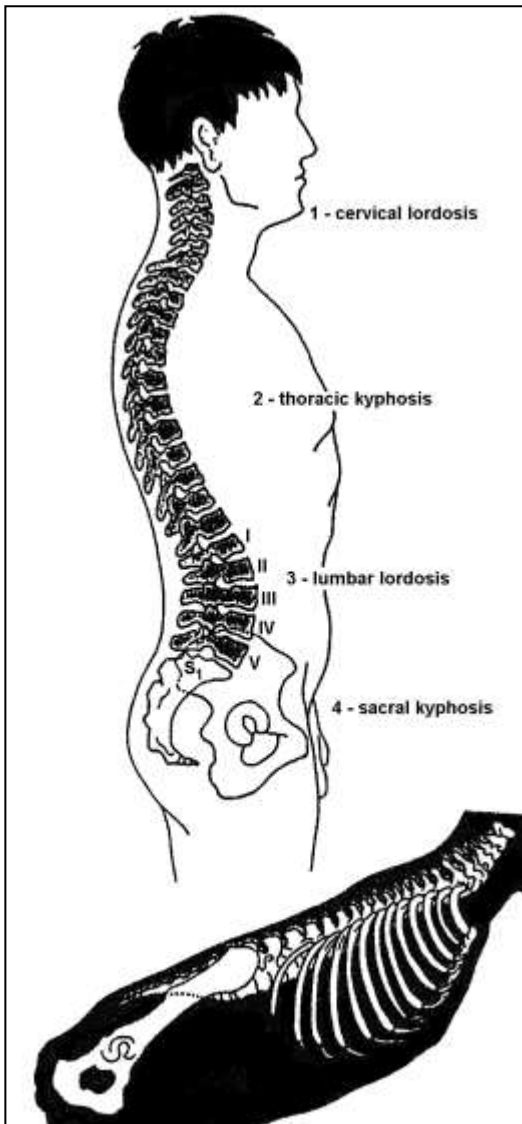


Рис. 1.5. Кривизна позвоночника у человека (вверху) и шимпанзе (внизу).

Тенденция к формированию кривизны позвоночника прослеживается по мере усложнения организации приматов и постепенного принятия ими полувертикального, а затем и вертикального положения. Позвоночник постепенно укорачивается, а его изгибы принимают форму, соответствующую иным условиям функционирования [Жеденов, 1962; Кацитадзе, 1968], т. е. иной ориентации в гравитационном поле Земли. Большинство исследователей специфические особенности геометрии позвоночника у человека рассматриваются как следствие распределения силы тяжести и действия мышечного напряжения, которая корректирует осевое влияние веса при прямостоянии. Принципиально иная ситуация взаимодействия осевых структур скелета с силой тяжести складывается у четвероногих животных, у которых отсутствуют и характерные для геометрии позвоночника человека изгибы его кривизны. У низших обезьян и антропоидов геометрия позвоночника имеет как бы промежуточный характер, в полной мере соответствующий и промежуточному характеру позной статики и локомоции у этих животных.

В связи с переходом человека к вертикальному положению устанавливается строгая ориентация головы или черепа по статогоризонтали [Успенский, 1954]. Горизонтальное положение базокраниальной плоскости позволяет осям орбит быть обращенными вперед и несколько вниз и обуславливает расположение в горизонтальной плоскости как боковых каналов статолабиринта, так и линий, соединяющих верхненосовую и верхнеушную точки. Такая посадка головы у человека, в отличие от обезьян и других млекопитающих, обусловлена тем, что затылочное отверстие находится около середины черепа и расположено более или менее горизонтально, а во многих случаях даже обращено вперед. Уравновешенность головы на позвоночнике позволяет удерживать ее тяжесть с помощью относительно более слабой мускулатуры, чем у обезьян и других четвероногих млекопитающих [Нестурх, 1960]. Такое положение головы как носителя основных периферических рецепторов ориентации приобретает особое значение в концепции об «анатомо-физиологическом центре головы». Строгая ориентация тела по вектору гравитации не только сказалась на структурных особенностях скелета и мышц, но и даже связывается со структурным оформлением в голове системы центральных «гравиорецепторов» [Симченко и др., 1969].

Следствием вертикальной статики, отражающим изменившиеся весовые соотношения в скелете в связи с прямохождением, явились и существенные изменения грудной клетки [Лорин-Эпштейн, 1929; Штефко, 1947; Гурова, 1965; Нестурх, 1960], строения таза и нижних конечностей [Бровар, 1960; Нестурх, 1960; Кацитадзе Э., 1968], включая усиление проявлений полового диморфизма таза у человека [Нестурх, 1960; Жеденов, 1962; Хрисанфова, 1978], строения стопы [Кацитадзе Э., 1968].

У млекопитающих различают две формы грудной клетки. Первичная клетка клиновидной формы с преобладанием передне-заднего диаметра характерна для млекопитающих с четвероногим типом локомоции. Второй тип появляется только у антропоидов и окончательно развития достигает у человека. В этом случае передне-задний диаметр уступает сильно развитому поперечному и грудная клетка принимает бочковидную форму.

Строение таза и нижних конечностей человека также приспособлено к прямохождению. Прежде всего, следует отметить относительную массивность этого отдела скелета, что, несомненно, отразилось и на более низком, чем у антропоидов, расположении общего центра тяжести. Таз у человека выполняет роль опорного пояса, принимающего на себя всю тяжесть тела. Кроме того, в основном в тазовой плоскости происходит координация равновесия тела в вертикальном положении [Кацитадзе, 1968].

Вертикальное положение тела изменило направление действия силы тяжести внутренних органов на стенки полостей – давление на переднюю брюшную стенку уменьшилось, но значительно увеличилось давление на область таза, вызывая его постепенное расширение. Костный таз человека, в отличие от других млекопитающих, расширен, крылья подвздошных костей широкие, с большими впадинами. В связи с этим тазовое отверстие имеет больший поперечный диаметр, чем у обезьян, у которых преобладает передне-задний; вертлужные впадины широко расставлены; нижние конечности распрямлены в коленных суставах, удлинена шейка бедренной кости и увеличен шейно-диафизарный угол; кости голени более сближены между собой, чем у антропоидов [Нестурх, 1960]. Особо следует остановиться на половом диморфизме таза человека, который также обусловлен вертикальным положением тела и почти не наблюдается у других приматов: женский таз гораздо шире мужского, что связано с продолжительным давлением крупного и тяжелого плода [Кацитадзе, 1968].

Стопа человека обладает сводчатостью в продольном и поперечном направлениях, тогда как у обезьян свод определяется лишь в поперечном направлении [Kalin, 1955; Нестурх, 1960]. При вертикальном положении тела стопа человека несет большую нагрузку, однако ее сводчатость приводит к тому, что малейшее изменение нагрузки вызывает деформацию весьма дифференцированного связочно-суставного аппарата. В результате этого возбуждаются проприоцепторы стопы, участие которых в вегетативных сдвигах при стоянии, как справедливо отмечается [Гейхман и Могендович, 1969], еще подлежит

исследованию, тем более что значение стопы в регуляции установочных рефлексов достаточно хорошо изучено в неврологии и известно под названием реакции (или тонуса) опоры [Magnus, 1924; Rademaker, 1931].

Именно из-за наличия плоской стопы без свода и слабого развития антигравитационной мускулатуры нижних конечностей при не полностью разогнутых суставах (тазобедренных и коленных) обезьяны не в состоянии удерживать долго и без излишнего напряжения свое тело в вертикальном положении [Жеденов, 1962]. В еще большей мере это относится к другим четвероногим млекопитающим.

До перехода к прямохождению статическая нагрузка ложилась на мускулатуру всех четырех конечностей. С возникновением вертикальной позы ей стали подвергаться только мышцы двух конечностей, поэтому статодинамические особенности прямохождения требуют постоянного напряжения связочно-мышечного аппарата, что наложило свой отпечаток на дифференциацию мышц человека. С относительным усилением влияния силы тяжести на скелет и мышечную систему связывается мощное развитие экстензорной мускулатуры, на которую падает основная нагрузка при поддержании тела в выпрямленном положении. Это проявляется, по сравнению с четвероногими животными, в относительном увеличении массы мышц спины, таза и нижних конечностей (ягодичной, четырехглавой и двуглавой мышц бедра и голени, квадратной мышцы спины). По имеющимся данным [Кацитадзе, 1968], в филогенетическом ряду млекопитающих (грызуны, хищные, узконосые обезьяны, человек) четко показано, что параллельно уменьшению относительного веса мышц сгибателей, нарастает вес экстензорной мускулатуры, особенно мышц тазового скелета и нижних конечностей. На зависимость строения мышц и скелета от характера статики указывают и другие исследования [Ковешникова и Котикова, 1936; Ковешникова, 1951].

Различия в функциональном обеспечении скелетной мускулатуры антигравитационной функции проявились не только в изменении соотношения по массе между разгибательной и сгибательной мускулатурой. Если для осуществления фазных движений необходима мускулатура, обладающая наряду с достаточной мощностью и высокой скоростью сокращения, то для обеспечения антигравитационной функции требовалась мускулатура, способная, прежде всего, к длительному тоническому напряжению. Адаптивным отражением такой потребности явилось увеличение числа волокон в двигательной единице и именно в познотонических мышцах, особенно в икроножной [Ковешникова, Котикова, 1936; Зенкевич, 1944; Семенова, 1958; Румянцева, 1960; Семенова, 1961], а также приобретение других особенностей структурного и обменного характера [Лорин-Эпштейн, 1931; Маслов, 1953].

Приспособления к гравитационным влияниям в условиях ортоградной позы тела и прямохождения не менее ярко проявились в строении и топографии внутренних органов. Объем грудной клетки возрастает не только в результате увеличения ее поперечных размеров, но и за счет уплощения и смещения в каудальном направлении купола диафрагмы, который становится трехслойным; строение самой диафрагмы также усложняется [Жеденов, 1962]. При этом устанавливается преимущественно грудной тип дыхания, который имеет важное значение для развития достаточной экскурсии и жизненной емкости легких уже у обезьян. С увеличением объема грудной клетки изменяется и внутригрудное давление.

Под влиянием силы тяжести происходят также изменения в положении органов брюшной полости, определяющие особенности формирования связочного аппарата. Кишечные петли прикрепляются с помощью брыжейки более краниально, чем у четвероногих животных, становятся менее подвижными вследствие укорочения брыжейки и более прочного закрепления кишечника на дорзальной стенке брюшной полости вплоть до забрюшинного их расположения [Klaatsch, 1936]. Последнее обстоятельство привело к известной редукции брыжеечного аппарата.

По данным М. Ю. Лорина-Эпштейна [1928, 1929, 1931, 1935], толстый кишечник также имеет ряд приспособлений, связанных с условиями вертикальной и полувертикальной статики. К основным признакам, отражающим влияние гравитации, он относит редукцию

всех отделов первоначальной петлистой толстой кишки, сужение просвета восходящей кишки, где каловые массы продвигаются против силы тяжести, особенности фиксации восходящего и нисходящего отрезков толстой кишки к задней брюшной стенке с образованием обоих флексур и подъемом их. Эти признаки определяются как «висцеральный ортостатизм», отсутствующий у четвероногих животных и у низших приматов (более подробно см. Белкания, Шпукал, Кравчук, 2017) .

Отметим, что как слепая кишка, так и червеобразный отросток плода человека и новорожденного рекапитулируют филогенетические признаки. Более того, с постепенным формированием вертикальной статики в онтогенезе отмечаются направленные топографические изменения слепой кишки, печени, почек и прочих органов, четко коррелирующие с отношением тела к вектору гравитации [Семенова, 1959; Жеденов, 1962]. Изменения положения органов в брюшной полости отражаются и на мочеполовом аппарате (более низкое расположение семенных желез у человека). С переходом к вертикальной статике связывается слияние внутренних частей почечных пирамид [Жеденов, 1962]. При этом однососочковость почек у человека определяется как атавистический признак, который проявляется в функциональных расстройствах почек, например в ортостатической альбуминурии [Молчанов и др., 1952; Маслов, 1953; Ghetie et al., 1955; Лебедев, 1956].

После антигравитационной функции скелетно-мышечной системы важнейшей базовой адаптацией организма, обеспечивающей существование, прежде всего, в гравитационном поле Земли является адаптация сердечно-сосудистой системы по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. На рисунке 1.6. демонстрируется принципиальное отличие проявляемости этого фактора в ортостатическом положении у человека от других животных, что напрямую связано с видовыми особенностями позной статики и локомоции. Только у человека в характерных для него видовых условиях жизнедеятельности – ортоградная позная статика и прямохождение создает ситуацию, когда около 70% объема крови сосредотачивается ниже уровня сердца. Формирующийся таким образом столб крови, который зависит его высоты (от стоп до уровня сердца), от объема крови и ее удельного веса, и определяет величину гидростатического фактора, на преодоление которого направлена антигравитационная регуляция кровообращения и антигравитационная функция сердечно-сосудистой системы в целом. У остальных животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией тот же объем крови локализуется на уровне сердца и выше него. Это – принципиально иная гидростатическая ситуация кровообращения, характеризующаяся высоким и постоянным напряжением сердечно-сосудистой системы в режиме компенсации гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения у человека при жизнедеятельности в типичных для него условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе).

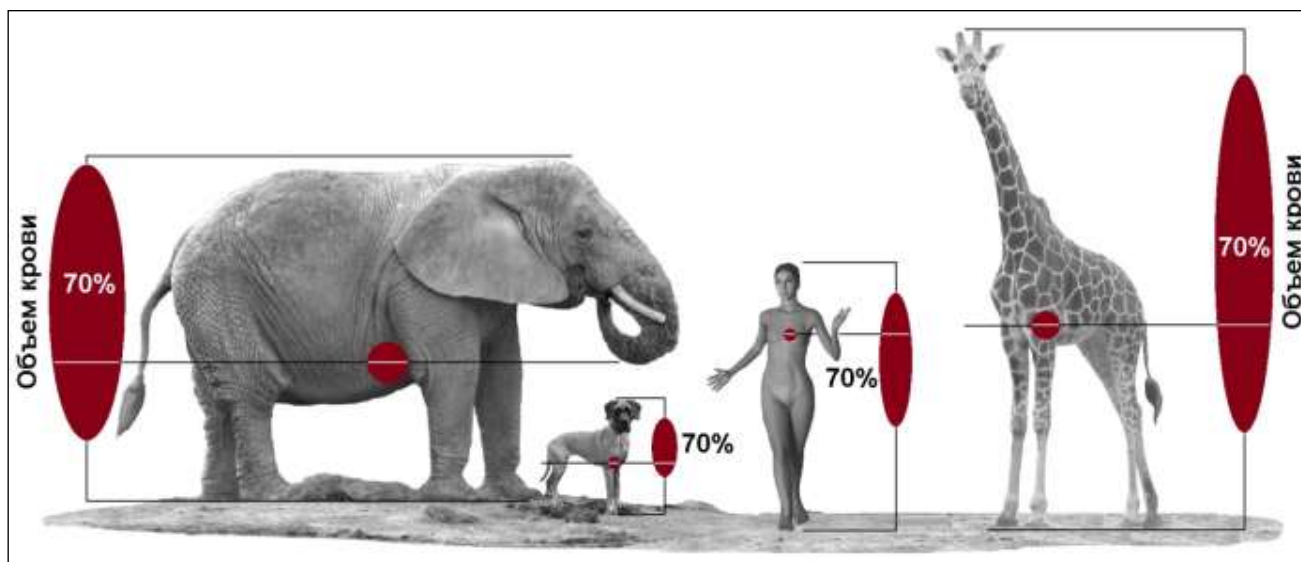


Рис. 1.6. Распределение внутрисосудистого объема крови по отношению к уровню сердца у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (например, слон, собака, жираф) и у прямоходящего человека при стоянии.

Понятно, что активное противодействие организма, особенно его опорно-двигательного аппарата и кровообращения [Смитт, 1975; Коржуев, 1971, 1976; Дюльдин, 1976; Пальмбах, 1976; Аршавский, 1982; Белкания, 1982] гравитационным силам требует соответствующего энергетического обеспечения. У наземных животных среднего размера расход энергии на уравнивание механических условий окружающей среды составляет от 20% до 27% от общего расхода энергии. У более крупных животных с массой тела порядка 70 кг расход энергии выше и составляет в условиях одинаковой двигательной активности около 40% от общей величины энергозатрат [Kleiber, 1968]. У человека же гравитационный компонент энергозатрат еще выше и составляет от 40% до 50% всей метаболической энергии [Смитт, 1975]. Именно поэтому общий уровень обмена у человека на протяжении всего постнатального онтогенеза относительно выше, чем у остальных животных. По сводным данным [Brody, 1945 см. Нагорный и др., 1963; Человек. Медико-биологические данные, 1977], представленным на рисунке 1.7, хорошо видно, что в ряду млекопитающих от мелких и до крупных животных общий уровень интенсивности обмена снижается. В принципе, эта же закономерность проявляется и в пределах каждого вида животных на протяжении онтогенеза – сначала быстрое, а затем медленное снижение уровня метаболизма.

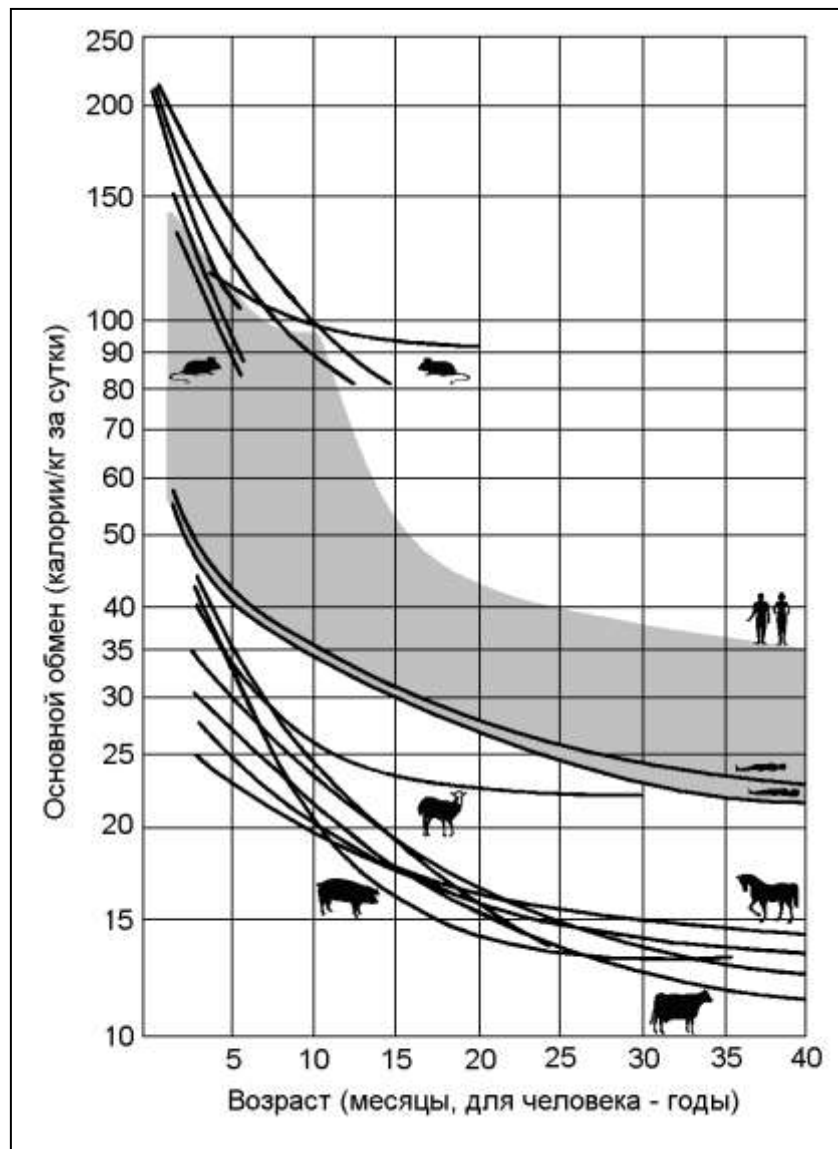


Рис. 1.7. Композиция (авт.) фрагментов логарифмических шкал возрастной зависимости метаболизма (калории/кг массы тела в сутки) у мелких (крысы – верхняя группа кривых) и крупных (овцы, свиньи, лошади, крупный рогатый скот – нижняя группа кривых) животных. Данные по человеку (выделено темной зоной) приведены у женщин и мужчин в положении лежа (соответственно нижняя и верхняя кривая) и стоя (верхний край затемненной зоны). Используются данные [Brody, 1945; Нагорный и др., 1963; Моисеев (ред), 1977].

Следует отметить, что даже, если ориентироваться на стандартные условия определения у человека основного обмена, а это в положении покоя лежа, то и в этом случае общий уровень метаболизма у человека значительно выше, чем у животных, близких по массе тела. При этом следует иметь в виду, что, в принципе, сопоставимым с четвероногими животными условием определения основного обмена у человека является все же не лежание, а спокойное стояние. Поэтому если сравнивать интенсивность метаболизма человека с остальными животными с учетом этого условия (см. на рис. 1.7, верхний край затемненного профиля), то совершенно очевидно более высокий уровень обмена выявляется у человека.

С не меньшей очевидностью более высокая энергетическая стоимость прямохождения как основного полого условия жизнедеятельности человека выявляется и по сравнительной оценке расходов кислорода от белой мыши и до лошади, включая человека, на перемещение 1 кг массы тела на 1 км (рис. 1.8). Хорошо видно, что величины потребления кислорода по человеку, а это бег ортогонального бипедального существа, располагаются значительно выше линии регрессии, по которой распределяются все остальные представленные млекопитающие с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией. При соблюдаемой одной скорости бега для всех объектов исследования это свидетельствует о более высокой энергетической стоимости локомоции в условиях прямохождения.

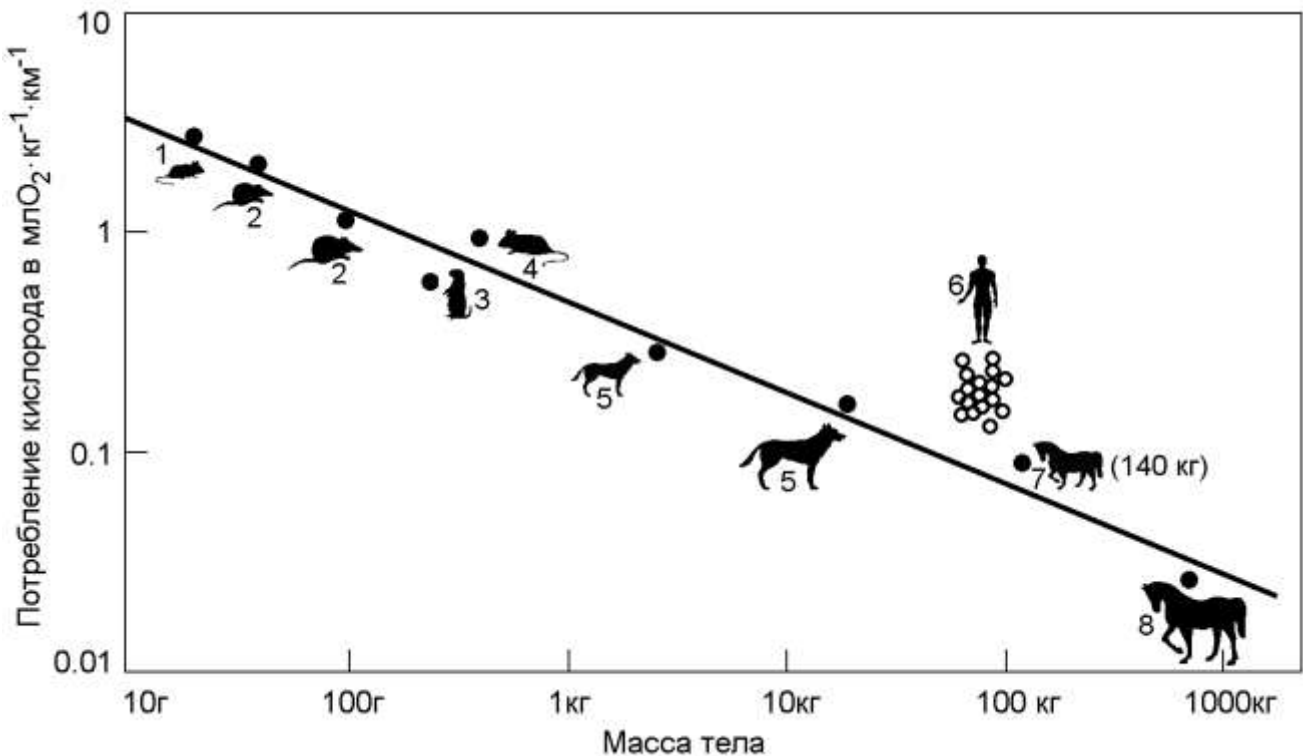


Рис. 1.8. Цена бега, выраженная в количестве кислорода, необходимом для перемещения 1 кг массы тела на 1 км. Эти расходы закономерно снижаются с увеличением размеров тела [Шмидт-Ниельсен, 1987].

1 – белая мышь, 2 – кенгуровая крыса, 3 – суслик, 4 – белая крыса, 5 – собака, 6 – человек, 7 – пони, 8 – лошадь.

Данные по человеку (бег на двух конечностях) располагаются выше линии регрессии, по которой представлены млекопитающие, передвигающиеся на четырех конечностях.

В связи с такой высокой энергоемкостью антигравитационной функции животных организмов параллельное формирование у них гомотермии несомненно явилось прогрессивным морфогенетическим процессом, отражающим адекватное терморегуляторное обеспечение наземного существования организмов в гравитационном поле Земли. Высокая энергоемкость прямохождения, как определяющего видового качества человека, и соответствующее повышение теплопродукции потребовало формирование адекватного и более мощного, по сравнению с остальными животными, механизма теплоотдачи. Отсюда и уникальная у человека характеристика кожного покрова как основного эффекторного органа терморегуляторного обеспечения. Поэтому в эволюции человека – сначала прямохождение, затем рудиментация шерстного покрова, а сапиенизация и все, связанное с ней, потом. Другими словами – сначала надежный животный организм, обеспечивающий жизнедеятельность прямоходящего существа в уникальных условиях очень высокого, по сравнению с остальными животными, энергоемкого антигравитационного напряжения базовых функций организма – двигательной, циркуляторной и терморегуляторной.

Приспособление к гравитационным влияниям, увеличение статического и динамического компонентов нагрузки на скелетную мускулатуру и внутренние органы, включая и кровообращение, обусловило у человека и антропоидов увеличение массы мозга, подобно тому, как это было в эволюции других млекопитающих [Аршавский, 1967]. При оформлении вертикальной статики резко увеличился объем полимодальной афферентной импульсации с гравирецепторов, что, в свою очередь, способствовало большей дифференциации центров головного мозга, принимающих участие в позной регуляции.

Переход к вертикальному положению, как отмечалось выше, отразился на перестройке ряда органов и систем организма. Однако при этом возникли и некоторые отрицательные последствия [Жеденова, 1962]. Это дегенеративные заболевания опорного скелета, частое образование различных грыж, загибов матки, ее опущение и выпадение, нередко трудные роды из-за несоответствия размеров плода и таза. Особенно это относится к переднезаднему размеру, который в результате формирования поясничного изгиба и выступления мыса крестца значительно уменьшился. К последствиям прямостояния относятся также завороты кишок, довольно частые самопроизвольные аборт, геморроидальные явления, варикозное расширение вен нижних конечностей, особенно у женщин, и семенного канатика у мужчин, опущение правой почки, нередко развитие плоскостопия. Описанные проявления следует считать не столько отрицательными последствиями той перестройки, которую вызвал переход к вертикальной статике, а сколько проявлением недостаточности этой перестройки или ослаблением ее, связанным с конституциональными, возрастными и патологическими факторами.

Вследствие вертикального положения тела у людей, особенно пожилых, наблюдается некоторое опущение брюшных внутренностей. Причинами этого следует считать, во-первых, ослабление тонуса мышц передней брюшной стенки, в определенной мере поддерживающей органы брюшной полости, а во-вторых, ослабление и удлинение самого связочного аппарата. Опущение брюшных внутренностей может также зависеть от конституционных особенностей. Известно, что висцероптоз часто сопутствует астеническому типу конституции и характеризуется чрезвычайным удлинением и слабостью связочного аппарата

всех внутренних органов. Интересно отметить, что у астеников одновременно отмечается слабость к гравитационным влияниям и других систем и органов, в частности системы кровообращения, что проявляется в склонности к ортостатической гипотонии и коллапсу.

Чрезвычайно усилившееся влияние гидростатического фактора, особенно на венозную гемодинамику, несомненно, следует отнести к отрицательным последствиям вертикальной статики. Это влияние при некоторых условиях способствует развитию гипотонии и обмороков вплоть до коллапса при переходе из горизонтального положения в вертикальное. Особо следует подчеркнуть, что подобные циркуляторные расстройства, наиболее часто встречающиеся у астеников, несомненно, отражают конституциональную недостаточность механизмов компенсации гравитационных воздействий. Так как общей тенденцией всех наблюдаемых в фило- и онтогенезе изменений реактивных свойств сердечно-сосудистой системы является совершенствование и усиление функционирования прессорных механизмов регуляции. Это находит свое отражение в нарастающем представительстве у высших млекопитающих прессорных реакций ССС в отличие от филогенетически предшествовавших видов животных [Хаютин, 1964; Хаютин, Санина, Лукошкова, 1977], а также в превалировании прессорного эффекта изменений артериального давления, особенно у человека при адаптации к гравитационному фактору кровообращения в условиях прямохождения. При этом, следует иметь в виду, что постоянное антигравитационное напряжение сердечно-сосудистой системы составляет циркуляторную основу формирования артериальной гипертонии (Белкания, Дарцмелия. 1984; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990).

Подводя некоторый итог изложенному, следует отметить, что становление вертикальной статики привело к ряду направленных морфологических преобразований в различных системах организма. Это, во-первых, дает основание считать силу тяжести одним из основных факторов внешней среды, формообразующее влияющих на структурные особенности, а во-вторых, рассматривать все изменения, связанные с формированием прямохождения, как морфологический субстрат антигравитационной функции организма.

Эволюция млекопитающих, прежде всего, связана с преобразованием соматической системы, направленным на преодоление силы тяжести и расширение диапазона двигательного взаимодействия организма с внешней средой. Необходимые условия для этого – определенная ориентация скелетно-мышечной системы в гравитационном поле и формирование весьма дифференцированного механизма ее регуляции, в свою очередь совершенно определенно ориентированного в пространстве. Ведущая роль скелетно-мышечной системы в противодействии силе тяжести и наиболее выраженная в этой системе направленная структурная перестройка позволяет считать именно ее основой структурно-функциональной адаптации организма к действию силы тяжести.

Особое положение тела и широкий диапазон его перемещений потребовали соответствующих преобразований и в других системах и органах, в частности в сердечно-сосудистой системе. Они формировались параллельно становлению вертикальной статики и были направлены на преодоление гидростатических влияний на циркуляцию жидких сред организма. Одним из кардинальных проявлений этих преобразований явилась ортостатическая устойчивость кровообращения, отразившаяся в структуре и функционировании циркуляторной системы при максимальном проявлении гидростатического эффекта силы тяжести у человека при прямохождении. В эволюционном плане эта функция развивалась при переходе позвоночных от водного к наземному образу жизни, что определило в связи с высоким развитием двигательного аппарата более широкий диапазон перемещений тела в пространстве, а, следовательно, и разнонаправленность гравитационных влияний.

В основных структурных и функциональных преобразованиях организма, несомненно, участвовала весьма дифференцированная соматическая ориентационная система с ее выраженными гравирецепторной (афферентной) и антигравитационной (эффекторной) функциями. Мышечная система первой вступает в активный контакт с тяготением Земли,

первично реагирует на гравитационные влияния, изменяя вторично функциональное состояние системы кровообращения и других вегетативных систем и определяя фоновое функциональное состояние организма, соответствующее гравитационному окружению. Однако, уникальные позные условия жизнедеятельности человека, как прямоходящего существа, определили особое значение в развитии восприятия и регуляции сердечно-сосудистой системы по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения.

При этом понятно, что адаптация к земной гравитации при прямохождении носит организменный характер, затрагивая практически все системы и функции. И наиболее вероятным принципом организации такой очевидной функции, как удержание тела в вертикальном положении, а в более широком понимании – ориентация всего организма со всеми его органами и системами в гравитационном поле Земли, является функциональная система, которая определяется как функциональная система антигравитации (ФСА). На рисунке 1.9 приводится блок-схема ФСА (более подробно см. Белкания Г.С., 1982: <https://www.researchgate.net/publication/316158342>).

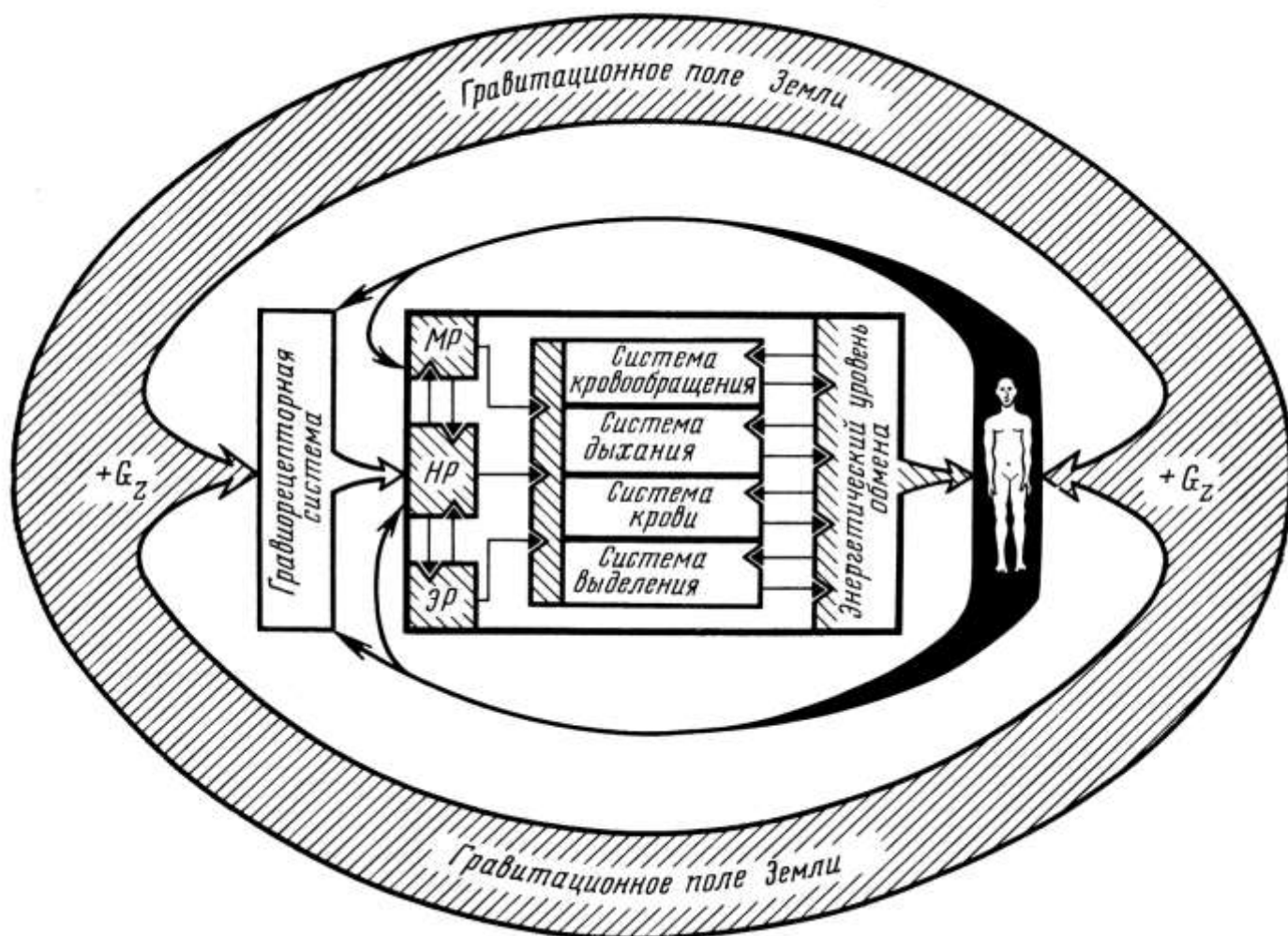


Рис. 1.9. Схема функциональной организации системной адаптации организма к земной гравитации – функциональная система антигравитации (ФСА).

МР – мышечная регуляция, НР – нервная регуляция, ЭР – эндокринная регуляция.

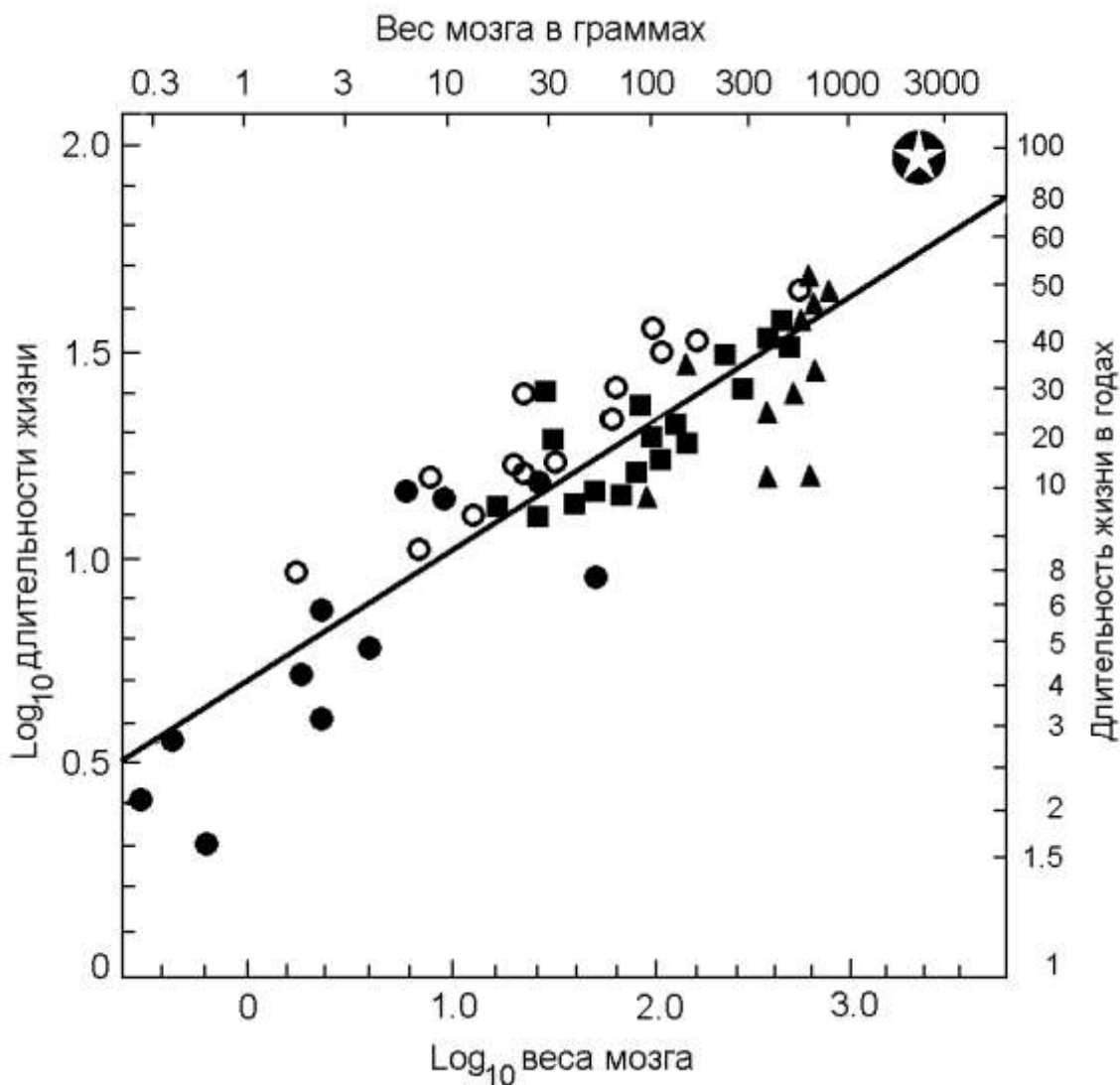
ФСА – жизненно важная система, так как, формируясь под влиянием постоянно действующего фактора внешней среды – земной гравитации, она обуславливает фоновое функциональное состояние организма, в котором происходит вся его многообразная двигательная, трудовая и психическая деятельность. Если к тому же учесть, что она является системой эволюционного становления, то становится понятным, что ФСА – необходимое приобретение животного организма и существеннейшее отражение его развития и жизнедеятельности в гравитационном поле Земли. Это находит свое выражение в филогенезе – в соответствующих специализированных структурных преобразованиях различных систем и органов. Все морфофункциональные проявления адаптации ССС к гравитационному фактору кровообращения в конечном итоге направлены на поддержание системного артериального давления и обеспечение циркуляторной устойчивости ССС в ортостатическом положении тела для адекватного гемодинамического обеспечения всех систем и органов и, прежде всего, головного мозга. Эволюционная направленность функциональной организации системной адаптации к земной гравитации четко прослеживается и в онтогенезе (см. в Очерке 4).

Рассматривая с таких позиций процесс антропогенеза, становится понятной несоизмеримо большая историческая длительность формирования прямохождения у человека по сравнению с этапом его "сапиенизации". Именно на этапе возникновения и закрепления прямохождения произошло формирование основных биологических предпосылок для прогрессивной реализации антропогенеза в направлении становления современного вида *Homo sapiens*. Без появления в эволюции позвоночных такой уникальной формы взаимодействия с силой тяжести как ортоградная позная статика и бипедальная локомоция у приматов и гоминоидов, включая соответствующие морфофункциональные преобразования в основных системах и организма в целом с формированием функциональной системы антигравитации [Белканиа Г.С., 1982], становление человека как вида могло и не состояться.

Во всяком случае, не случайно, в гоминидной триаде признаков, наряду с высокоразвитым, относительно крупным мозгом и характерной кистью с противопоставляющимся большим пальцем, приспособленной к тонкому манипулированию, в первую очередь называют прямохождение. Причем, при хронологической дифференцировке признаков гоминидной триады прямохождение выделяют как исторически более ранний признак в процессе антропогенеза [Харрисон, Уайнер, Таннер, Барникот, 1979; Светлов, 1978; Алексеев, 1984; Джохансон, Иди, 1984; Фоули, 1990]. С морфогенетической позиции это представляется правомерным и, пожалуй, единственно логичным опираться именно на прямохождение, как на основной решающий признак гоминид. И более того – как основу процесса сапиенизации *Homo*. Не случайно по показателю цефализации человек существенно «выскакивает» как за верхний абсолютный предел по весу мозга, так и относительно линии регрессии генеральной характеристики этого показателя для ряда разных видов млекопитающих, включая приматов (рис. 1.10).

Рис.1.10. Коррелятивная связь между длительностью жизни и фактором цефализации по Sacher (1959)

Звезда в черном кружке – человек, черный кружок – грызуны и насекомоядные, светлый кружок – приматы и лемуры, треугольник – копытные и слоны, квадрат – хищники.



Учитывая рельефно выраженную и четкую последовательность онтогенетической этапности в формировании прямохождения, следует обратить особое внимание на значение определенных этапов в постнатальном онтогенезе, на протяжении которых происходит закрепление основных антропогенетических свойств морфофункционального комплекса организма, связанных с характерной для человека поздней формой адаптации к силе тяжести.

Формообразующая роль гравитации в развитии опорно-двигательного аппарата у животных и человека проявляется уже на первых этапах постнатального онтогенеза. Оказавшись во внеутробной среде, организм начинает активно приспосабливаться к новым гравитационным условиям существования, в которых начинают действовать значительные механические силы и, прежде всего, весовые составляющие собственного тела и его частей. В этот период происходит интенсивное развитие всей костной системы, особенно трубчатых костей, несущих основную весовую нагрузку [Пальмбах, 1976]. Становление опорно-двигательного аппарата в онтогенезе наземных млекопитающих, поддержание нормальной структуры органов и тканей, несущих механическую нагрузку у взрослых животных, а также обеспечение репаративной и физиологической регенерации осуществляется на основе непрерывающихся на протяжении всего периода жизни формообразовательных процессов, протекающих в соответствии с законами биомеханики [Румянцев, 1958; Румянцева, 1960] в условиях земной силы тяжести.

Способность костных структур животных реагировать на механические силы обозначаются в литературе как "закон Вольфа", согласно которому более высокие нагрузки

ведут к компенсаторному росту костей. Имеющиеся данные, свидетельствуют о том, что длительное пребывание в условиях повышенного гравитационного поля вызывает рост костной ткани в структурах, обеспечивающих антигравитационную и локомоторную функции. Это дало основания рассматривать закон Вольфа, как проявление не только местных, но и общих реакций организма [Савин, 1979].

При экспериментальном увеличении нагрузки на кости (нагружение дополнительным весом) или при выключении опорной функции конечностей (подвешивание) у 12-дневных щенят отмечено значительное изменение развития, как конечностей, так и всего организма в целом [Данилова, Свердлов, 1953]. Оно проявлялось в изменениях темпов роста костей, скорости окостенения, соотношения размеров одноименных конечностей и отношения их длины к длине позвоночника. Показано, что повышенная нагрузка приводит к ускорению роста скелета на 15% как в толщину, так и в длину. При разгрузке, наоборот, происходит замедление роста костей, которое может достигать 40% по сравнению с контролем. Как показано [Воккен, Тарасов, 1968], окостенение скелета задних конечностей у разных групп млекопитающих завершается в более ранние сроки постнатального развития, чем скелет передних конечностей. Такой сдвиг сроков, по-видимому, объясняется тем, что задние конечности несут большую весовую нагрузку, связанную с локомоторной функцией.

У человека структурные и функциональные проявления онтогенетической адаптации к земной гравитации при переходе от внутриутробных условий существования к преодолению новорожденным сил гравитации (рис. 1.11) выражаются в формировании у него поэтапных антигравитационных реакций [Generales, 1966, Аршавский, 1967].

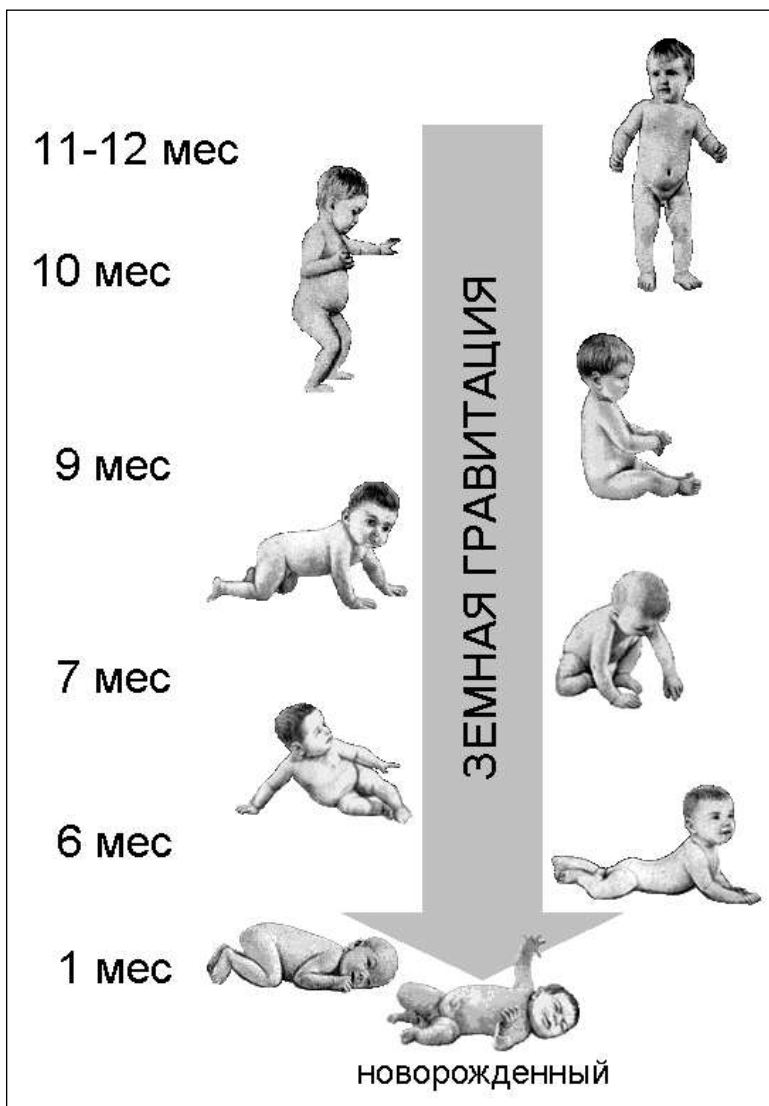


Рис. 1.11. Этапы позной адаптации к земной гравитации у детей до года.

Первой такой реакцией следует считать изменения, наступающие при рождении ребенка. В утробе матери плод находится во взвешенном состоянии, и гравитационный фон значительно ослаблен. С момента рождения относительная напряженность этого фона значительно увеличивается, вследствие чего повышается возбудимость структур среднего мозга, особенно ретикулярной формации [Gernandt, Thulein, 1955; Salmoiraghi, Burns, 1960], что обуславливает готовность этих центров к поддержанию антигравитационного мышечного тонуса и осуществлению последующих рефлекторных актов.

Дальнейшее становление антигравитационной функции происходит при формировании активного отношения новорожденного к планетной гравитации и выражается в резко ограниченном перемещении в горизонтальной плоскости вдоль продольной оси тела, вследствие чего при поднятии головы появляется экстензорный тонус мышц туловища и шеи. Эта реакция осуществляется на 3–9-й неделе после рождения и необходима для осуществления ползания на животе [Jacobsen, Jacobsen, Yoshioka, 1932; Аршавский, 1967]. Древние наземные позвоночные волочили при передвижении свое тело по земле [Abel, 1912], как и живущие ныне амфибии. Аналогичное явление отмечается и при ползании на животе – первой форме ритмичной локомоции, на которую способен грудной ребенок.

Последующая антигравитационная реакция формируется в тот момент, когда ребенок активно принимает и осваивает положение сидя. В этот же период благодаря дальнейшей дифференциации тонуса разгибателей он способен активно и в большем объеме перемещать свое тело в горизонтальной плоскости. Его локомоцию и статику можно охарактеризовать теперь как четвероногую и полувертикальную.

Следующая видоспецифическая антигравитационная реакция совпадает с формированием у ребенка вертикальной статики. Вначале он ходит, широко расставив ноги, чтобы не упасть. У маленьких детей при ходьбе верхняя часть тела несколько наклонена вперед, тазобедренные и коленные суставы слегка согнуты, позвоночник в шейном отделе слегка согнут вперед, а в остальных частях выгнут назад [Пейпер, 1956]. Так ребенок проходит стадию развития, всегда имеющуюся у обезьян [Charpy, 1911; Бунак, 1923; Spitzu, 1926]. Степень дифференцировки механизма приспособления к гравитации еще недостаточна для длительного поддержания вертикального положения [Гуревич, Озерецкий, 1930]. Трудности закрепления способности к прямостоянию в постнатальном онтогенезе связаны также с высоким положением общего центра тяжести [Козырев, 1947].

С поэтапным формированием активных антигравитационных локомоторных реакций хорошо коррелирует образование изгибов позвоночника. Шейный изгиб появляется на 6–7-й неделе, когда ребенок начинает держать головку. В 6 месяцев, когда он начинает сидеть, в грудном отделе образуется изгиб выпуклостью кзади. В процессе становления вертикальной статики к первому году жизни формируется изгиб в поясничном отделе позвоночника. Его образование способствует изменению положения таза и соответствующему перемещению центра тяжести назад, что препятствует падению тела при вертикальном положении [Клебанова, 1969].

Приспособление к вертикальному положению – длительный и сложный процесс, длится он до 6–7 лет, после чего развитие функции двигательного аппарата переходит в качественно новую стадию, позволяющую совершенствовать весьма разнообразные движения, сопряженные с большой точностью, скоростью и силой [Крапивинцева, 1954, 1955; Фарфель, 1955]. Однако, известно, что и к семи годам дети не могут длительно удерживать вертикальное положение. Это связано с недостаточностью дифференцировки скелетной мускулатуры и отсутствием необходимой регуляции тонуса мышц, с высоким положением центра тяжести тела и малой площадью опоры [Козырев, 1947]. Следует учитывать и незавершенность формирования регуляции по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. Окончательно базовый механизм прямостояния и локомоции в условиях прямохождения, включая и ортостатическую устойчивость кровообращения, формируется примерно к 11–14 годам, а на протяжении пубертатного периода на фоне

интенсивных ростовых процессов происходит половое закрепление видовых особенностей позно-локомоторных особенностей человека как прямоходящего существа.

Таким образом, если эмбриональный период отражает эволюцию животного мира как повторение ряда структурных признаков, то период постэмбрионального онтогенеза до момента становления вертикальной статики в миниатюре отражает эволюцию локомоции (статического и динамического компонентов) млекопитающих как видовой формы важнейшей средовой адаптации двигательной жизни в условиях планетной силы тяжести. От обитания в водной среде через четвероногую локомоцию к полу- и вертикальной статике – вот магистральное направление формирования эволюционных приспособлений к гравитации.

Развитие двигательной системы в онтогенезе подчинено, прежде всего, постепенному совершенствованию вертикальной статики и характеризуется увеличением массы экстензорной (антигравитационной) мускулатуры [Кацитадзе, 1968]. В первые два года, когда ребенок овладевает вертикальным положением, наиболее интенсивно растет подвздошно-поясничная мышца [Семенова, 1961]. Вертикальное положение стимулирует развитие разгибателей туловища и мышц нижних конечностей. В связи с этим в период от двух до четырех лет толщина волокон длиннейшей мышцы спины увеличивается в два раза по сравнению с тем, что наблюдается у новорожденного. Наиболее интенсивные качественные изменения физиологического поперечника подвздошно-поясничной, большой ягодичной и икроножной мышц наблюдаются в период от полутора до семи лет, когда нарастает угол периостистости, увеличивается мышечная масса и сухожильная часть каждой мышцы [Веселова, 1954]. Все более длительное пребывание в вертикальном положении приводит к увеличению поясничного изгиба и повышению внутрибрюшного давления. В период от 7 до 15 лет сила мышц нижней конечности увеличивается почти в два раза [Бирюков, 1940]. Наиболее интенсивно в период от 7 до 12 лет развивается двуглавая мышца голени [Семенова, 1961], волокна которой продолжают расти до 20—25 лет.

Период с 12 до 16 лет характеризуется нарастанием темпов развития всех мышц, обеспечивающих вертикальную статику, но особенно подвздошно-поясничной, которая к 18 годам опережает остальные мышцы по толщине волокон. Поперечник волокон в длиннейшей мышце спины с 12 до 18—20 лет увеличивается в два раза.

Иннервационный аппарат мышц, обеспечивающих вертикальное положение тела, весьма богат и разнообразен, особенно его афферентный отдел. Большое число мышечных веретен в разгибательной мускулатуре (5–6 на 1см^2) позволяет считать экстензоры зонами повышенной мышечной чувствительности [Семенова, 1961]. И если структура иннервационного аппарата почти окончательно формируется еще в пренатальном периоде, то после рождения расширяются зоны иннервации и увеличивается степень поливалентности рецепторов, что связано с процессами роста и их разветвленностью. Следует подчеркнуть сходство в строении и развитии иннервационного аппарата в мышцах брюшного пресса, таза и голени, т. е. основных мышц, осуществляющих антигравитационную функцию.

Медленно сокращающиеся, статические мышцы передней брюшной стенки имеют большое значение в становлении вертикальной статики, включая участие в поддержании внутренних органов брюшной полости [Бодрова, Веселова, Катинас, Яковлева, 1961]. Наиболее значительное увеличение массы мышц брюшной стенки совпадает с моментом рождения, когда включается легочное дыхание, а позже с периодами, когда ребенок начинает садиться и вставать. Прирост массы мышц передней брюшной стенки хорошо коррелирует с периодами становления вертикальной позы [Катинас, 1959].

Среди морфологических изменений в сердечно-сосудистой системе, связанных с формированием вертикальной статики, следует отметить увеличение объема сердца и гипертрофию стенки желудочков. Наиболее существенно увеличивается масса сердца в первые два года жизни [Тур, 1958; Маслов, 1953]. Для новорожденных детей типично поперечное положение сердца. К концу первого года жизни под влиянием прямостояния оно переходит в косое положение и происходит его опущение [Куприянов, 1969]. Как отмечалось

выше, опорно-двигательный аппарат развивается в ходе преодоления силы тяжести и оформления вертикальной статики. Показано, что параллельно этому нарастает толщина сосудистой стенки за счет увеличения числа мышечных элементов. Одновременно уменьшается модуль растяжимости, просвет сосудов становится уже, увеличивается число эластических волокон [Куприянов, 1969]. При этом отмечается, что анатомо-морфологические и топографические особенности артериальных сосудов тесно связаны с развитием мышечной системы, которая служит главным «катализатором» сосудистой системы всего тела (более подробно в Очерке 3).

Четкие морфологические изменения венозной системы после рождения связаны в основном и, прежде всего, с наибольшей подверженностью венозного оттока гидростатическим влияниям. Опора на нижние конечности и ходьба приводят к быстрому увеличению диаметра крупных поверхностных вен голени и бедра, а рассыпной тип ветвления поверхностных вен сменяется магистральным [Пономаренко, 1965]. Изменения функциональных нагрузок, связанных, прежде всего, с гидростатикой, не могли не отразиться на строении венозной системы после рождения. Так, мышечные пучки в стенке нижней полой вены у новорожденного в три-четыре раза меньше, чем у взрослого [Гудкова, 1962]. Утолщение мышечной оболочки у детей, происходящее с периферии венозного ствола, достигает максимального развития к 16 годам. После рождения начинается усиленное формирование клапанного аппарата в венах [Вальдман, 1964]. При этом наиболее раннее образование клапанов наблюдается в венах нижних конечностей [Пономаренко, 1965]. Несомненно, что для венозной гемодинамики очень важна прогрессирующая морфологическая и функциональная дифференциация экстензорной мускулатуры в процессе формирования вертикальной статики, так как основные венозные магистрали расположены в толще мышц-разгибателей.

Учитывая важное значение венозной системы для оттока цереброспинальной жидкости, особенно в связи с вертикальным положением человека, отмечается [Шамбуров, 1954], что механизмы оттока возникают постепенно, по мере роста человека, и те образования, которым приписывается наибольшее значение в этом процессе (вены), структурно различны у младенцев, детей и взрослых. Это замечание становится понятным, если сопоставить гидростатические условия циркуляции жидкостей (крови, цереброспинальной жидкости и др.) у плодов при головном предлежании, новорожденных и взрослых людей, в полной мере освоивших вертикальное положение в пространстве.

Взаимодействие локомоторной и висцеральной систем (на примере формирования тонуса вагуса) в ходе приспособления организма к гравитации подробно рассмотрено И.А. Аршавским [1967]. В постнатальном онтогенезе он различает три периода становления антигравитационных реакций соответственно формам позной активности. Первая реакция наблюдается у 1–1,5-месячного ребенка, который рефлексорным тоническим сокращением способен удерживать головку в вертикальном положении. Вторая реакция - поза сидя формируется с 3 до 5–6 месяцев, а третья – реализация позы стояния – с 5–6 до 11–12 месяцев. Примечательно, что параллельно становлению соматических антигравитационных реакций те же этапы проходит и формирование тонуса блуждающего нерва, что, прежде всего, отражается на сердечно-сосудистой и дыхательной системах. Выраженное повышение потенциальной лабильности дыхательного центра и центров регуляции сердечно-сосудистой системы связывается [Аршавский, 1967] со значительным увеличением тонической активности экстензорной мускулатуры, обеспечивающим возможность прямостояния. В сформулированном на основе этих данных энергетическом правиле мышц подчеркивается ведущее значение мышечной системы в осуществлении регуляции всех анимальных систем организма, особенно когда вопрос касается механизмов приспособления к земной гравитации.

Возникновение полу- и вертикальной позной статики у приматов и закрепление ее у прямоходящего человека в процессе антропогенеза, как отмечалось выше, явилось качественно иной формой взаимодействия животного организма с гравитационным

окружением. Именно сила тяжести была главным фактором на пути филогенетического преобразования характера позной статики гоминоидов, и взаимодействие с которым определило возникновение ряда важнейших морфологических и функциональных особенностей опорного скелета и, особенно позвоночника [Семенова, 1958; Бровар, 1960; Семенова, 1961; Коржуев, 1976; Савин, 1979]. Наиболее ярко эти преобразования реализовались у человека в связи с относительно максимальной проявляемостью влияния силы тяжести на скелетно-мышечную мускулатуру, внутренние органы и кровообращение при прямохождении.

Долгое время значимость прямохождения, как исторически наиболее раннего и биологически наиболее значимого признака у гоминид в процессе антропогенеза не находило должного отражения, по крайней мере, в медико-биологических представлениях о человеке [Алексеев, 1984; Фоули, 1990]. С одной стороны, это было обусловлено недостаточной палеоантропологической информацией о переходных формах гоминоидов и ранних гоминид. С другой стороны, традиционно делался акцент на исключительное значение других признаков рода *Номо* и, в первую очередь, на те, которые с несомненной очевидностью выделяют человека из животного мира - развитие руки и мозга, его сознание и социальные характеристики.

На современном этапе развития наук о человеке, с появлением новой палеоантропологической информации [Алексеев, 1989], более четко обозначается необходимость и значимость исследований именно биологических предпосылок происхождения человека по следующим основным направлениям – морфологии, физиологии и психологии антропогенеза. При этом обращается внимание на историческую (эволюционную) последовательность появления и развития этих предпосылок, определяющих, в конечном итоге, отличительные биологические качества человека [Алексеев, 1989], которые, в свою очередь, являются необходимой предпосылкой и базой для формирования и его выдающегося социального качества.

Безусловно, особое место в антропогенетических исследованиях занимает изучение морфологических и функциональных проявлений адаптации организма человека к прямохождению. Интенсивно развивающиеся в последнее время исследования по гравитационной биологии, направленные на установление биологической значимости гравитации и обеспечение жизнедеятельности человека в условиях измененного гравитационного окружения, позволяют по-новому раскрыть биологическую сущность прямохождения как особой формы взаимодействия организма в целом и составляющих его систем с земной силой тяжести. Именно на основе такого представления в космической биологии и медицине осуществляется моделирование основных биологических эффектов невесомости [Богданов, Гурфинкель, Панфилов, 1970; Шульженко, Виль-Вильямс, 1976; Белкания, 1982]. Накопленные к настоящему времени многочисленные данные о биологических эффектах гравитации [Dubinin, Vaulina, 1974; Смитт, 1975; Пальмбах, 1976; Дорфман, Черданцев, 1977; Черданцев, 1983; Парфенов, 1982 1988; Серова, 1988 и др.] явились основанием для постановки одной из центральных задач гравитационной биологии – установления роли силы тяжести в жизнедеятельности земных организмов в их эволюционном и онтогенетическом развитии.

Имеющиеся факты свидетельствуют о самой тесной зависимости живых организмов от действия гравитационных сил [Бровар В.Я., 1960; Газенко Л.А., Яздовский В.И., Черниговский В.Н., 1962; Коржуев, 1971; Винников, Газенко, Титова и др., 1974; Смитт, 1975; Дубинин, Ваулина, 1976; Дюльдин, 1976; Коржуев, 1976; Белкания, 1982; Оганов, 1984; Серова, 1988 и др.]. От реального влияния силы тяжести на конечные размеры и массу тела [Бровар, 1960; Аршавский, 1975; Парфенов, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1987] в филогенезе и в онтогенезе и до влияния на скорость протекания биологических процессов, в частности онтогенеза. Последнее отражено в существующих представлениях о том, что величины гравитации в известной мере определяют и продолжительность жизни [Thompson, 1942; Wunder, 1962; Wunder, Lutherer, Dodge, 1963; Врэбиеску, Костипиу, Епакеску, 1964; Wunder,

Duling, Bengel, 1968].. Отмеченные направленные морфологические преобразования в различных системах организма дают достаточные основания считать силу тяжести одним из основных формообразующих факторов внешней среды, а формируемые под влиянием этого фактора структурные и функциональные свойства прямоходящего организма – как проявление адаптации его к действию силы тяжести. В связи с этим не случайно именно космическая биология и медицина, особенно ее раздел – гравитационная биология и физиология, явились базой для развития биологических наук о человеке, и совмещение ее с антропологией [Алексеев, 1989] является закономерным и объективно необходимым.

При рассмотрении вопроса о формировании биологических предпосылок в процессе антропогенеза обозначенный комплексный подход в мировоззренческой связке гравитационная биология–антропология позволяет представить все морфологическое и функциональное своеобразие организменного развития человека не просто как особенности его телесной формы, а как фенотипическое проявление особой и характерной формы взаимодействия организма человека как прямоходящего существа с одним из важнейших абиотических факторов внешней среды – с планетной силой тяжести.

При этом определяются следующие направления или модели исследований, материалы по которым последовательно представлены в настоящих Очерках. Исторически наиболее ранние и методически наиболее простые исследования изменений разнообразных функций организма при изменениях положения тела – **феноменологическая модель** адаптации к земной гравитации (см. в Очерке 2). Сравнительные исследования морфофункциональных особенностей основных систем организма животных и человека, но с систематизацией данных по характеру позы статики – прямохождение у человека и проноградная поза статики и четвероногая локомоция у остальных животных – **эволюционная** или **филогенетическая модель** адаптации к земной гравитации (см. в Очерке 3). Систематизация данных по динамике роста и физического развития в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека на протяжении постнатального онтогенеза – **онтогенетическая модель** адаптации к земной гравитации (см. в Очерке 4). И, наконец, на основе первых трех моделей исследования адаптации обезьян к измененным условиям направленности действия земной гравитации – **экспериментальная модель** адаптации к условиям измененной направленности действия земной гравитации (экспериментальная бипедия и квадрипедия, «лунный стенд») – больше см. в Очерках 5, 6, 7, 8 и 9. И, наконец, **клиническая модель** – использование антропофизиологического подхода, ориентирующего на прямохождение как основное биологическое качество человека, в системной оценке состояния ССС при разных соматических состояниях человека (см. «Очерки по клинической антропофизиологии»).

Использование феноменологической, филогенетической, онтогенетической, экспериментальной и клинической моделей анализа организменных проявлений адаптации к земной гравитации позволяют подойти к обоснованию **антропофизиологического подхода** в рассмотрении различных состояний у человека как прямоходящего существа и, соответственно, **антропогенетической модели** физиологии и патологии человека как концептуальной основы и обязательной составляющей теории и практики медицины.

ОЧЕРК 2

Феноменологическая модель адаптации к земной гравитации (функциональная система антигравитации)

Все видят, как падают яблоки, но не все задают себе вопрос – почему?

Текст на плакате (авт.).

Только человек сопротивляется направлению гравитации: ему постоянно хочется падать вверх.

Ф.Ницше

Рассматривая функциональные изменения в организме при различной ориентации тела в гравитационном поле Земли, следует отметить, что они затрагивают исключительно все физиологические системы. Нет ни одной функции животного организма, параметры которой не изменялись бы при переводе тела из горизонтального положения в вертикальное. При этом обращает на себя внимание четкая однонаправленность и взаимообусловленность происходящих сдвигов. Однако существуют и определенные особенности реакций и регуляции, характерные для той или иной физиологической системы и в целом отражающие феноменологию адаптации организма к земной гравитации..

Мы не останавливаемся подробно на работах по позному регулированию скелетно-мышечной системы, так как этот раздел современной физиологии с достаточной убедительностью разработан и известен широкому кругу исследователей [Sherrington, 1906; Magnus, 1924; Бериташвили, 1959; Paillard, 1963]. Скелетно-мышечная система явилась одной из первых физиологических систем, функционирование которых стали связывать с гравитационными влияниями. Не случайно термин «антигравитационный» был впервые использован в качестве функциональной характеристики мышц-экстензоров, значение которых в осуществлении антигравитационной функции можно считать, несомненно, установленным [Sherrington, 1907]. Одним из реальных проявлений этой функции, помимо собственно позного регулирования, является увеличение возбудимости мотонейронов и числа активированных двигательных единиц (Белкания, 1977). Вызванное ортостатической ориентацией тела в пространстве усиление функциональной активности нервно-мышечной системы (по характеристикам моносинаптического Н-рефлекса) является одним из основных факторов, обеспечивающих определенный уровень фоновой активности центральных нервных структур (по характеристикам ЭЭГ и вызванных потенциалов) и организацию антигравитационной функции организма (Белкания, 1982)..

В весьма обстоятельной работе В. С. Гурфинкеля и др. [1965] подробно освещены особенности регуляции позы человека и показано, что вертикальная поза - это результат длительной эволюции, в ходе которой произошли определенно направленные и обусловленные гравитацией структурные преобразования в строении тела и скелетно-мышечной системы. Причем это преобразования не только формообразующего характера [Бровара, 1960], но и затрагивающие базовые функции организма. Впечатляющим примером тому является формирование гемопозитической функции в зависимости от относительного изменения влияния гравитационных сил Земли в процессе эволюционного развития животных [Коржуев, 1964, 1971]. В этой связи, не случайно, как в космических полетах [Fischer, Johnson, Berry, 1967; Легеньков, Балаховский, Береговкин и др., 1973], так и при

моделировании эффектов невесомости в симптомокомплексе вегетативных расстройств у обезьян при длительном нахождении их на стенде «пониженной гравитации» (с наклонным вывешиванием) отмечались весьма выразительные и определенные изменения системы крови (Белкания, Куксова, 1977, Белкания, 1982).

Прежде чем охарактеризовать функции организма при различной ориентации его в гравитационном поле Земли, следует четко определить следующее основное положение: в физиологическом смысле горизонтальное (или клиностатическое) положение тела в условиях покоя лежа соответствует минимальному, а вертикальное (или ортостатическое) в условиях прямохождения (стоя, сидя, ходьба) - максимальному проявлению гравитационных влияний.

При этом следует различать первичные эффекты, связанные с чисто механическими проявлениями гравитации, от вторичных, отражающих активную компенсацию, направленную на нивелирование первичных сдвигов. К первичным эффектам следует отнести изменение степени растяжения связочно-мышечного аппарата, градиент давления на разных уровнях скелета, изменение давления на суставные поверхности, смещение отолитов, гидростатические влияния на внутренние жидкие среды организма, растяжение связочного аппарата внутренних органов и изменение их положения в полостях.

В связи с этим, не случайно именно те системы и органы, в которых проявляются первичные эффекты гравитации, и обладают наиболее выраженной гравирецепторной функцией. Следует заметить, что уже при наступлении первичных сдвигов можно отметить ряд моментов, направленных на их компенсацию. По сути дела, это есть проявление свойств филогенетически закрепленного морфологического механизма компенсации и поэтому не носит активного регуляторного характера. Примерами могут служить препятствующие проявлению гидростатического фактора клапаны в венозной системе, повышенные эластичность и исходный тонус, большая степень развития мышечного слоя в сосудах, наиболее подверженных гидростатическим влияниям, градиент внешнего давления на путях магистрального венозного оттока, ограниченная растяжимость связочного аппарата внутренних органов, особенности строения скелета и связочно-мышечного аппарата.

Из такой дифференцировки эффектов гравитации вытекает вывод о двухфазности реакции в ортостатике. Изменения, происшедшие в первой фазе, в определенной мере свидетельствуют о проявляемости гравитационного воздействия и состояния первичной компенсации, т. е. функциональной готовности систем, подвергнутых влиянию гравитационных сил. Вторая фаза, степень ее выраженности и характер свидетельствуют о состоянии активной компенсации, которая обусловлена деятельностью функциональной системы, обеспечивающей адекватный ответ целостного организма на земную гравитацию.

Исходя из вышеизложенных общих положений, рассмотрим реакции основных физиологических систем при различной ориентации организма в гравитационном поле Земли.

2.1. Дыхание и гравитация

Характеризуя функцию легких при различных положениях тела в пространстве, следует, прежде всего, отметить изменения кровообращения в легочных сосудах в результате проявления гидростатического эффекта гравитации.

На уменьшение кровотока в верхних отделах легких по сравнению с нижними указывают многие авторы [Raine, 1965; Gawer, Znidema, 1961; Даум, 1967]. Доллери с сотрудниками применил для изучения легочного кровообращения радиоактивный кислород. При расчете так называемой кривой очищения оказалось, что исчезновение радиоактивного кислорода при вертикальном положении испытуемого происходило в верхних отделах легких медленнее, чем в нижних [Dollery et al., 1960, 1961]. При горизонтальном положении эти различия исчезали. Аналогичные результаты были получены методом регионарной изотопной топографии распределения радиоактивного ксенона [Glaister, 1965]. Отношение

кровотока в основании и вершуске в вертикальном положении составило 3:1, в горизонтальном - 1,3: 1, а головой вниз - 0,7. С использованием того же метода, было показано [Dowell et al., 1969], что в вертикальном положении кровотоков на единицу объема легких увеличивался в нижних отделах и уменьшался в верхних, тогда как в горизонтальном положении на спине кровотоков был значительно интенсивнее в дорзальных отделах легких, чем в вентральных. Результаты этих и других аналогичных исследований [Wood et al., 1963; Bryan et al., 1964; Denison et al., 1964; Glaister, 1965; Kaneko et al., 1966] четко подтверждают четкое градиентное влияние гидростатического фактора на кровотоков в легких. Различия в перфузии на единицу легочного объема между нижними и верхними отделами легких увеличивались в вертикальном положении вверх головой и, наоборот, уменьшались при повороте вниз головой. По данным ряда авторов [Reily et al., 1959; Vjurstedt et al., 1962; Anthonisen, Milic-Emili, 1966], у вертикально стоящих людей 6-14% альвеол верхних отделов легких не перфузируются кровью (Рисю 2.1).



Рис. 2.1. Общее представление ситуация по гравитационному градиенту вентиляции легких (слева) и перфузии легочных сосудов (справа)

Результатом гравитационного влияния на дыхательную систему здорового человека в положении стоя является морфофункциональная неоднородностью органа и неравномерность распределения воздуха в лёгких, а также градиент отрицательного плеврального давления между верхушкой и основанием лёгких (наибольшее у верхушки лёгких и наименьшее у основания).

На каждый сантиметр высоты градиент составляет около 0,25 см водного столба, в результате - транспульмональное давление ($P_{alv-Ppl}^1$), на верхушке больше, чем у основания лёгких (Рис. 2.2), и как следствие растяжение альвеол на верхушке лёгких выражено значительно [Гриппи, 1997]. Таким образом, альвеолы на верхушках лёгких значительно крупнее, чем у основания, а это, в череде прочих причин, обуславливает отличия в функционировании легких на различных вертикальных уровнях, что является одним из проявлений гравитационного влияния на организм человека

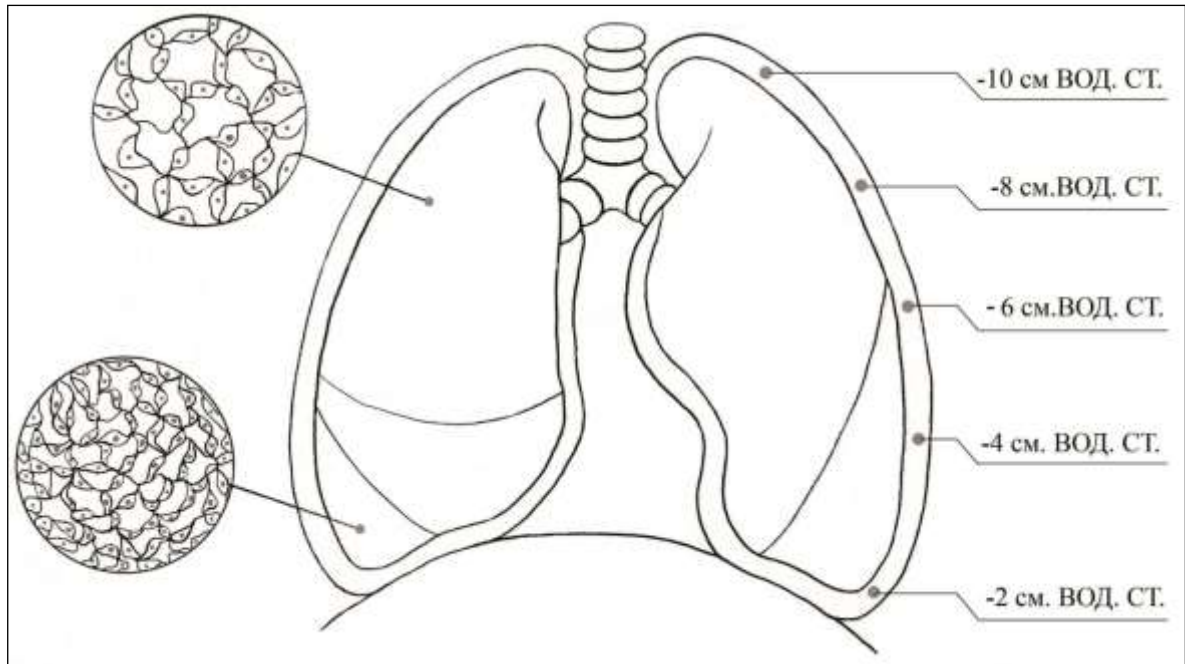


Рис. 2.2.. Внутриплевральное давление и размеры альвеол легких.

В тоже время, так как статическая растяжимость выше в нижних отделах лёгких и, соответственно там распределяется большая часть дыхательного объема, легочный кровоток также преобладает у основания легких [Уэст, 1988]. Он почти линейно убывает в направлении снизу вверх, достигая очень низких значений в области верхушек (Рис. 2.3). Изменение позы и физическая нагрузка значительно влияют на такое распределение, так в положении лежа на спине, кровоток в верхушках лёгких увеличивается, а в основаниях практически не изменяется, в тоже время кровоток в дорсальных отдела лёгких становится выше, чем в вентральных

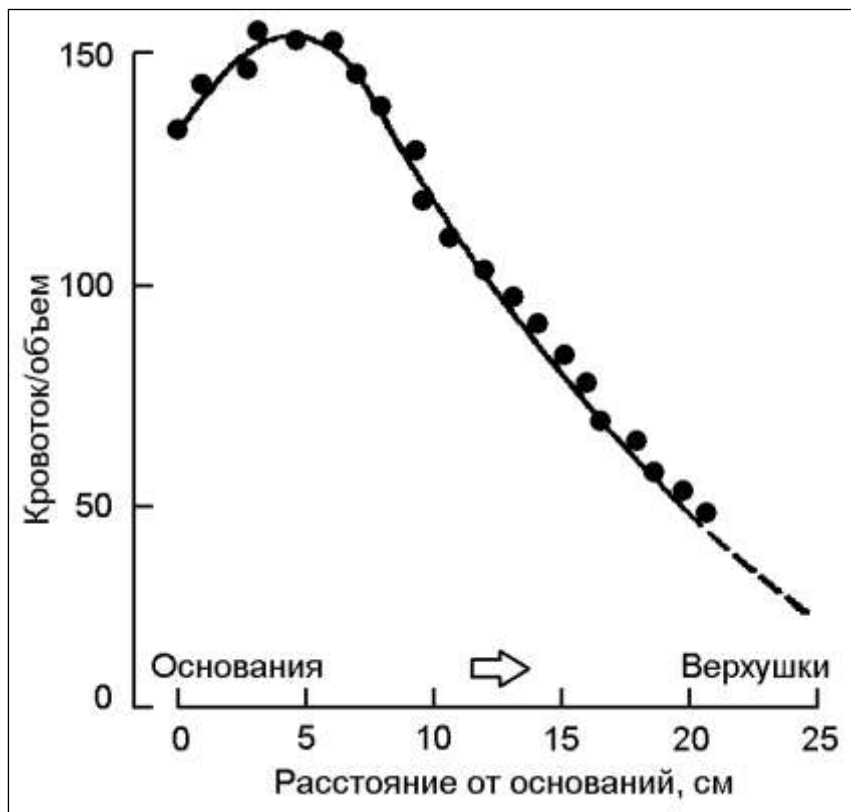


Рис. 2.3. Изменение распределения кровотока в лёгком в вертикальном положении с помощью радиоактивного ксенона.

Ксенон, растворённый в крови, поступает в альвеолярный воздух из легочных капилляров. Единица расхода крови подобраны таким образом, чтобы равномерному кровотоку соответствовала величина 100. Видно, что слабее всего кровоснабжение в верхушках лёгких [Уэст, 1988].

Понятно, что любые изменения кровообращения в легких определенным образом влияют и на функцию внешнего дыхания. Так, гравитация обуславливает неравномерность распределения параллельно вентиляции и кровотока у собак [Piper, Aoyagi, 1965]. В исследованиях людей была показана однонаправленность вертикальных градиентов вентиляции и кровотока в легких [Newhouse et al., 1968; Arborelius, Lilja, 1969]. При переходе в горизонтальное положение оба градиента исчезали [подробнее см. Белкания, 1982; Тычкова, Диленя, Белкания, 2013].

Ухудшение кровотока в альвеолах верхних отделов легких приводит к увеличению функционального мертвого пространства [Raine, 1965]. Воздух в этих участках мало или вовсе не используется для газообмена через альвеоло-капиллярную мембрану. Последнее, несомненно, сказывается на дыхательной функции крови. Данные о том, что оксигенация крови в вертикальном положении тела вверх головой увеличивается [Гейхман, Могендович, 1966; Зильман, 1968], не противоречат этому утверждению. По-видимому, была пропущена кратковременная фаза первичных эффектов гравитации, а учет оксигеогаммы проводился в периоде компенсации, направленной на выравнивание первичных сдвигов. Именно поэтому оксигенация крови и оказалась увеличенной.

При вертикальном положении вниз головой функциональное мертвое пространство уменьшается, но одновременно действуют другие механические факторы - смещение диафрагмы к головному концу и давление брюшных внутренностей, что, несомненно, нарушает функцию дыхания [Зильбер, 1961]. В положении же стоя вес брюшных органов как бы «облегчает» экскурсию легких [Навратил, 1967].

Влияние гравитации на распределение дыхательных объемов и последовательность опорожнения легочных зон была доказана при введении в дыхательный воздух ^{133}Xe [Anthonisen et al., 1970]. В вертикальном положении был отмечен в среднем десятикратный градиент его распределения. Чем выше располагалась зона, тем большей в ней оказывалась концентрация ^{133}Xe . В процессе выдоха опорожнение легочных зон было регионарным и проходило снизу вверх; при этом, чем выше располагалась легочная зона, тем позже наступало ее опорожнение. При повороте тела на 180° динамика распределения воздуха и последовательность опорожнения легочных зон сменяются обратными тому, что наблюдается в положении вверх головой.

К основным изменениям, направленным на компенсацию гравитационных влияний в ортостатическом положении вверх головой, следует, прежде всего, отнести повышение тонуса инспираторной мускулатуры, сокращение диафрагмы, ее уплощение и опущение. Инспираторные мышцы, подобно экстензорным, участвуют в осуществлении антигравитационной функции организма [Rossi, Zanchetti, 1957; Peiper, 1956]. С одной стороны, они включаются в соматические позные реакции, а с другой, усиливая дополнительные факторы компенсации, улучшают условия центральной венозной гемодинамики. Межреберные мышцы выполняют двойную функцию (участвуют в дыхании и в поддержании положения тела); их мышечные веретена находятся под влиянием двух отдельных фузимоторных систем (гамма-мотонейроны), связанных с медуллярным дыхательным центром и с мозжечком [Euler, 1968]. Диафрагмальные мотонейроны находятся под контролем рефлексов от проприоцепторов межреберных мышц и спинных мышц соответствующих сегментов. Кроме того, раздражение афферентных нервов брюшных мышц также приводит к сокращению диафрагмы [Euler, 1968]. В то же время хорошо известно

значение брюшной мускулатуры в поддержании положения тела [Bishop, Beverly, 1968] и дыхания.

Таким образом, поздние соматические реакции дыхательного аппарата выражаются в повышении тонуса инспираторной мускулатуры, мышц передней брюшной стенки и сокращении диафрагмы. Возникающий при этом дополнительный объем проприоцептивной афферентной импульсации, несомненно, служит одной из основных причин возбуждения дыхательного центра, ведущего к изменению легочной функции в соответствии с ориентацией тела в гравитационном поле.

Усиление инспираторного тонуса и опущение диафрагмы приводят к увеличению объема грудной клетки, что, прежде всего, отражается на легочных объемах и динамике внутригрудного давления. При сопоставлении динамики изменений статической растяжимости легких и внутрипищеводного давления, как и следовало ожидать, в ходе изменения положения тела от горизонтального до вертикального отмечались противоположные эффекты [Woestijne et al., 1969]. В вертикальном положении внутрипищеводное давление, следующее за изменениями внутриплеврального, уменьшалось, а статическая растяжимость легких увеличивалась. Это связывается [Clarke et al., 1969] с различной ориентацией легких в гравитационном поле при перемене положения тела.

Механические факторы, влияющие на распределение вентиляции по продольной оси легкого, вызывают появление градиента внутриплеврального давления от нижних к верхним отделам грудной клетки, с менее активными значениями в последних [Gregg et al., 1968]. Значение этого градиента в положении вверх головой оказалось равным 0,2-0,5 см. вод.ст. [Krueger et al., 1961; Wood et al., 1963; Daly, Bondurant, 1963; Milic-Emili et al., 1966]. Сопоставляя эти данные с динамикой внутрибрюшного давления, которое, как известно [Краузе, 1924; Верещагин, 1958], изменяется в вертикальном положении от положительного (+10 см вод. ст.) в гипогастрической области до отрицательного (-1 см вод. ст.) в эпигастриуме, а также со значительным повышением внутритканевого давления в нижних конечностях, можно сделать следующее заключение. Вертикальный градиент давления на пути магистрального венозного оттока (ноги-живот-грудь) способствует венозной гемодинамике и является одним из компонентов общего механизма, в определенной мере компенсирующего эффект гидростатики. Кроме того, увеличение инспирации само по себе нивелирует регионарное действие гидростатического фактора на кровоток в легких. По имеющимся данным [Patti et al., 1969; Robertson et al., 1969], при вдохе кровоток по вертикальной оси легкого становится более однородным.

Касаясь изменений легочных объемов в положении стоя, следует сразу же оговориться, что частично они пассивны и связаны с увеличением объема грудной клетки. С другой стороны, изменения легочной функции при ортостатическом положении - следствие включения в регуляцию легочного компонента антигравитационной функции. Положение тела влияет на все составные части дыхательного объема [Навратил, 1967]. В положении стоя общая емкость легких (сумма дыхательного объема, резервного объема вдоха и выдоха, остаточного объема, жизненной и функциональной остаточной емкости) максимальна, в сидячем положении она уменьшается, а в положении лежа становится наименьшей. Разница общей емкости легких в крайних положениях (горизонтальном и вертикальном) может составлять несколько сот миллилитров, а в некоторых случаях достигает одного литра [Svanberg, 1957].

Если жизненную емкость легких в положении лежа на спине принять за 100%, то в положении сидя она увеличивается до 103,7%, а в положении стоя - до 106,2% [Racklavsky, 1949]. Увеличение жизненной емкости при переходе из положения сидя в положение стоя отмечается и другими [Chaudhury, 1968]. Подобная же направленность изменений выявлена для дыхательного объема [Михасев и др., 1969] и резервного объема вдоха [Навратил, 1967]. Резервный объем выдоха в положении лежа минимален (всего 20,5% жизненной емкости легких), тогда как в положении сидя он равен 32%, а в положении стоя - 34%. Четкая зависимость изменений функциональной остаточной емкости легких от положения тела

позволила определить ее изменения, как линейную функцию угла наклона поворотного стола [Bouhuys, Lennep, 1962].

Изменения частоты дыхания при пассивном ортостатическом положении носят фазовый характер. В первый момент на фоне неизменившейся частоты, а иногда и ее урежения, амплитуда дыхательных волн резко увеличивается, сменяясь на следующей фазе выраженным тахипноэ [Белкания, 1968]. Фазовый характер реакции дыхания на ортостаз показан в опытах на кроликах [Люблина, 1957], а ортостатическое усиление дыхательной функции отмечено и на других животных [Захарьевская, 1946; Лычко, 1964, 1967].

Еще один динамический показатель вентиляции - объем максимальной вентиляции легких значительно увеличивается при стоянии по сравнению с положением лежа [Heine et al., 1953]. Другой динамический показатель — максимальная скорость форсированного выдоха в вертикальном положении - увеличивается на 7,1% по сравнению с положением лежа [Hildebrandt, Cuntze, 1965]. По мнению авторов, лежащие в основе этого изменения бронхомоторные реакции обусловлены выделением катехоламинов в кровь.

В положении стоя параллельно развитию умеренной гипервентиляции альвеол (в среднем на 20%) на 4 мм рт. ст. снижается парциальное давление O_2 в альвеолярном воздухе и в артериальной крови - на 2 мм [Anthonisen et al., 1965]. И по другим данным [Raine, 1965], парциальное давление O_2 в артериальной крови снижается, достигая в среднем значения 89 мм рт.ст. Сохранение указанных сдвигов в течение 20 мин показывает, что они не связаны с кратковременными изменениями гемодинамики, возникающими при перемене положения тела. У испытуемых старше 60 лет [Ward et al., 1966a] снижение парциального давления O_2 и CO_2 в крови при вертикальном положении было еще более выраженным, достигая соответственно уровня 77 и 34 мм рт.ст.

Касаясь дыхательной функции крови как одного из моментов компенсации относительной гипоксемии в ортостатическом положении, следует отметить увеличение артериально-венозной разницы [Reeves et al., 1961], за счет чего тканевой обмен поддерживается приблизительно на том же уровне, а иногда и на более высоком, чем при горизонтальном положении [Scheinberg, 1950; Воскресенский, Соколов, 1969]. Было показано [Воскресенский, Соколов, 1969; Соколов, 1970], что в ортостатическом положении параллельно усилению легочной функции увеличивается и газообмен - повышается потребление кислорода и выделения углекислоты с соответствующим изменением дыхательного коэффициента. При этом отмечается, что изменения эффективности легочной вентиляции и газообмена более значительны у лиц с плохой переносимостью ортостатической пробы. Это свидетельствует о тесном и направленном взаимодействии физиологических систем организма при осуществлении адекватной компенсации гравитационного воздействия — недостаточность какого-либо регуляторного компонента компенсируется усилением функциональной активности других систем.

Различная ориентация тела в гравитационном поле Земли сопровождается изменениями энергозатрат организма. Так, на противодействие гравитационным силам у наземных животных среднего размера затрачивается от 20 до 27% общего расхода энергии, у животных с массой тела 70 кг (включая человека) эти затраты составляют около 40% [Kleiber, 1968]. И по другим данным [Смитт, 1975], у человека гравитационный компонент энергозатрат определяется в 40—50% всей метаболической энергии. В положении стоя энергетические затраты увеличиваются до 3,3 ккал/мин от 1,4 ккал в горизонтальном положении. Имеющиеся данные свидетельствуют о высокой энергоемкости вертикальной позы тела, а, по сути, антигравитационного обеспечения прямохождения как основного видового условия жизнедеятельности человека. При этом, энергозатраты у лиц с плохой ортостатической переносимостью в несколько раз превышали таковые у испытуемых с хорошей ортостатической устойчивостью и при стоянии соответственно увеличивались на 30-37% и 13% по сравнению с положением лежа [Соколов, 1970].

Таким образом, ортостатические изменения легочной функции в системе общего компенсаторного механизма, с одной стороны, направлены на выравнивание общих и

регионарных гемодинамических сдвигов, вызванных гидростатическим фактором, а, с другой - изменения дыхательных объемов и динамических показателей легочной вентиляции направлены на компенсацию относительной недостаточности в этих условиях дыхательной функции и обеспечение повышенных энергетических потребностей организма.

Как видно из приведенного материала, изменения дыхательной функции многообразны, но при этом четко одно направлены и согласуются с изменениями как легочного, так и общего кровообращения. Общие гемодинамические сдвиги при ортостазе, понижая перфузионное давление в каротидном синусе и дуге аорты, изменяют возбудимость рецепторов последних. В то же время хорошо известна роль синокаротидной рефлексогенной зоны (как хеморецепторов, так и барорецепторов) в рефлекторном регулировании дыхательного центра [Гейманс и Кордые, 1940; Архангельская, 1941; Фелистович, 1959, 1963; Сергиевский, Окунева, 1960; Маршак, 1961 и др.]. Не исключаются и возможности рефлекторных влияний на вентиляцию с так называемых гипотетических рецепторов брюшной полости, чувствительных к перемещению диафрагмы и брюшных органов [Anthonisen et al., 1965]. Однако эти пути, возможно, не являются основными, так как в опытах с воздействием отрицательного давления на нижнюю часть тела изменений вентиляции обнаружено не было [Dowell et al., 1969]. Правда, по другим данным [Potanin et al., 1969], местная декомпрессия живота на 40 см вод. ст. приводила к росту остаточного объема вдоха на 1000 мл, уменьшению резервного объема вдоха и жизненной емкости легких. Два последних показателя легочной функции, наоборот, увеличивались при том же значении декомпрессии нижних конечностей.

Следующий механизм, возможно, участвующий в ортостатической регуляции дыхательной функции, - метаболический зависит от содержания в крови CO_2 и может быть опосредован как через хеморецепторы рефлексогенных зон, так и непосредственно через дыхательный центр.

Весьма важен при стоянии (сидении, ходьбе) механизм усиления функции дыхания, опосредованный через мышечный компонент регуляции. Имеется в виду не только позное повышение инспираторного тонуса, сокращение и опущение диафрагмы, сокращение мышцы передней брюшной стенки, но и повышение тонуса всей скелетной экстензорной мускулатуры и связанное с этим поступление к центрам вегетативной регуляции усиленного афферентного потока проприоцептивной импульсации. Следует думать, что этот механизм при хорошей ортостатической устойчивости особенно важен, так как он наиболее адекватно может перестраивать функцию дыхания соответственно усилившимся гравитационным влияниям. Другие пути усиления дыхательной функции, очевидно, имеют значение при различного рода напряжениях, связанных или с дополнительной статической и динамической нагрузкой в вертикальной позе, или с проявлениями циркуляторной ортостатической неустойчивости.

3.1. Почечный компонент антигравитационной функции

При перемене положения тела в пространстве существенно изменяется деятельность почек. Понижение диуреза в вертикальном положении по сравнению с положением лежа первоначально рассматривалось только как результат механического изменения кровообращения в почках или следствие уменьшения объема циркуляции крови в результате депонирования части ее в сосудах нижних конечностей.

Изменения кровоснабжения почек [Mayerson, 1940; Brun et al., 1945; Epstein et al., 1951], включая уменьшение давления в почечной артерии [Balint et al., 1956a, b], действительно наступают при ортостазе. У обезьян в положении лежа на спине кровоток в коже и почках увеличен по сравнению с таковым у сидящих животных [Forsyth et al., 1968].

Уменьшение диуреза можно было бы объяснить лишь механическими факторами или нарушениями кровоснабжения, если бы не тот факт, что уровень клубочковой фильтрации в стоячем положении лишь слегка понижен, а иногда и не изменен [Brun et al., 1945]. Кроме

того, оказалось, что параллельно олигурии уменьшается и выделение с мочой натрия [Lewis et al., 1950; Epstein et al., 1951; Goodyer, Seldin, 1953; Pearce, Newman, 1954; Graveline, McCally, 1962]. В связи с этим уменьшение выделения соли и воды при ортостазе рассматривается как быстрый процесс, направленный на регуляцию циркулирующего объема крови [Peters, 1940; Керпель-Фрониус, 1964]. Строгая корреляция между рефлексом, регулирующим выведение натрия и воды, определяет и водно-солевой гомеостаз [Гинецинский, 1964].

Ортостатический эффект значительно редуцируется при наложении на ноги бандажа, препятствующего скоплению крови в венах. Венозный застой, наоборот, всегда сопровождается антинатрийурезом и олигурией. Это наблюдается и при искусственном затруднении оттока из вен конечностей [Fitzhugh et al., 1953; Wilkins et al., 1953], а также при пережатии полных вен [Farder et al., 1953].

Включение антидиуретического и антинатрийуретического рефлексов осуществляется с участием рецепторов — образований, чувствительных к изменению объема интерстициальной жидкости или циркулирующей крови. Гемодинамические влияния на выведение натрия реализуются через интракраниальные рецепторы, а также через волнорецепторы (или барорецепторы) артериальной системы. При ортостазе включение последних может быть вызвано двумя разными причинами: депонированием определенного объема крови и включением артериовенозных шунтов. В обоих случаях масса эффективно циркулирующей крови уменьшается. Это служит раздражителем для волнорецепторов, возбуждение которых усиливает антинатрийуретический рефлекс, и натрий задерживается в организме [Epstein et al., 1953; Foldi, Szabo, 1959]. Пониженное давление в почечной артерии также рефлекторно увеличивает реабсорбцию натрия и воды [Balint et al., 1956a, b].

Наиболее подробно влияние гемодинамических факторов на регуляцию водного диуреза было изучено в опытах с дыханием под пониженным давлением. При этом наблюдалось значительное увеличение диуреза [Gauer et al., 1954; Sicker et al., 1954; Surtshin et al., 1955; Gauer, 1968]. В этих опытах увеличивалось кровенаполнение сосудов грудной полости и левого предсердия, что вызывало диуретическую реакцию; аналогичный результат наблюдали и при раздувании предсердия воздушным баллоном. При уменьшении наполнения кровью левого предсердия диурез понижается, поэтому при горизонтальном положении тела человека, когда объем крови в грудном отделе увеличивается на 78% [Graveline, McCally, 1962; Stevens et al., 1966; Schmitt, 1967], усиливается мочеотделение и выведение натрия. Импульсация от объемных рецепторов левого предсердия проводится по волокнам блуждающего нерва. Это доказывается параллелизмом между диурезом и частотой импульсов в нервном волокне, а также отсутствием диуретической реакции при перерезке блуждающего нерва [Paintal, 1953; Henry, Pearce, 1956; Henry et al., 1956a, b].

На основании приведенных данных можно выделить следующие рецепторные зоны, ответственные за почечный компонент регуляции объема циркулирующей крови в ортостатике: интракраниальные рецепторы, волнорецепторы артерий и вен и объемные рецепторы предсердий. Клинические и экспериментальные данные указывают на роль гипоталамических структур в регуляции солевого и водного обменов. Экспериментальные повреждения зрительного бугра и подбугорья могут вызвать нарушение осмотической концентрации с изменениями солевого и водного диуреза. Как известно, важнейшим регулятором гидроуретической функции почек является вазопрессин, который вырабатывается супраоптическим ядром.

Эфферентное звено антинатрийуретического рефлекса - прямые нервные влияния на каналцы почек и поступление в кровь альдостерона. Под влиянием рефлекса с волнорецепторов клетки натрийрегулирующего центра (каудальной части промежуточного и передней части среднего мозга) выделяют в кровь вещество, которое стимулирует секрецию альдостерона [Rauschkolb, Farrel, 1958]. Этот гормон играет большую роль в регуляции водно-солевого обмена, но механизм его действия многогранен и сложен. Так, считается, что вазопрессин может проявлять антидиуретический эффект только в том случае,

если он действует вместе с эндогенными минералокортикоидами. Это делает более понятным известный факт, что рефлекс Генри-Гауэра не всегда блокирует секрецию вазопрессина [Vagnucci, 1966], а иногда даже усиливает ее.

Альдостерон, стимулируя реабсорбцию натрия в почечных канальцах, вызывает повышение его концентрации в крови. Последнее через осморорецепторы супраоптико-гипофизарной системы приводит к усилению образования антидиуретического гормона, в результате чего увеличивается реабсорбция воды почечными канальцами. Стимулом к выработке антидиуретического гормона и альдостерона может быть не только эффективная осмотическая концентрация, но и уменьшение объема жидкостей и связанное с этим изменение кровообращения [Leaf, Mambly 1952; Schwartz et al., 1956].

Показано [Graveline, McCally, 1962], что уменьшение минутного объема крови в вертикальном положении сопровождается параллельным усилением секреции альдостерона, снижением уровня выделения натрия и олигурией. Выделение альдостерона всегда ослабляется у людей в горизонтальном положении и усиливается при стоянии [Gowenlock et al., 1959; Balikian et al., 1968], а зарегистрированное снижение скорости метаболического очищения от альдостерона в плазме на 23% позволили заключить, что уровень альдостерона в крови в большей степени зависит от изменения секреции, чем от метаболизма.

Антидиуретический гормон и альдостерон - не единственные регуляторы диуретической и натрийуретической функций почек. В реакциях, связанных с изменением объема жидкостей тела, участвует несколько факторов, включая натрийуретический гормон («третий» фактор), однако их значение в почечном компоненте регуляции кровообращения при ортостазе невелико и проявляется при определенных состояниях организма. Так, внутривенное введение спирта, блокирующего секрецию антидиуретического гормона, исключало развитие антидиуретической и антинатрийуретической реакции на ортостаз [Streeten, Speller, 1966]. И только у больных с идиопатическими отеками эта реакция частично сохранялась, что и позволило предположить наличие у этих больных, помимо антидиуретического гормона, дополнительного фактора регуляции гуморальной природы, угнетающего диурез. Подобный же вывод в отношении регуляции натрия был сделан и другими исследователями [Steinmetz, Eisinger, 1966] на основании частичного сохранения натрийуретической реакции у подвергавшихся адреналэктомии людей при исследовании их в положении лежа. При этом было отмечено исчезновение постуральных колебаний содержания в моче NH_4^+ и кислотных остатков, а также рН.

Необходимо учитывать, что ортостатическое перераспределение объемов жидкостей тела не так уж значительно и, кроме того, почечный компонент далеко не исчерпывает ортостатическую регуляцию кровообращения. Поэтому в гуморально-гормональной регуляции водно-солевого обмена особенно важную роль играют наиболее мобильные и тонкие факторы регуляции - альдостерон и антидиуретический гормон, которые обеспечивают долгосрочную регуляцию внутри- и внесосудистого объемов жидкостей тела.

Кроме описанного выше рефлексорного механизма секреции альдостерона, известен и другой - почечный. У человека в стоячем положении, а также при пассивном ортостазе параллельно повышению содержания альдостерона в крови усиливается секреция ренина [Conn et al., 1964; Martz et al., 1964; Meyer et al., 1965; Brown et al., 1966; Cohen et al., 1966; Gordon, 1966; Curnow. Carr, 1966; Rogge et al., 1967; Hedeland et al., 1969]. Интересно отметить, что у больных первичным альдостеронизмом, несмотря на некоторое усиление секреции альдостерона [Balikian et al., 1968], активность ренина плазмы в стоячем положении не изменялась [Conn et al., 1964]. Это же было отмечено у больных, которые в течение длительного времени получали минералокортикоиды. Последний факт становится понятным, если учесть, что и ортостатические изменения кровообращения у обследуемых не были выраженными.

Предполагается, что секреция ренина почками — это физиологическая реакция на изменение артериального давления и, безусловно, важный механизм гомеостатической регуляции кровообращения [Regoli, Vane, 1966]. Ангиотензиновая система наиболее

чувствительна к колебаниям уровня артериального давления. Так, концентрация ангиотензина в крови увеличивалась без существенного изменения секреции катехоламинов уже при снижении артериального давления на 20 мм рт.ст. Лишь при снижении его еще на 20 мм наблюдалось увеличение выработки как ангиотензина, так и адреналина и норадреналина.

Помимо стимуляции секреции альдостерона, кардинальное влияние ангиотензин оказывает на гладкую мускулатуру сосудов. С одной стороны, это влияние осуществляется непосредственно через рецепторы, связывающие ангиотензин, и по своему сосудистому действию он в 15 раз эффективнее норадреналина [Rogge et al., 1967]. С другой стороны, ангиотензин способен усиливать действие выделяемого из симпатических нервных окончаний норадреналина [McCubbin, Page, 1963].

Четкие постуральные колебания содержания ренина определяют его большое значение в механизме системной реакции организма на гравитационное воздействие в ортостатике. Это значение особо подчеркивается двойной направленностью действия ангиотензина на выравнивание объема циркулирующей крови и уровня артериального давления (непосредственное влияние на гладкую мускулатуру сосудов и дополнительный фактор секреции альдостерона).

Наиболее важные факторы, стимулирующие секрецию ренина, - это понижение перфузионного давления в почках [Skinner, 1964; Osconomos, 1965; Gordon et al., 1966] и уменьшение объема циркулирующей крови [Gordon et al., 1966]. Однако, по-видимому, существуют и другие факторы, так как применение противоперегрузочных костюмов, ограничивающих сдвиги объемов жидкостей тела, не предотвращало повышения содержания ренина в крови при ортостазе или ускорении [Rogge et al., 1967]. Это позволяет предположить, что в повышении активности ренина плазмы крови определенную роль играет и соматический компонент регуляции.

Однако, несмотря на отсутствие полной ясности в отношении путей стимуляции секреции ренина, факт изменения его концентрации в крови в ортостатике очевиден. Учитывая двойной эффект ренина (стимуляция секреции альдостерона и сокращения гладкой мускулатуры сосудов), следует подчеркнуть его важную роль в осуществлении компенсаторных реакций при ортостазе. Для функциональной оценки системы ренин-ангиотензин определенное значение имеет запаздывание секреции ренина, что свидетельствует не в пользу участия этой системы в немедленной реакции на гравитационный раздражитель. Ввиду этой особенности ренин-ангиотензиновая система, возможно, усиливает быструю реакцию вегетативной нервной системы и, будучи медленно реагирующей, но длительно действующей, тонически поддерживает реакцию организма на необходимом уровне.

Таким образом, при переходе от горизонтального положения к вертикальному прогрессивно уменьшаются ток крови и степень гломерулярной фильтрации, особенно при наличии рефлекторного адекватного компенсаторного механизма, что видно из постоянства артериального давления при наклонах [Goormaghtigh, 1939; McManus, 1942; Selkurt, 1963]. Несомненно, что эта реакция — проявление почечного компонента регуляции кровообращения, направленного на выравнивание минутного объема и объема циркулирующей крови при гравитационных влияниях.

Следует отметить, что у лиц, склонных к ортостатическим гипотониям и коллапсам, прогрессирующее падение почечного кровотока может не проявиться до тех пор, пока они не будут возвращены в горизонтальное положение [Werko et al., 1949; Selkurt, 1963]. Такое «раскрытие» почечного кровотока отражает чисто рефлекторную циркуляторную реакцию на поворот [Selkurt, 1963] и значение почечного компонента в общем механизме антигравитационной функции организма. В этой связи, не случайно у большинства людей с нарушением функций почек отмечалась ортостатическая гипотония, у остальных - сниженный объем плазмы без явлений ортостатической недостаточности [Nelstrop et al., 1969]. Уменьшения объема плазмы не было отмечено ни в одном случае с ортостатической

гипотонией, а при нагрузке натрием наблюдалось повышение ортостатической устойчивости. Это позволило предположить, что во внеклеточной жидкости имеется «лабильный» натрий, который принимает участие в регуляции тонуса или емкости периферических сосудов. Совершенно не отвергая роли натрия как тоногенного сосудистого фактора, следует полагать, что ортостатическая гипотония у людей с нарушенной функцией почек - это проявление недостаточности системной реакции на гравитационное воздействие в результате выпадения почечного звена компенсации.

Рассматривая значение нервного фактора в почечном компоненте регуляции объема циркулирующей крови, следует отметить, что участие волюмрецепции как интероцептивного звена диуретического и натрийуретического рефлексов является безусловно важным, но не единственным механизмом. Определенная ориентация тела по вектору гравитации, кроме перераспределения объемов жидких сред тела, сопровождается и направленным изменением мышечной активности, прежде всего ее статического позного компонента. Исходя из этого, следовало бы ожидать и участия проприоцепции в регуляции кровообращения по почечному компоненту. При вертикальном положении тела, когда статическое напряжение мышц, противодействующих силам гравитации, максимально, трудно разграничить участие в диуретических рефлексх проприоцепции и интероцепции. Это связано с тем, что в результате позного перераспределения мышечного тонуса и перераспределения объема циркулирующей крови параллельно афферентной импульсации с мышц-антигравитаторов возбуждаются и волюмрецепторы. Это и понятно, так как системные реакции организма носят всегда целостный характер.

Влияние мышечной деятельности на функцию почек изучалось многими авторами как в экспериментах на животных, так и при клинических наблюдениях. Во всех опытах была отмечена тесная зависимость диуреза от мышечной активности. В этом отношении весьма показательны результаты исследования [Могендович, 1957] динамики мочеотделения под влиянием статической нагрузки (на спину собаки накладывали возрастающий груз - от 1/3 до 2/3 ее веса тела). Было показано, что мышечное напряжение статического характера снижает диурез. Полученный результат интересен тем, что в опыте был выделен и усилен именно статический компонент активности экстензорной (антигравитационной) мускулатуры. Было установлено, что чем большим было мышечное напряжение, тем резче угнетался диурез. Подавление диуреза на фоне дополнительной водной нагрузки достигало 47%, т. е. было еще значительнее.

Косвенное участие мышечной системы в регуляции объема жидких сред организма проявляется и при так называемых ортостатических (идиопатических) отеках. Возникновение последних при ортостазе [Керпель-Фрониус, 1964] обусловлено возникновением «объемного пространства» для отечной жидкости, выключением сил, задерживающих ортостатическое депонирование ставшей «подвижной» внеклеточной жидкости, и ослаблением тканевых факторов венозной гемодинамики. Ослабление «задерживающих сил» жировой, мышечной и опорной тканей приводит к усилению подвижности внеклеточной жидкости и способствует возникновению ортостатических отеков даже без сложных расстройств, регулирующих объем механизмов [Beatty et al., 1948; Keys et al., 1950; McCance, 1951]. Поэтому состояние тканевого давления, в котором мышечный тонус играет существенную роль, не только сказывается в непосредственной механической регуляции объемов жидких сред организма [Ванков, 1974], но и, очевидно, косвенно отражается на состоянии волюмрецепции.

Резюмируя изложенное, в почечном компоненте системной реакции организма на гравитационное воздействие в ортостатике можно выделить две основные, относительно самостоятельные системы регуляции. Первая (альдостерон - антидиуретический гормон - почки) направлена на выравнивание объема циркулирующей крови путем включения антидиуретического и антинатрийуретического рефлексов. Вторая (ренин - ангиотензин - кровообращение), изменяя тонус гладкой мускулатуры сосудов, нивелирует проявление гидростатического эффекта гравитации. Связующим звеном между этими системами служит

альдостерон. Такое тесное взаимодействие позволяет считать эти две системы, включая все их связи, одной компонентной функциональной системой.

При этом особо следует подчеркнуть, что мышечный компонент общего механизма компенсации гравитационной нагрузки синергичен с почечным в отношении антидиуретической реакции и регуляции кровообращения при ортостатической ориентации тела в пространстве. Это свидетельствует о тесном взаимодействии физиологических систем при осуществлении антигравитационной функции организма.

2.3. Система кровообращения и гравитация

Раздел физиологии и медицины, включающий исследования сердечно-сосудистой функции при различных положениях тела, пожалуй, наиболее обширен и охватывает большое число экспериментальных и клинических фактов. При этом следует иметь в виду особую проявляемость гидростатического эффекта гравитации в гемодинамике, что накладывает определенный отпечаток на строение и функционирование системы кровообращения. Особенно у человека, у которого в вертикальном положении тела, как отмечалось (см. Очерк 1), большая часть внутрисосудистого объема крови находится ниже уровня сердца. Этим человек резко отличается от большинства животных, даже жирафа, у которых большая часть крови находится на уровне сердца или выше его. Только у животных, способных занимать вертикальную позицию (медведь, горилла, кенгуру), наблюдается такая ситуация, когда около 70% крови локализуется ниже уровня сердца [Folkow, Neil, 1971]. Подобная же ситуация свойственна и низшим приматам (макакам, павианам), которые, помимо характерной для них полувертикальной статики, способны принимать вертикальную позу и при этом передвигаться [Данилова, 1979].

Практически нет ни одного показателя состояния сердечно-сосудистой функции, который не претерпевал бы направленных изменений при ортостатической ориентации тела в пространстве. Эти изменения связывают с проявлением действия силы тяжести, а ее гидростатический эффект давно определяют как гравитационный фактор в кровообращении [Пашутин, 1881; Hill, 1898; Иванов, 1959; Москаленко, Науменко, 1959; Москаленко и др., 1963, 1964; Москаленко, 1967; Савицкий, 1963; Guyton, 1963; Ditlein, 1964; Какурин, Катковский, 1966; Lamb, 1964; Карпман, 1965; Карпман и др., 1967; Бенуа и др. 1966;].

Физическая сущность и реальность общих проявлений влияния гидростатического давления в различных отделах артериальной и венозной системы представлены на рис. 2.4 (Рашмер Р., 1981) и рис. 2.5 (Гайтон А., 1969). Хорошо видно, что у стоящего человека градиент давления по вертикали от уровня сердца и до стопы составляет около 80-90 мм рт.ст. При этом по артериальной системе ниже уровня сердца нарастание его совпадает с осевой направленностью тока крови, а по системе нижней полой вены противоположно направленности венозного возврата к сердцу.

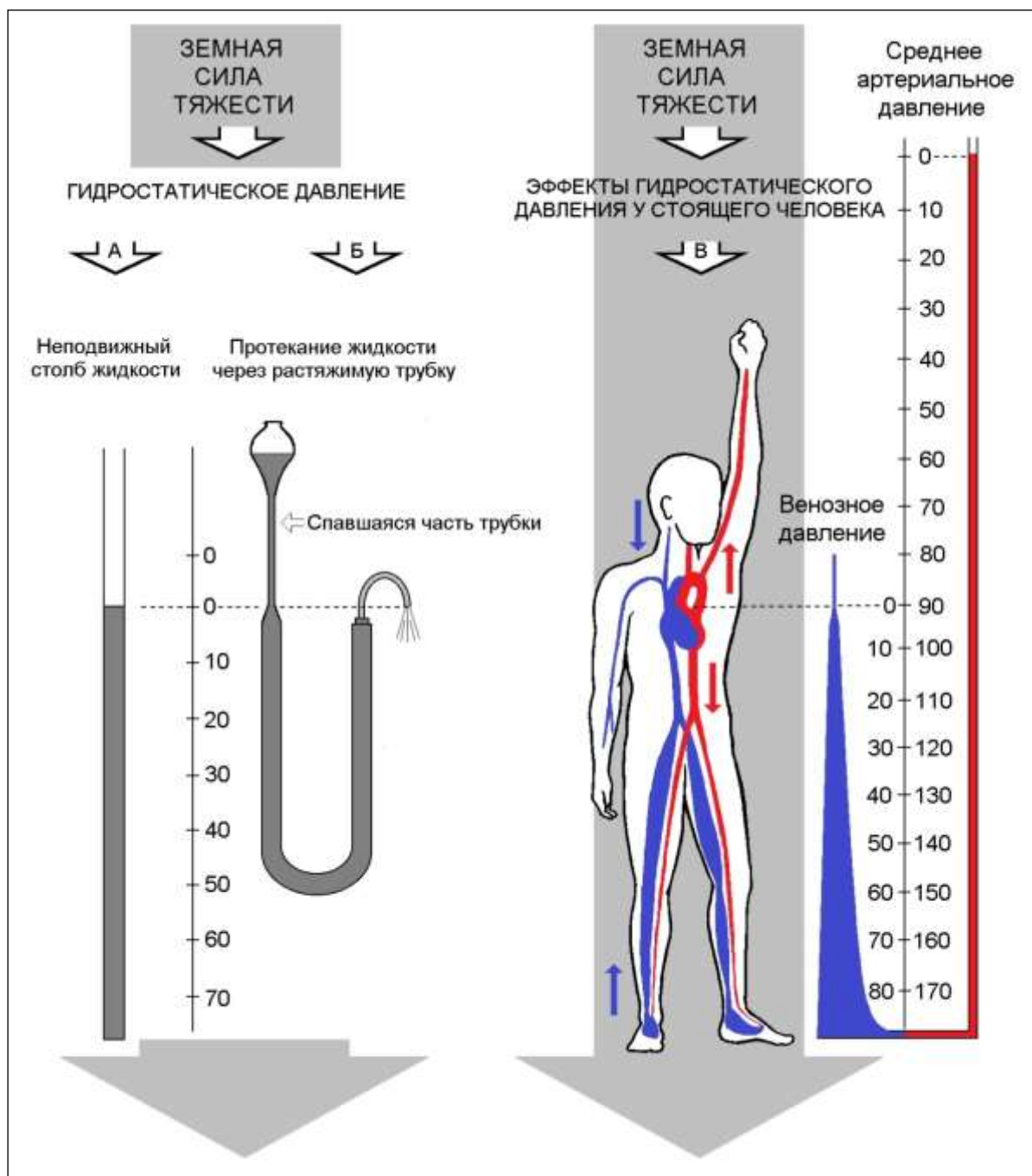


Рис. 2.4. Физическая сущность и эффекты гидростатического давления по Р. Рашмеру ([1981]).

А. Давление столба жидкости зависит от ее тяжести и расстояния по вертикали от точки измерения давления до мениска верхнего уровня жидкости.

Б. Заполненная жидкостью эластичная трубка растягивается только, пока внутреннее давление превышает наружное. Эти два давления точно равны в спавшейся части трубки.

В. У человека в вертикальном положении и артериальное и венозное давление на уровне стоп увеличиваются относительно давления на уровне сердца, измеряемого на плечевой артерии, примерно на 80 мм рт.ст. Если рука поднята выше головы, артериальное давление на уровне запястья равно примерно на 50 мм рт.ст. ниже от давления, измеряемого на плече опущенной руки, а эффективное венозное давление выше сердца меньше нуля.

Стрелки вниз – ток крови совпадает с направленностью гидростатического давления, стрелки вниз – ток крови против гидростатического давления.

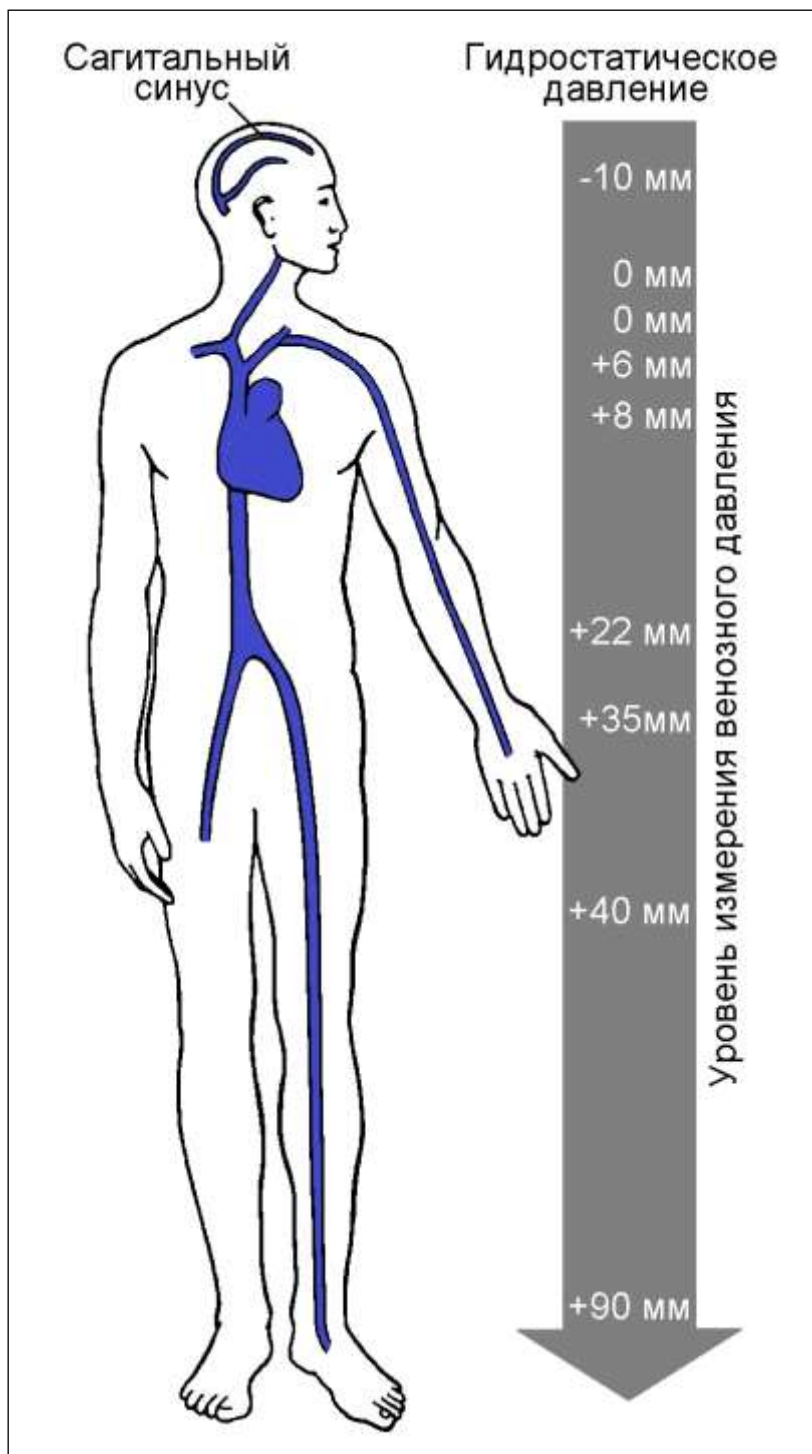


Рис. 2.5. Влияние гидростатического фактора на величину венозного давления в различных областях тела у человека в положении спокойного стояния по Гайтону (1969)

\Аналогичное распределение проявления гидростатического фактора определяется и при проведенных [Катков В.Е., 1987] прямых измерениях артериального и венозного давления в сосудах на разных уровнях по оси тела (табл. 2.1, рис. 2.6). Причем, в направленности градиентов давления четко проявляется значение положения тела по гравитационной вертикали. В противоположных положениях тела вверх и вниз головой направленность гидростатического градиента по отношению к вертикальной оси тела (току крови в магистральных сосудах) становится также обратной. Хорошо видно, что относительные (к

горизонтальному положению лежа) изменения давления крови в вертикальном положении тела вверх и вниз головой противоположно направлены.

Таблица 2.1.

Давление крови (мм. рт.ст.) в различных отделах сердечно-сосудистой системы человека при поструральных воздействиях по В.Е.Каткову (1987) с добавлениями (авт.).

Уровень и отдел сердечно-сосудистой системы	Головой вверх (угол наклона)			Лежа 0°	Головой вниз (угол наклона)		
	75°	30°	10°		10°	30°	75°
ШЕЯ Внутренняя яремная вена	3.0±0.6 (-63%)*	3.4±1.0	4.7±0.4	7.9±0.6 (100%)	12.6±0.8	21.5±1.3	32.2±1.7 (+300%)*
ГРУДЬ Правое предсердие: – а-волна – с-волна – у-волна – х-коллапс – у-коллапс – среднее	-0.2±0.5 -0.4±0.6 -0.4±0.5 -1.6±0.8 -1.3±0.4 -0.9±0.4 (-83%)*	2.3±0.4 1.7±0.5 1.7±0.4 0.3±0.4 0.6±0.4 1.3±1.1	5.7±0.6 5.2±0.6 4.6±0.6 2.6±0.5 3.1±0.6 4.2±0.6	8.0±0.7 7.3±0.7 6.7±0.7 3.5±0.8 4.6±0.8 5.8±0.7 (100%)	9.0±0.9 8.4±0.9 7.4±0.9 4.4±1.0 5.8±1.0 7.0±1.0	10.3±1.0 8.6±1.3 8.2±1.6 5.2±1.2 6.7±1.1 8.0±1.1	11.4±2.0 11.8±2.5 8.9±2.1 5.3±2.0 8.3±2.2 8.8±2.4 (+50%)*
Легочная артерия: – систолическое – диастолическое – среднее	13.1±2.1 6.7±1.3 9.5±1.6 (-36%)*	16.3±1±7 6.2±0.9 10.5±1.2	19.5±1.2 7.7±0.7 12.9±0.5	21.1±1.8 7.8±0.8 13.7±0.9 (100%)	23.2±2.4 9.2±1.9 15.6±2.4	26.4±2.7 11.6±2.0 17.0±2.4	27.2±4.1 11.6±2.4 17.6±2.9 (+29%)
Левый желудочек сердца: – систолическое – конечно-диастолическое	96.3±7.8 (-13%) 1.0±0.3 (-87%)*	106.3±7.4	110.8±5.0	110.0±3.2 7.8±0.6 (100%)	108.0±5.4	108.3±4.3	115.0±5.7 (+5%) 9.4±1.5 (+13%)
БЕДРО Артерия: – систолическое – диастолическое – среднее Вена	132.5±2.1 92.1±2.3 107.5±2.5 (+24%)* 16.1±0.8 (+129%)*	122.9±2.0 78.8±1.6 97.5±1.7	116.3±2.7 71.3±1.5 88.9±2.5	113.4±3.0 68.1±2.1 86.1±2.7 (100%) 6.8±0.4 (100%)	114.5±2.5 63.7±1.6 83.7±2.0	104.6±2.5 61.1±3.5 76.4±1.9	103.0±3.1 57.3±2.5 75.6±2.8 (-12%)* 1.3±1.0 (-83%)*
СТОПА Артерия: – систолическое – диастолическое – среднее Вена	210.0±4.0 162.9±3.0 182.6±2.4 (+119%)* 89.1±2.6 (+424%)*	175.7±4.1 114.3±2.0 131.9±2.7	145.0±4.2 80.4±2.7 100.6±3.3	125.4±4.6 65.0±1.5 83.4±2.4 (100%) 16.8±2.0 (100%)	114.1±3.4 44.8±1.7 65.6±2.4	71.5±5.7 13.8±1.3 30.1±1.6	24.5±5.0 -14.3±2.4 -1.3±1.7 (-101%)* -1.9±2.1 (-102%)*
Примечание. Знаком * и жирным шрифтом обозначены достоверные отличия давления крови в крайних положениях тела относительно положения лежа, принятого за 100%.							

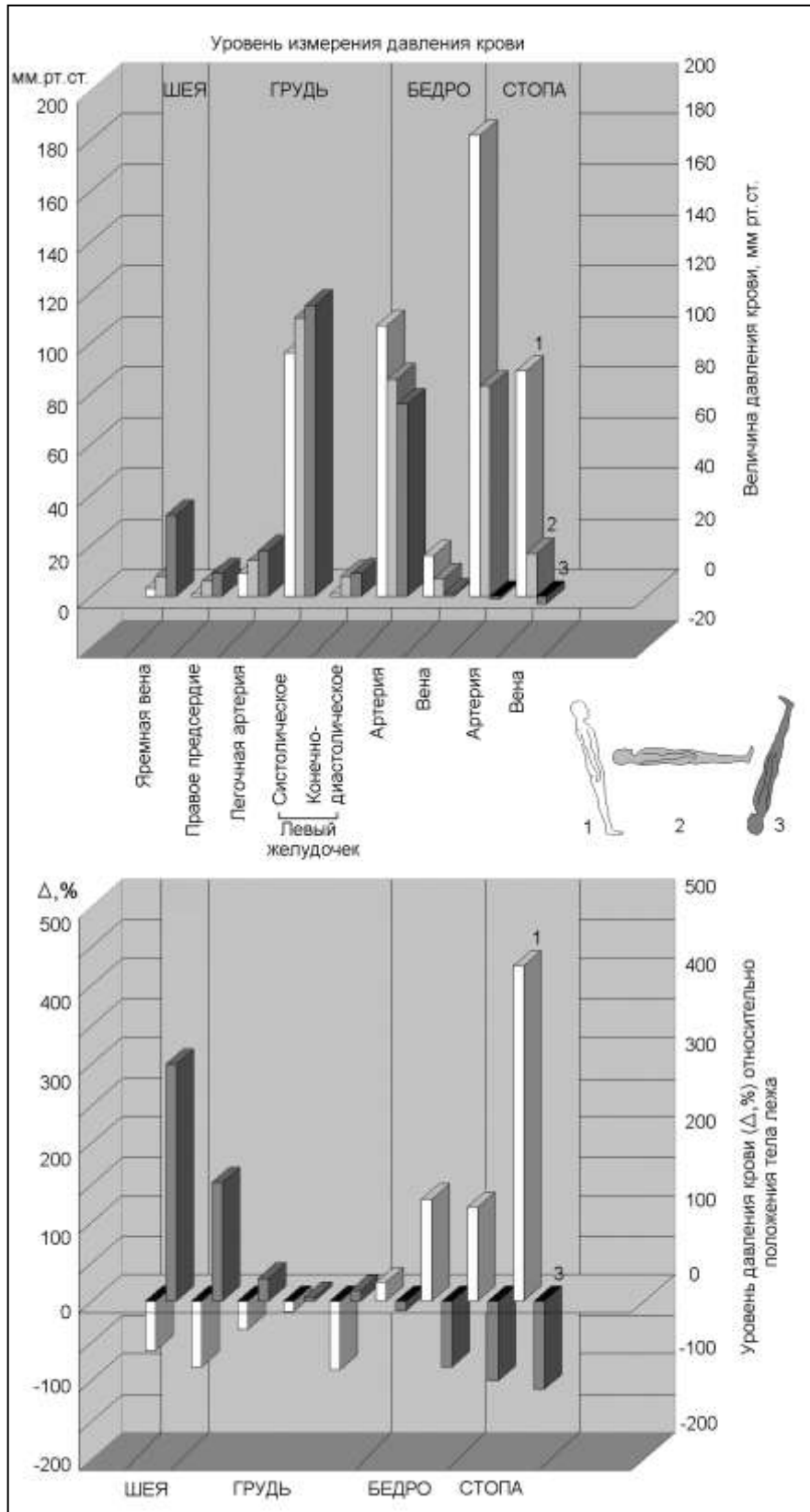


Рис. 2.6. Давление крови в различных отделах сердечно-сосудистой системы человека при изменениях положения тела (построено по данным Каткова, 1987).

Вверху – в мм рт.ст., внизу – изменения в % относительно уровня давления в положении лежа, принятого за 100%. Положение тела обозначено фигурками.

Противоположно направленными изменения давления крови в вертикальном положении тела вверх и вниз головой являются и при сопоставлении градиентов давления в сосудах выше и ниже уровня сердца в одном и том же положении (рис. 2.6, внизу). Это особенно выразительно видно и по данным (Rao S., 1963) измерений артериального давления на плече и бедре у йогов в положениях лежа, стоя на ногах и стоя на голове (табл. 2.2).

Таблица 2.2.

Систолическое (с), диастолическое (д) и среднее (ср) артериальное давление (АД, мм рт.ст.) в положении лежа, стоя на ногах и стоя на голове

Область измерения	АД	Лежа	Стоя на ногах	Стоя на голове
На плече	АДс	112	104	125
	АДд	73	75	90
	АДср	92,5	89,5	107,5
На бедре	АДс	120	213	19
	АДд	79	178	0
	АДср	97,5	195,5	9,5

Разнонаправленность вектора гидростатического градиента давления току крови в артериальных и венозных сосудах в положении стоя, а также несколько кратное различие в емкостных возможностях артериального и венозного отделов сосудистого русла ниже уровня сердца является основой хорошо известного феномена депонирования крови, т.е. исключения достаточного значимого объема крови из циркуляции. Иногда настолько значимого, что приводит к так называемой ортостатической гипотонии и крайнему ее проявлению – ортостатическому коллапсу. В рамках системной регуляции по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения понятно значение в данном феномене и состояния насосной функции сердца и артериальной циркуляции, а в рамках организменной регуляции – функциональной системы антигравитации и мышечной и других систем организма (Белкания Г.С., 1982).

Иногда высказывается весьма сомнительное представление о том, что «...поскольку гидростатическое давление накладывается как на артериальную, так и венозную ветви кровообращения, то разница между артериальным и венозным давлением на изменяется, а сила кровотока в тканях остается прежней» (Opitz H., 1984). Такое представление не более, чем формальное рассмотрение гидростатической ситуации кровообращения у стоящего человека. Достаточно обратиться к представленным выше данным по прямым измерениям давления крови (табл. 2.1), чтобы убедиться в существенных изменениях разницы между артериальным и венозным давлением, например, на уровне стоп у человека в горизонтальном положении лежа и в вертикальных положениях тела вверх и вниз головой.

И еще не менее важное замечание. Несмотря на однозначную физическую сущность гидростатического давления, его влияние, а тем более регулирование в целостном организме, в целостной сердечно-сосудистой системе осуществляется системно, поэтому он и определяется не просто как гидростатическое давление, а как гравитационный (гидростатический) фактор кровообращения. И очевидным подтверждение тому является проведенное исследование [Tauraginskii, Lurie, Agalarov, Kravchenko, Vorsuk, 2021; [https://www.jvsvenous.org/article/S2213-333X\(20\)30691-0/fulltext](https://www.jvsvenous.org/article/S2213-333X(20)30691-0/fulltext)], целью которого было оценить упругость соединительных волокон венозной стенки, считающейся основным фактором, способствующими повышению патологического натяжения стенки вен. В достаточно изящной постановке на специально разработанном устройстве *ex vivo* измерялась площадь внутреннего поперечного сечения и толщина стенки в трех фиксированных точках и натяжение стенок образцов не варикозных и варикозных вен (мини-флебэктомия) за 1, 2, 3, 5, 8 и 24 часа гидростатической нагрузки.

Было показано, что при длительной физиологической нагрузке гидростатического давления не наблюдалось повышения натяжения стенок ни «интактных» вен здоровых людей, ни «варикозных» вен. Это свидетельствует о принципиальном отличии автономного воздействия гидростатического давления на изолированный отрезок вены *ex vivo* от проявления его влияния в условиях целостного организма *in vivo* как гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения. Когда состояние вен зависит не только от состояния, собственно, венозной системы, а и всей циркуляторной системы – состояния сосудистой емкости, объема циркулирующей крови, взаимодействующей артериальной и венозной циркуляции, насосной функции сердца.

Наряду с этим сосудистая система проявляет не только функциональную, но и высокую структурную пластичность, четко ориентированную на разную проявляемость гидростатического фактора кровообращения, уже при внутриутробном развитии и в связи с изменившимися после рождения ребенка гидростатическими условиями. Отмечается, что у плодов в позднем периоде внутриутробного развития при головном предлежании имеется развитая система клапанов в венозных сосудах головного мозга и головы [Ванков, 1974], а также выраженный циркулярный мышечный слой [Naatanen, 1946]. После рождения, как хорошо известно, в системе верхней полый вены обнаруживаются лишь рудиментарные остатки клапанов, а с оформлением вертикальной статики клапаны формируются в системе нижней полый вены [Вальдман, 1964], тогда как в венозных сосудах головы и верхних конечностей они подвергаются известной редукции [Ванков, 1974]. Более подробно о структурных преобразованиях в различных системах организма, в частности в системе кровообращения, в связи с поэтапным формированием в онтогенезе системных реакций организма на земную гравитацию упоминалось выше.

Если гидростатические влияния настолько существенны, что приводят к определенным изменениям в структуре, то понятно, что и сама сердечно-сосудистая функция претерпевает определенную перестройку уровня регуляции и функционирования при переходе к ортостатическому положению тела.

В чем же заключаются основные особенности изменений сердечно-сосудистой функции в ортостатике, т. е. при максимальной проявляемости гравитационных влияний на организм? Прежде всего, это депонирование определенного объема крови (400— 500 мл) в системе сосудов нижней полый вены и вен нижних конечностей и «выключение» его из кровообращения в результате проявления гидростатического фактора гравитации [Thompson et al., 1967]. Последнее приводит к моментальному сокращению венозного возврата к правому сердцу и уменьшению объема наполнения его полостей, что соответственно отражается на показателях кардиодинамики [Карпман, 1965; Карпман и др., 1967; Карпман, Ларин, 1980; Георгиевский и др., 1967; Francis, Waldhausen, 1968; Paley et al., 1971; Маршалл и Шефферд, 1972; Фолков, Нил, 1976; Рашмер, 1981; Катков, 1987]. В результате уменьшения систолического объема сердца снижается артериальное давление. Данное явление можно расценивать и как результат относительного увеличения сосудистого резервуара. Деятельность сердечно-сосудистой системы направлена, с одной стороны, на выравнивание сдвигов, вызванных гидростатическими влияниями, а с другой — на установление уровня сердечно-сосудистой функции, соответствующего возросшим требованиям других систем организма в связи с активной ортостатической ориентацией тела в пространстве. Проявление такой регуляции — мобилизация функционального резерва кровообращения, выражающаяся в увеличении частоты сердечных сокращений, повышении тонуса сосудистой стенки (как артерий, так и вен), препятствующем проявлению гидростатики, сужению сосудов и включении артериовенозных шунтов с соответствующим уменьшением емкостного резервуара, а также в перераспределении объема циркулирующей крови. Важное значение в ортостатических реакциях имеют венозные сосуды, многоконтурная регуляция которых обеспечивает три функции: резистивную, емкостную и возврат крови к сердцу [Ткаченко, 1979].

Все отмеченные сердечно-сосудистые реакции в конечном итоге направлены на установление определенного уровня системного давления, как артериального, так и венозного, обеспечение минутного объема кровообращения и кровоснабжения всех систем организма соответственно изменившимся условиям его ориентации в гравитационном поле Земли. Определив эти изменения как первичную ортостатическую реакцию, сразу подчеркнем, что она носит фазовый характер [Бельтюков, 1961; Белкания, 1968]. Первая фаза отражает прямое проявление гидростатического фактора на гемодинамику и определяет исходную фоновую готовность сердца и сосудов к компенсации происшедших сдвигов. Эта фаза кратковременна и практически соответствует периоду перемены положения тела. Вторая фаза отражает активную компенсацию, которая характеризует функциональную способность собственно сердечно-сосудистой системы в общей системе регуляции обеспечивать антигравитационную функцию организма. О важности реализации этой функции свидетельствуют ортостатические гипотонии и коллапсы, наблюдаемые после разного рода воздействий, при разных функциональных состояниях и болезнях, а порой и без видимых причин.

Что же является первопричиной сдвигов, происходящих в системе кровообращения в ортостатике? Внести ясность в этот вопрос можно, исходя, прежде всего, из фазового характера сдвигов. Несомненно, что первая фаза полностью определяется гидростатическим фактором. В отношении второй – фазы активной компенсации мнения исследователей несколько расходятся. Это расхождение основано на том, что одни исследователи считают регуляцию сердечно-сосудистой системы по ортостатическому фактору автономной [Graveline, 1962], называя в качестве дополнительных механизмов компенсации сокращение мышц, механически препятствующее расширению сосудов, присасывающую силу дыхания и прочие факторы. Другие исследователи считают, что ортостатическая регуляция сердечно-сосудистой системы в определенной мере связана с сопряженной деятельностью других систем организма (мышечной, нервной и др.) и что в основе этого взаимодействия лежат моторно-висцеральные рефлексy [Могендович, 1957; Гейхман, Могендович, 1969]. В этой связи следует отметить, что отечественные авторы одними из первых подняли вопрос о роли постуральных реакций дыхания и кровообращения в физиологии и клинике, подчеркивая рефлекторную природу этих изменений [Цыбульский, 1879; Пашутин, 1881; Шапиро, 1881].

Исходя из представлений об автономной регуляции гидростатических сдвигов, в рецепторную зону этой регуляции включают синокаротидную, аортальную и сердечные рефлексогенные зоны. Некоторые исследователи считают возможным участие в этих реакциях и рецепторного аппарата венозной стенки. Другие же, не отрицая участия интероцептивного пути, подчеркивают значение проприоцептивной афферентной импульсации в механизмах позной регуляции сердечно-сосудистой системы. И те, и другие исследователи приводят серьезные доводы в подтверждение своего мнения.

Сложность однозначного определения решающего значения интероцептивного пути в ортостатической регуляции кровообращения связано с практическими трудностями экспериментального изучения интероцептивной деафферентации. Можно прервать нервный путь от аортальной, синокаротидной, сердечных рефлексогенных зон, но в отношении же остальных практически невозможно это сделать, не повредив эфферентных путей. При этом следует учитывать и то, что, например, синокаротидная деафферентация у людей лишь в остром периоде нарушает нормальную ортостатическую сосудистую реакцию, спустя две недели после операции наступает полная компенсация [Holton, Wood, 1965]. И экспериментальные данные [Катков, 1977] о регуляции кровообращения у собак при пассивной ортостатической пробе на фоне выключения каротидных синусов и ваготомии также свидетельствуют о том, что получить ортостатический коллапс за счет частичного нарушения рефлекторного контроля главных механорецепторных зон сердечно-сосудистой системы не представляется возможным. Правда, после нарушения рефлекторного контроля каротидных синусов снижение артериального давления сразу после перемены положения тела было все же более выраженным и практически отсутствовал его компенсаторный

подъем. Аналогичные сдвиги отмечались и при сочетанном выключении синокаротидной и кардио-аортальной зон.

Устранение «буферных» (барорецепторных) зон в первую очередь ухудшает переходные процессы, а главное назначение системы «барорецепторных» рефлексов состоит не в том, чтобы устанавливать некоторый определенный уровень артериального давления, а в том, чтобы минимизировать его отклонения при различных воздействиях [Cowley et al, 1973]. Именно поэтому, при вставании животного после денервации аортальной и синокаротидной зон артериальное давление падает на вдвое большую величину с замедлением компенсаторного повышения его более чем в четыре раза.

У лиц, перенесших симпатэктомию, лишь в первое время после операции отмечалась склонность к потере сознания и обморокам. Однако через несколько месяцев после общей симпатэктомии больные при вставании уже не теряли сознания [Guyton, 1963]. Этот факт с несомненной очевидностью свидетельствует не только о значении вегетативной регуляции в компенсации гидростатического фактора кровообращения, но и о высокой пластичности системы, обеспечивающей ортостатическую регуляцию функций, в частности сердечно-сосудистой системы. Значение вегетативной эфферентной регуляции вполне понятно, если иметь в виду, что в общем механизме антигравитационной функции и сама сердечно-сосудистая система является эффекторной.

В этом отношении представляют интерес данные, полученные при исследовании случаев недостаточности ортостатической регуляции, сопровождающейся развитием гипотонии и коллапса. Обобщая известные исследования, в том числе и самые последние [Romero-Ortuno, O'Connell, Finucane. et al. 2013; Low, 2015; Brignole, Moya, de Lange et al., 2018; Kalra, Anvi Raina a. Soha, 2020], отметим, что ортостатическая неустойчивость несет поликаузальный характер – она проявляется у гипотоников, людей астенической конституции [Luft, Euler, 1953; Коровин, 1969], при так называемых нейроциркуляторных дистониях [Соловьев, 1950; Молчанов, 1964; Вотчал, 1967], у гипертоников при лечении их ганглиоблокаторами и вне периода лечения [Эрина, 1954; Ланг, 1950; Мясников, 1965; Вотчал, 1967; Page, Dustan, 1969; Jurashek S.P. et al., 2019], при заболевании нервной системы - спинной сухотке [Spingarn, Hitzig, 1942; Nylin, Levander, 1948], множественной системной атрофии и болезни Паркинсона [Brignole, Moya, de Lange, 2018] и синингомиелии [Коровин, 1969], на фоне применения аминазина и наркотических средств [Зильбер, 1961; Афанасьев, 1963; Покк, 1963; 1965; Лычко, 1967; Белкания, 1982], симпатолитиков и адреноблокаторов [Машковский, 1960; Белкания, 1982].

Ортостатические расстройства кровообращения отмечаются при гипофизарной и надпочечниковой недостаточности, у инфекционных больных [Коровин, 1969], после длительной экспериментальной и вынужденной гипокинезии (Белкания, 1982), после обширной симпатэктомии, при межзачаточной-гипофизарной кахексии [Schellong, 1963; Popovici, Sahleanu, 1969], диабете [Miles, Hayter, 1968; Brignole, Moya, de Lange, 2018; Jurashek, Lipsitz, Beach et al., 2019], бульбарных параличах и миопатиях [Йонаш, 1968], гиповолемии [Корольков, 1970] и дегидратации, вызванной температурным воздействием [Kirsch et al., 1977], а также при нарушении симпатических центров в гипоталамусе, мозжечке или верхних отделах спинного мозга [Judson, 1952; Белкания, 1971], нарушениях нормального функционирования симпатической нервной системы [Ellis, Haynes, 1936; Stead, Ebert, 1941; Pruss, Johnson, 1967], поражениях вегетативных центров в гипоталамусе и продолговатом мозге [Nylin, Levander, 1948] и денервации каротидных синусов [Capps, Takats, 1938]. Экспериментальная вестибулярная и проприоцептивная деафферентация (кураризация, пересечение проводящих путей задних столбов спинного мозга) сопровождалась выраженным снижением ортостатической устойчивости [Белкания, 1968а,б, 1971].

Ортостатическая недостаточность кровообращения отмечается у больных с варикозным расширением вен и другими нарушениями венозного кровообращения и состояния стенки венозных сосудов [Краковский, Золотаревский, 1962; Ваврейн и др., 1962; Вотчал, 1967;

Шик и др., 1975], а также у больных с сердечной недостаточностью, анемиями и полицитемией [Хвилицкая и др., 1940; Abelman, Farreeduddin, 1967], а также у животных с экспериментальным инфарктом миокарда (Белкания и др., 1977; 1982), на фоне астенического синдрома и артериальной гипертензии (Белкания, 1982)..

Голод, недостаточное питание, физическая и психическая усталость, гипоксия и гипертермия, менструация и беременность — все эти факторы способствуют возникновению ортостатического обморока или коллапса [Йонаш, 1968].

Развитие ортостатической гипотонии или коллапса при вставании у больных, длительное время находившихся в постели, является давно известным в клинической медицине фактом [Ellis, Haynes, 1936; Spingam, Hitzig, 1942; Schneider, 1962]. Кроме того, нарушение ортостатической устойчивости у здоровых людей явилось одним из основных проявлений сердечно-сосудистых расстройств при длительной экспериментальной гиподинамии в условиях постельного режима [Ванюшина, 1963; Ванюшина, Панферова, 1967; Буянов, Писаренко, 1968; Генин, Сорокин, 1969; Королев, 1969; Пестов и др., 1969; Hyatt et al., 1969; Парин и др., 1970; Bohnn et al., 1970] или иммерсии [Graibiel, Clark, 1961; Ванюшина, 1963; Vogt, 1965; Vogt, Johnson, 1965], а в условиях наклонного вывешивания (Белкания, 1982), служащих моделями эффектов невесомости. Наконец, ортостатические расстройства кровообращения — одно из основных последствий длительного космического полета [Парин, Касьян, 1968; Bohr et al., 1968; Aschoff, 1968; Gregg et al., 1968; Коваленко, Васильев, 1971; Коваленко, 1974; Пестов, Гератеволь, 1975; Парин и др., 1974].

Как можно заключить из изложенного, состояния, при которых отмечается ортостатическая недостаточность кровообращения, разнообразны и связаны с нарушениями почти всех систем организма (Белкания, 1982). Значение нарушений в вегетативных центрах и их эффекторных путях понятно, так как последние служат конечным путем (если не учитывать сами исполнительные органы) ортостатической регуляции, каким бы не было ее начальное звено. Ряд других данных непосредственно указывает на зависимость ортостатической регуляции от функционального или патологического состояний других систем организма — нервной, мышечной, эндокринной.

Следует подчеркнуть, что большинство исследователей, рассматривая механизмы ортостатической регуляции сердечно-сосудистой системы, всегда упоминают о значении мышечной системы, акцентируя внимание на роли мышечного тонуса только как фактора внешнего давления, препятствующего расширению венозных сосудов и депонированию в них крови, и как своеобразного «мышечного насоса», способствующего передвижению крови против вектора гравитации. Исследователи моторно-висцеральных взаимоотношений последовательно рассматривают мышечную систему как начальное звено рефлекторной регуляции висцеральных функций (Могендович, 1957). Несомненно, что мышечная система — одно из основных звеньев, поскольку она участвует в ортостатической регуляции и как механический, и как нейрорегуляторный фактор.

Трудно представить себе, что при активной ориентации тела в пространстве ортостатическая регуляция висцеральных функций, в частности кровообращения, происходит автономно и независимо от функционирования основных систем организма, обеспечивающих ориентацию тела, — вестибулярной и мышечной систем с их выраженной гравирецепторной и антигравитационной функциями. В целом же координация функций животного организма при гравитационном воздействии в ортостатике обусловлена и моторно-висцеральными, и нейроэндокринными взаимоотношениями. Именно поэтому ортостатическая недостаточность кровообращения проявляется при самых разнообразных и не схожих между собой патологических и функциональных состояниях организма. Для оптимального обеспечения антигравитационной функции организма необходима системная целостность его состояния как в целом, так и по отдельным составляющим. Регуляция сердечно-сосудистой системы в ортостатике — частное проявление системно целостного механизма ориентации в гравитационном поле Земли.

Как можно было убедиться, в компенсацию гидростатического фактора кровообращения, помимо собственно сердечно-сосудистой системы, включаются и другие висцеральные системы (выделительная, дыхательная) со сложными регуляторными механизмами, включая нейроэндокринные. Начальным звеном этой компенсации служат интероцепторы сердечно-сосудистой системы. В этом и заключается основная роль интероцептивной регуляции - взаимосодружаемое включение всех возможных механизмов, направленных на выравнивание гемодинамических сдвигов. Данное обстоятельство обуславливает надежность эффекторного звена функциональной системы, обеспечивающей адекватный ответ организма на гравитационное воздействие в ортостатике: недостаточность какой-либо составляющей компенсируется соответствующим усилением функции остальных взаимодействующих систем регуляции.

В настоящее время стало уже классическим представление о гидростатическом перераспределении объема циркулирующей крови при ортостатическом положении тела [Guyton, 1963; Folkov, Neil, 1971; Коваленко, 1974; Пестов, 1975, 1979; Катковский и др., 1976; Савин, 1979; Карпман, Парин, 1980; Рашмер, 1981; Маршалл, Шефферд, 1982; Осадчий, 1982; Белкания, 1982]. Схематически его можно представить следующим образом. При переходе из горизонтального положения в вертикальное в сосудах, расположенных ниже уровня сердца, в результате нарастающего в направлении сердце-ноги градиента гидростатического давления происходит депонирование определенного (300—800 мл) объема циркулирующей крови, что особенно проявляется в системе емкостных сосудов нижних конечностей. Наряду с этим объем крови в системе сосудов от правого предсердия до основания аорты (центральный объем) уменьшается на 20% [Sjostrand, 1953; Shepherd, 1966; Thompson et al., 1967]. Связанное с гидростатическим эффектом снижение венозного возврата к сердцу приводит, даже в условиях хорошо компенсированного состояния, к уменьшению минутного объема сердца [Guyton, 1963].

Кроме того, у неподвижно стоящего человека под влиянием гидростатического давления наблюдается постепенное перемещение жидкости в нижние конечности, которое обусловлено усилением фильтрации жидкой части крови в результате повышения капиллярного давления [Atzler, Herbst, 1923; Gauer, Thron, 1965; Landis, Hortenstine, 1950; Waterfield, 1931; Folkov, Neil, 1971; Thron, 1977]. Возрастанию внесосудистого объема жидкости способствует и увеличение внутрисосудистого пространства в растягиваемых сосудах [Alexander, 1963, 1971; Thron, Kirsch, 1977], что также отражается на уменьшении притока к сердцу.

Описанные гемодинамические сдвиги - это проявление механических эффектов гравитации, на компенсацию которых направлены, прежде всего, собственно сердечно-сосудистые регуляторные реакции (увеличение частоты сердцебиений, повышение тонуса резистивных и емкостных сосудов). Кроме того, мышечная система, обеспечивающая активное состояние, создает определенные, внешние для гемодинамики физические условия, препятствующие проявлению гидростатического эффекта. Так, повышение тонуса мышц при стоянии [Gaucr, Thron, 1965] механически препятствует емкостному расширению сосудов, а периодические мышечные сокращения способствуют продвижению крови по клапанной системе емкостных сосудов в центральном направлении [Guyton, 1963; Folkov, Neil, 1971]. Кроме того, так называемый мышечный насос — наиболее эффективный механизм снижения не только венозного [Pollack, Wood, 1949], но и капиллярного фильтрационного давления, если кровоток в конечности не слишком велик и нет недостаточности венозных клапанов [Arnoldi, 1966a,b; Gauer, Thron, 1965; Krug, Schlicher, 1960].

Если бы проявления ортостатической недостаточности кровообращения были обусловлены только гидростатическим фактором, то, по-видимому, создание различных противодействующих условий должно было бы если не полностью компенсировать, то в значительной мере нивелировать наблюдаемые расстройства гемодинамики. Для оценки роли гидростатического фактора были реализованы три основные экспериментальные возможности: использование различных манжет и эластических бинтов, накладываемых на

конечности, применение противоперегрузочного костюма или эластического трико и, наконец, проведение ортопробы в условиях водной иммерсии.

Использование надувных манжет, противоперегрузочного костюма или эластического трико в ряде случаев эффективно, однако лишь частично предупреждает ортостатическую тахикардию и гипотонию после погружения в воду, постельного режима и пребывания в невесомости [Miller et al., 1964; McCally et al., 1966, 1968; Васильев, 1974; Пестов, 1979]. Аналогичное заключение [Bevegard, 1962] было сделано при использовании высотно-компенсирующей одежды у больных с ортостатической гипотонией. Как было показано [Шик и др., 1975], у здоровых людей при стоянии тугое бинтование нижних конечностей эластичным бинтом с последующим его удалением не приводит к каким-либо значительным изменениям уровня артериального давления и частоты сердечного ритма. Компенсирующий эффект бинтования проявляется лишь у больных с варикозным расширением вен.

Отсутствие характерных сердечно-сосудистых сдвигов при проведении ортостатической пробы в условиях водной иммерсии расценивается [Берг, 1965] как подтверждение значения гидростатики в поздних реакциях и объясняется сбалансированным внешним гидростатическим противодействием скоплению крови в сосудах нижних конечностей. На первый взгляд, такое заключение вполне логично. Однако при этом упускается из вида весьма важный момент: при ортостазе в условиях водной иммерсии отсутствует повышение тонуса мышц, характерное для поздней активности в обычных условиях. Именно в этой части рассуждения следует обратить внимание на тот факт, который, как правило, ускользает от внимания при рассмотрении гемодинамических сдвигов в ортостатике. Это перераспределение значительного объема циркулирующей крови, вызванное усилением кровотока в мышцах, обеспечивающих удержание тела в вертикальном положении [Гурфннкель и др., 1965].

Важно отметить, что усиление кровотока в мышцах отмечается не только при стоянии [Ваврейн и др., 1962; Gauer, Thron, 1965], но и при пассивном переводе в вертикальное положение. Так, например, при пассивной ортопробе мышечный кровоток повышался у собак [Катков, 1976]. И хотя кровоток в мышцах повышался менее выражение, чем снижался в коже, печени и селезенке, следует учесть большой объем мышечного «органа», поэтому перераспределение объема циркулирующей крови по всей мышечной массе было значительным. Даже небольшое увеличение кровотока в мышцах при физической нагрузке может играть важную роль в рефлекторной регуляции системного артериального давления, поскольку скелетные мышцы составляют почти 50% веса тела [Gregg et al., 1968].

Более выраженные изменения гемодинамики при стоянии [Stevens, 1966; Ward, 1966; Spodick, Lance, 1977] по сравнению с пассивным ортостатическим положением, несомненно, связаны с активным состоянием позно-тонических мышц и обеспечивающим его увеличением мышечного кровотока. Действительно, и при стоянии, и в пассивном ортостатическом положении гидростатический фактор одинаков, так что единственным дополнительным гемодинамическим фактором, требующим регуляторной коррекции, может быть перераспределение объема циркулирующей крови в сосудистую систему мышц. Возможно следующее возражение: при пассивном положении тела снижается эффективность внесосудистых факторов компенсации (мышечного насоса, присасывающего действия расширения грудной клетки и т. д.). Однако в таком случае именно при пассивном ортостазе в большей степени должны изменяться показатели, характеризующие систолический объем сердца, тогда как в действительности ударный объем сердца при стоянии уменьшается более значительно, чем на ортостатическом столе [Stevens, 1966]. Кроме того, и длительность периода изгнания, которая находится в прямой зависимости от систолического объема [Gobbato, Meda, 1956; Карпман, 1965], при стоянии уменьшается в значительно большей степени (70,5%), чем при пассивном ортостатическом положении (39%). Следует при этом подчеркнуть, что уменьшение длительности периода изгнания не связано с укорочением сердечного цикла, так как повышение частоты сердечного ритма и при обоих условиях было

вполне умеренным и соизмеримым и составило лишь 18,7% стоя, а на ортостоле - 12,6% [Spodick, Lance, 1977].

Таким образом, с одной стороны, повышение тонуса и усиление периодических сокращений мышц, прежде всего нижних конечностей, в ортостатике способствует венозному оттоку, а с другой — функциональное увеличение емкости сосудов мышц усиливает действие гидростатического фактора. Об этом, в частности, свидетельствуют наблюдения над спортсменами, у которых после бега, если они сразу останавливались и стояли на одном месте, наступало внезапное резкое падение максимального артериального давления вплоть до потери сознания [Иванов, 1959]. Данное состояние связано не столько с расширением сосудов брюшной полости, как представляется, сколько со значительным перераспределением крови в мышцы и увеличением емкости сосудов нижних конечностей, на фоне чего резко усиливался эффект гидростатической нагрузки. Именно поэтому участие всей мышечной массы в интенсивной физической работе принимается [Folkov, Neil, 1971] причиной самой большой нагрузки на сердечно-сосудистую систему.

Безусловно, усиление проявляемости гидростатического фактора у больных с варикозным расширением вен по сравнению со здоровыми людьми [Костенко и др., 1978] связано не только с ослаблением тонических свойств венозных сосудов, но и с изначально увеличенным объемом крови в емкостной системе сосудов нижних конечностей.

Если учесть, что уровень местного кровотока в работающей мышце увеличивается в 12—15 раз [Barcroft, Swan, 1953], то при общей массе скелетных мышц, равной 28 кг (у человека весом 70 кг), и исходном (в покое) объеме крови в мышцах 30 мл на 1 кг [Mellander, Oberg, 1967], что составляет 840 мл на всю массу мышц, гипотетический общий объем циркулирующей крови в мышцах при их напряжении может достигнуть громадных значений (10—12 л), что более чем в 2 раза превышает реальный общий объем циркулирующей крови в теле человека (5,5 л). По имеющимся данным [Folkov, Neil, 1971], уровень регионарного кровотока в скелетных мышцах при максимальной вазодилатации и градиенте давления около 100 мм рт. ст. может быть еще более значительным (20 л/мин), что в несколько раз превышает его уровень в других сосудистых регионах тела. Другими словами, мышцы представляют собой огромный резервуар для циркулирующей крови, и его функциональное заполнение при позно-тоническом напряжении мышц, несомненно, является одним из существенных факторов возмущения центральной гемодинамики.

Однако перераспределение объема циркулирующей крови в ортостатике происходит и активно. На основе представлений о регионарных и системных вазомоторных рефлексах [Хяутин, 1964; Хяутин и др., 1977] и авторегуляции миогенного тонуса [Folkov, Neil, 1971] такое перераспределение можно представить себе следующим образом (рис. 2.7).

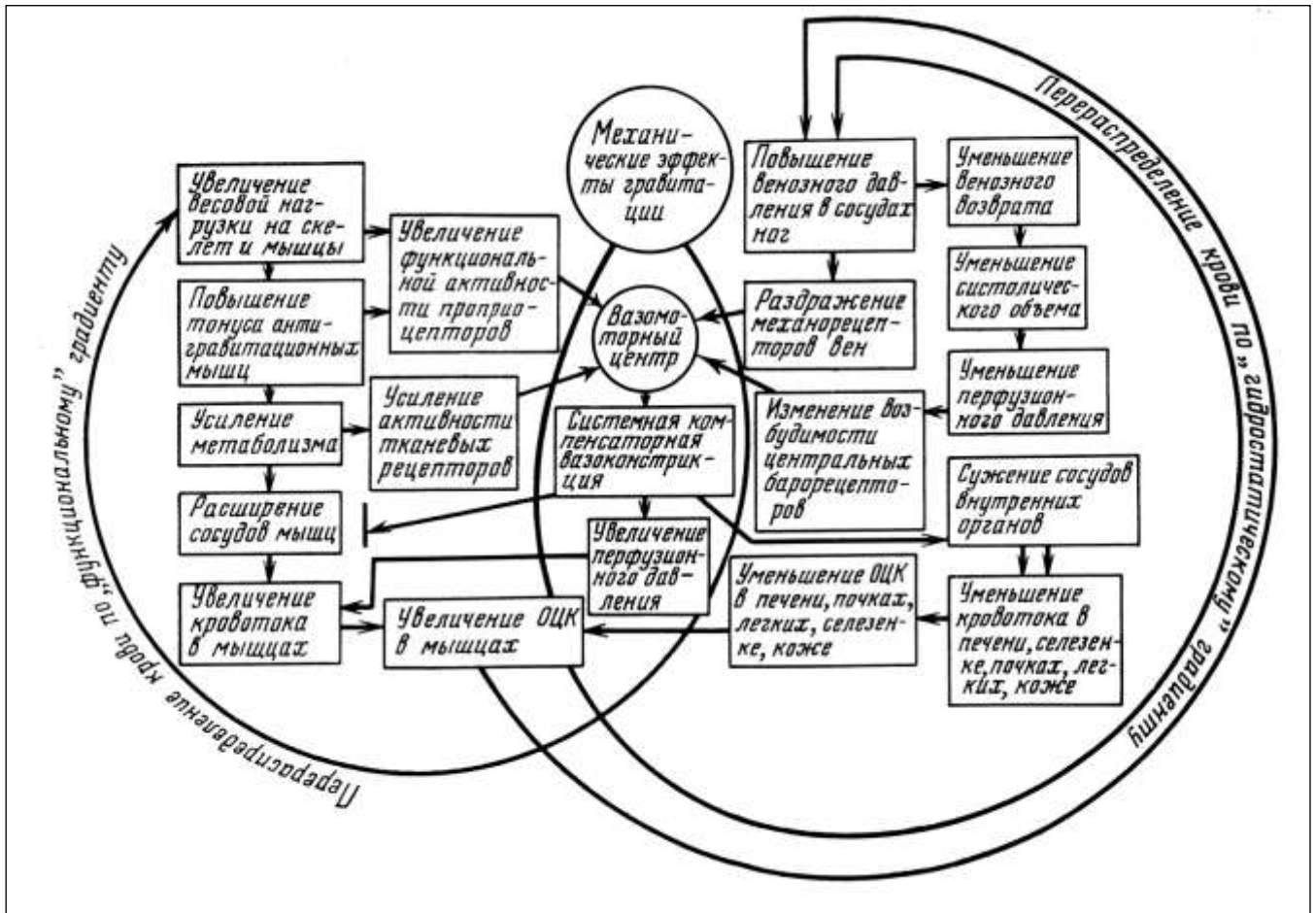


Рис. 2.7. Схема перераспределения объема циркулирующей крови в ортостатике (в положении стоя) по «гидростатическому» и «функциональному» градиенту (более подробно см. Белкания, 1982; <https://www.researchgate.net/publication/316158342>).

Направленность адаптации системы кровообращения к земной гравитации при прямохождении носит двойственный характер. С одной стороны, компенсируется депонированный по вертикальному (гидростатическому) градиенту давления объем крови в системе вен ниже уровня сердца. С другой стороны, те или иные условия прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе), сопровождаясь повышением общего обмена веществ и увеличением энергетических потребностей различных систем организма, и прежде всего скелетно-мышечной системы с ее гравирецепторной и антигравитационной функциями, требует соответствующего гемодинамического обеспечения, что сопровождается дополнительным перераспределением объема крови по «функциональному» («метаболическому») градиенту. Сложные функциональные взаимодействия между ведущими во взаимодействии с земной гравитацией системами – мышечной и сердечно-сосудистой схематически показаны на рисунке 2.7 (более подробно см. Белкания Г.С., 1982; <https://www.researchgate.net/publication/316158342>). Реальные и циркуляторные взаимодействия при осуществлении и в других перераспределительных регуляциях в обеспечении терморегуляторной и пищеварительной функции, гемодинамического обеспечения беременности, которую женщина вынашивает преимущественно в тех или иных

условиях прямохождения – сидя, стоя, при ходьбе [Белкания, Коньков, Диленян и др., 2017; 2018, 219].

При позно-тоническом напряжении мышц в результате изменения метаболизма наступает дилатация сосудов. Однако для кровоснабжения работающей мышцы недостаточно одного расширения сосудов, необходим и дополнительный объем крови. Именно поэтому в условиях целостного организма регулирование кровообращения принципиально не может быть ограничено пределами функционирования одного органа. Местный метаболический контур управления недостаточен для адекватного обеспечения мышечного кровотока, поэтому подключается второй контур - рефлекторный: выделение метаболитов → раздражение тканевых рецепторов → возбуждение вазомоторного центра → компенсаторная констрикция → обеспечение рабочей гиперемии [Хаютин, 1964]. Компенсаторная констрикция осуществляется и другим путем, по дуге сопряженных рефлексов, при раздражении основных механорецепторных рефлексогенных зон сердечно-сосудистой системы, а также на основе моторно-висцеральной регуляции. В результате взаимодействия авторегуляторных и системных механизмов происходит ослабление кровотока в других органах - коже, почке, селезенке и печени [Катков, 1976], почках [Mayerson, 1940; Epstein et al., 1951; Forsyth et al., 1968] и легких [Sjostrand, 1953; Костенко и др., 1953]. Мобилизованный таким образом дополнительный объем циркулирующей крови и перераспределяется в сосудистое русло мышц.

Важное значение в осуществляемой регуляции принадлежит явлению «вазомоторной автономии» [Хаютин, 1964], или «ускользания» [Катков, 1976] расширенных сосудов мышц от центральных нервных констрикторных влияний. В основе данного явления лежат биофизические свойства сосудов (увеличение радиуса просвета, уменьшение жесткости стенки), а также участие в перераспределительных регуляциях эндотелиальной функции.

Исходя из развиваемого представления о двухконтурном перераспределении крови при стоянии (см. рис. 2.7), следует отметить, что широко используемое в настоящее время в космической медицине воздействие отрицательного давления на нижнюю половину тела [Васильев, 1974; Пестов, 1979] хотя в определенной мере и моделирует гидростатическое перераспределение крови, однако не отражает реального перераспределения объема циркулирующей крови, наступающего при стоянии. В связи с изложенным в ортостатике следует учитывать две взаимодействующие составляющие перераспределения крови: по вертикальному (гидростатическому) градиенту давления в сосудистом русле, расположенном ниже уровня сердца, и по «функциональному» («метаболическому») градиенту в сосудистом русле мышц, особенно разгибательных.

Именно совместное действие этих двух факторов определяет направленность компенсаторных ортостатических реакций и лежит в основе наблюдаемых гемодинамических расстройств. При этом важно отметить, что если гидростатическое давление на протяжении всего периода воздействия остается постоянным, то уровень кровотока в мышцах зависит от степени напряжения антигравитационной мускулатуры при стоянии. В свою очередь, от уровня кровотока в мышцах зависит и проявляемость гидростатического фактора. Кроме того, мышечный насос, о котором упоминалось выше, в ортостатике при увеличивающемся кровотоке в мышцах перестает быть эффективным механизмом снижения капиллярного фильтрационного давления в сосудах нижних конечностей.

В связи с изложенным представлением правомерно предположить, что ослабление ортостатической устойчивости после воздействий, сопровождающихся снижением функциональных возможностей мышечной системы, например, после гипокинезии или пребывания в невесомости, связано с более высоким гемодинамическим запросом позно-тонической мускулатуры, функционирующей при стоянии с большим напряжением. Последнее может быть связано как с уменьшением мышечной массы, так и со снижением силовой и статической выносливости (антигравитационных) мышц, особенно нижних конечностей [Степанцов и др., 1974], и трудностями поддержания вертикального положения

тела [Бряннов и др., 1976]. Подтверждением этому могут служить данные о том [Соколкин, 1970], что энергозатраты у лиц с плохой ортостатической переносимостью в несколько раз превышали таковые у людей с хорошей ортостатической устойчивостью. Конечно, следует учитывать и то, что при атрофических процессах ослабление «задерживающих сил» жировой, мышечной и опорной тканей приводит к усилению подвижности внеклеточной жидкости и способствует возникновению ортостатических отеков даже без сложных расстройств регулирующих объем механизмов [Beatty et al., 1948; Keys et al., 1950; Керпель-Фрониус, 1959].

Направленность компенсаторной реакции системы кровообращения при стоянии носит двойственный характер. С одной стороны, компенсируется депонированный по вертикальному (гидростатическому) градиенту давления объем крови в системе вен ниже уровня сердца. С другой стороны, активное ортостатическое положение, сопровождаясь повышением общего обмена веществ и увеличением энергетических потребностей различных систем, организма, прежде всего антигравитационной мускулатуры, требует соответствующего обеспечения их со стороны кровообращения, что сопровождается дополнительным перераспределением объема крови по «функциональному» («метаболическому») градиенту. В связи с этим становится понятным, что, помимо своего автономного механизма регуляции, сердечно-сосудистая система должна обладать двухсторонними связями с другими системами, что и осуществляется в пределах общего механизма системной регуляции организма под действием гравитационного фактора.

2.4. Функциональная система антигравитации

Подводя итог анализу данных литературы, следует обратить внимание на детерминированное взаимодействие физиологических систем организма при осуществлении активной ориентации тела в пространстве. Представляется, что наиболее вероятным принципом организации такой простой и очевидной функции, как удержание тела в вертикальном положении, а в более широком понимании - ориентация всего организма со всеми его системами и органами в гравитационном поле Земли, является функциональная система, которую мы определяем как функциональную систему антигравитации (ФСА, рис. 2).

Еще в 1907 Шеррингтон [Sherrington, 1940] году высказал мнение, что мышечные позные реакции отражают преодоление организмом сил гравитации и осуществляются функциональной системой, направляемой конечным результатом ее деятельности - ориентацией тела в пространстве. Совершенно четкие и направленные постуральные изменения функционирования и других физиологических систем, а также необходимость сопряженного усиления их функции в соответствии с увеличением статической и динамической нагрузки на скелетно-мышечную систему в ортостатике определяют своевременность и правомочность расширения представления о функциональной системе, обеспечивающей адекватный ответ целостного организма на земную гравитацию. Это в определенной мере согласуется с представлением о взаимодействии афферентных систем [Орбели, 1949], под которым, в частности, понимается пластическая функциональная системность в работе анализаторов, участвующих в анализе пространственных отношений и в установке тела в пространстве [Комендантов, 1959; Газенко, Гюрджиан, 1967]. Однако представление о системной функциональной организации механизма ориентации целостного организма в гравитационном поле не может быть до конца понятно лишь на основе установочных рефлексов в их классическом понимании, хотя именно афферентные и эфферентные механизмы этих рефлексов во многом определяют организацию функциональной системы антигравитации.

Понято, что без преодоления гравитационных сил любая активная деятельность организма невозможна. Гравитация - это постоянно действующий фактор внешней среды, а свойства отдельных систем организма, приспособительные в своей основе и направленные

на преодоление и нивелирование механических эффектов гравитации, могут быть определены как антигравитационные. В этом смысле конечным результатом деятельности организма являются преодоление и компенсация гравитационных влияний, выражающиеся в активной и устойчивой ориентации целостного организма в гравитационном поле Земли. Все системы организма, на которых более или менее отражаются механические эффекты гравитации, обладают и соответствующими приспособительными структурными и функциональными свойствами. Ведущую роль при этом играют скелетно-мышечная и циркуляторная системы. Антигравитационная функция первой из них направлена на поддержание тела в пространстве, а второй - на нивелирование и компенсацию гидростатических влияний.

Антигравитационными свойствами обладает и функция внешнего дыхания (Белкания, 1975, 1982; Тычкова, Диленян, Белкания, 2013). С одной стороны, они проявляются в позной регуляции, направленной на преодоление веса грудной клетки и установление вертикальной позы, с другой - в компенсации гидростатических эффектов в кровообращении. В отношении выделительной системы, в частности, почечной, проявляемость механических эффектов гравитации носит менее выраженный и косвенный характер. Однако значение почечного компонента регуляции в осуществлении компенсации гравитационного влияния в ортостатике достаточно существенно [Белкания, 1972]. И, конечно же, системы гуморальной регуляции, непосредственно не подверженные влиянию механических эффектов гравитации, определенным образом перестраивают свое функциональное состояние при вертикальном положении тела.

Поддержание тела в вертикальном положении - процесс активный и динамический [Гурфипкель и др., 1965], требующий, как это было показано выше, существенных энергозатрат, а поэтому изменения функционирования основных физиологических систем должны быть определенным образом взаимосвязаны. Об этом, как показывают данные литературы, свидетельствуют направленные и взаимообусловленные функциональные сдвиги во всех физиологических системах организма в условиях ортостатики. Именно взаимодействие и взаимообусловленность и объединяют физиологические системы в один функциональный комплекс, оптимально обеспечивающий конечный результат - активную и устойчивую ориентацию организма в гравитационном поле Земли, на фоне которого и происходит вся его многообразная деятельность.

На рис. 2.8 представлена схема функциональной системы, обеспечивающей адекватный ответ организма па действие земной гравитации [Белкания, 1982]. Гравитационное окружение ($+G_z$) воспринимается полимодальной (вестибулярная, проприоцептивная, интероцептивная) гравирецепторной системой, трансформирующей механическое раздражение в нервное возбуждение. Основными гравирецепторами являются проприоцепторы, отолиты и интероцепторы (баро- и волюмрецепторы), непосредственно воспринимающие гравитацию как механический раздражитель. Однако данное определение гравирецепторной системы будет неполным, если не включить в его понятие «гравитационной вертикали» [Gerathewohl, Ward, 1960]. Восприятие гравитационной вертикали является психофизиологической надстройкой гравирецепторной системы, обусловленной деятельностью зрительного анализатора на основе взаимодействия его с системами проприоцептивного и вестибулярного восприятия гравитационного окружения.

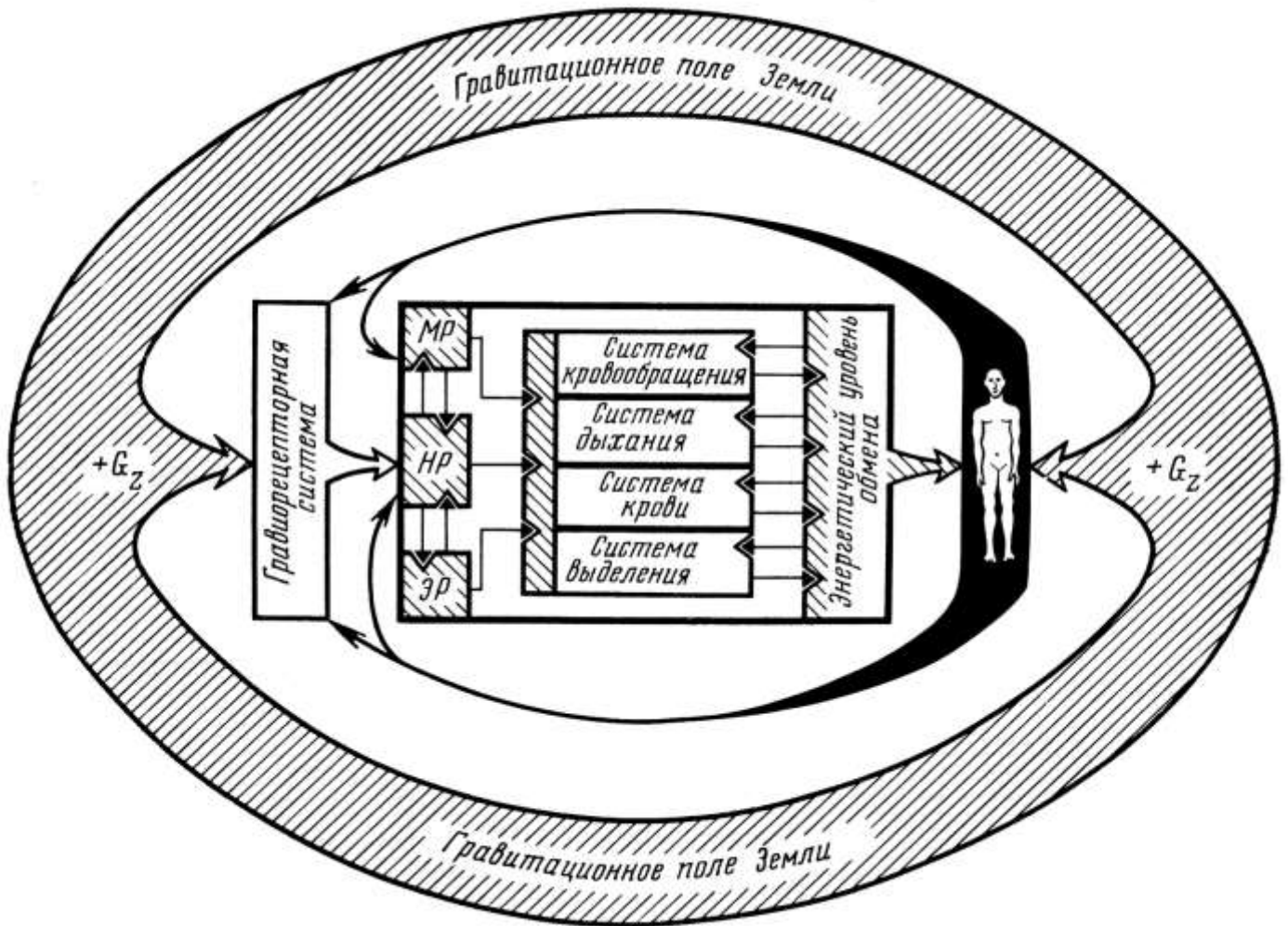


Рис. 2.8. Схема функциональной организации системной адаптации организма к земной гравитации – функциональная система антигравитации (ФСА).
 МР – мышечная регуляция, НР – нервная регуляция, ЭР – эндокринная регуляция.

Разномодальная гравирецепторная афферентация конвергирует в центральную нервную систему, на уровне которой, согласно общей теории функциональных систем [Анохин, 1970], обеспечивается, пользуясь понятийным аппаратом этой теории, афферентный синтез, принятие решения и формирование акцептора результатов действия.

Эфферентные механизмы ФСА, прежде всего, обеспечивают активную ориентацию животного организма за счет перераспределения мышечного тонуса - повышается тонус экстензорной (антигравитационной) мускулатуры. Помимо этого, включением автономной неспецифической регуляции первично компенсируются гидростатические сдвиги в циркуляторной системе и других внутренних средах организма. Данный результат был бы недостаточен, если бы не формирование обратной афферентации (проприоцептивной и интероцептивной), информирующей, во-первых, систему о достижении результата и, во-вторых, перестраивающей функционирование всех ее компонентов соответственно возросшим энергетическим потребностям организма, и в первую очередь его мышечной системы и кровообращения.

На примере сердечно-сосудистой функции можно убедиться, что автономная (но типу саморегулирующего механизма компенсация гидростатических сдвигов), включая и

структурные приспособления, еще недостаточна для осуществления завершенной системной реакции целостного организма на гравитационное воздействие. Ориентация тела в пространстве, как процесс активный и динамичный, предъявляет дополнительные требования к системам обеспечения, в частности к системе кровообращения. Вторичное изменение уровня регуляции сердечно-сосудистой системы по гравитационному фактору обеспечивается обратной афферентацией. Ведущее значение в ее формировании принадлежит проприоцептивной системе, важное значение имеет и баро- и волноорецепторы циркуляторной системы. На рисунке обратная афферентация обозначена круговой зачерненной стрелкой.

Детерминированное ориентацией тела в пространстве взаимодействие афферентных систем лежит в основе изменения функционального состояния всех физиологических систем, направленного на оптимальное обеспечение функций организма при усилившихся гравитационных влияниях в ортостатике. Конечный результат этих изменений – устойчивое поддержание тела и повышение энергетического обмена, соответствующее энергозатратам в вертикальном положении.

ФСА гетерогенна по компонентному составу, но однородна по своей функциональной архитектонике, в которой завершенная ориентация тела в гравитационном поле (результат) является доминирующим фактором, определяющим стабильную организацию системы. Каждый компонент данной системы не функционирует самостоятельно, а подчиняется общему плану функционирования системы, направляемого получением полезного результата [Анохин, 1968, 1970]. Поэтому выделенные нами компоненты — нервная регуляция (НР), мышечная регуляция (МР), эндокринная регуляция (ЭР), системы кровообращения, выделения, дыхания и крови - это органические звенья, «субсистемы» обширной кооперации, объединенные общей направленностью в обеспечении оптимального функционирования организма в гравитационном поле Земли.

При этом следует подчеркнуть особое значение мышечной регуляции. С одной стороны, проприоцептивная афферентная система является первично граворецепторной, а с другой - она служит основным каналом обратной афферентации, информирующей ФСА о достижении конечного результата, в реализации которого мышечная система играет ведущую роль. Если к тому же учесть и широкие моторно-висцеральные влияния, то особое выделение мышечной регуляции в ФСА, по нашему мнению, достаточно обосновано. Поэтому в предлагаемой схеме МР наряду с НР и ЭР выделены в центральное регуляторное звено функциональной системы. Этим мы хотели выделить значение опорных реакций во взаимодействии организма с гравитационным окружением и в функциональной организации системных приспособительных реакций.

В вертикальной позе организм продолжает находиться под влиянием гравитационного окружения, что на схеме подчеркнуто правой стрелкой (+G_Z). В связи с этим становится понятным, что граворецепторная система продолжает функционировать в режиме восприятия гравитационного раздражения, а проприоцептивный компонент ее, помимо граворецепторной функции, начинает работать как основной канал обратной связи, информирующий центральные уровни регуляции и системы обеспечения о любых возмущениях в позе. Это обеспечивает постоянную и своевременную подстройку ФСА и отражает ее динамические свойства. Значение и необходимость обратной связи обусловлены и тем, что на фоне вертикальной позы формируются произвольные формы двигательной деятельности — ходьба, бег, прыжки и другие, более сложные и дифференцированные. Все они характеризуются определенными изменениями гравитационных влияний, требующими соответствующей коррекции со стороны как систем регуляции, так и систем обеспечения. В данном случае в качестве основного канала обратной связи используется проприоцептивная афферентная система, с которой на центральном уровне регуляции взаимодействуют и другие афферентные системы, включая и интероцептивные. С включением механизма обратной связи и его функциональной реализации завершается формирование ФСА.

ФСА - жизненно важная система, так как, формируясь под влиянием постоянно действующего фактора внешней среды - гравитации, она обуславливает базовое функциональное состояние организма, на фоне которого проходит вся его многообразная двигательная, трудовая и психическая деятельность. Если к тому же учесть, что она является системой эволюционно и онтогенетически формируемой, то становится понятным, что ФСА - необходимое приобретение животного организма и существеннейшее отражение его развития и жизнедеятельности. Это находит свое выражение в филогенезе — в соответствующих специализированных структурных преобразованиях различных систем и органов. Эволюционная направленность функциональной организации системной реакции организма на гравитационный фактор четко прослеживается и в ходе онтогенеза.

В изложенном представлении о принципах взаимодействия организма с гравитационным окружением подчеркивается значение мышечной системы как одного из основных структурных компонентов ФСА. В связи с этим опорная реакция представляет собой проявление основной активной связи первого порядка организм – среда (гравитационное окружение). Эта связь в пределах функциональной системы подчиняет и организует реальные и возможные связи второго порядка (интероцептивное восприятие гидростатического и механического эффектов гравитации, зрительное восприятие гравитационной вертикали и др.).

Представление о ФСА позволяет систематизировать обширный фактический материал, касающийся изменений функций животных организмов под влиянием гравитации, и дать аналитическую характеристику имеющимся и разрабатываемым моделям в области гравитационной биологии. Кроме того, представление о ФСА, по-видимому, представляет собой прогрессивную теоретическую конструкцию, позволяющую изучать причинно-следственные отношения организма с гравитационным окружением и проявления этих отношений в функциональной характеристике различных систем организма.

ОЧЕРК 3.

Эволюция сердечно-сосудистой системы и гравитационный фактор кровообращения.

Филогенетическая модель адаптации к земной гравитации.

Природа проста и она не изобилует излишеством причин.
Исаак Ньютон

Мы не в состоянии избавиться от силы тяжести и поэтому навсегда останемся невежественными относительно ее роли в эволюции.

Ч. Дарвин

...даже гении не всегда бывают пророками. *От авторов*

3.1. Общая характеристика филогенеза сердечно-сосудистой системы

Эволюционный процесс, продолжающийся уже несколько сотен миллионов лет, привел к огромному разнообразию живых существ, освоивших все среды биосферы - океан, сушу и атмосферу. Проблема диалектики исторического и индивидуального в развитии организмов всегда занимала центральное место в биологических исследованиях. Подход к исследованию с позиций фило- и онтогенеза оказывает существенную помощь в правильном понимании функциональных особенностей тканевых и органных систем высокоорганизованных животных и вскрывает общие и частные закономерности их структуры. Плодотворность эволюционного подхода особенно ярко проявляется при изучении тех систем, которые регулируют и координируют основные процессы жизнедеятельности, осуществляя приспособление к внешним условиям существования животных.

Если историческая последовательность появления представителей основных типов современных животных и освоения ими различных сред обитания в основном известна и принимается всеми биологами, то причины, приведшие к появлению тех или иных групп животных и конкретные механизмы изменения природы организма этих животных в процессе эволюции менее ясны. Очевидно, что изменение формы в процессе эволюции - лишь одно на внешних проявлениях в сложной цепи детерминированного процесса, протекавшего в животном организме, существенным звеном которого являются физиологические и биохимические регуляции. Несомненно также, что лишь на основе изучения особенностей эволюции формы организмов нельзя понять основных закономерностей эволюции животных. В связи с этим продолжают исследования физиологических и биохимических процессов, обеспечивавших жизнедеятельность новых форм животных организмов во взаимодействии с биотическими и абиотическими факторами внешней среды.

В понимании морфологических и функциональных особенностей гомеостаза в филогенезе важно представление о биологическом значении планетной силы тяжести [Бровар, 1960; Коржуев, 1971, 1976; Смитт, 1975; Thompson, 1961]. Гравитации существовала всегда и эволюция всех организмов на Земле протекала при ее постоянном и всепроникающем воздействии. Каким же образом планетная гравитация, как один из важнейших физических факторов, включалась в эволюционный процесс, следствием которого явилось образование существующего сообщества животных организмов?

Постепенный переход живых существ от водной среды обитания к земноводному и

наземному образу жизни привел к относительному усилению влияния гравитации на организм. Имеющиеся сравнительные морфологические и физиологические данные свидетельствуют о том, что эволюция наземных позвоночных животных была бы невозможной без развития соответствующих различным условиям гравитационного окружения (вода, воздух, суша) морфологических и функциональных адаптаций, которые и обеспечили возможность существования животного организма в условиях планетной силы тяжести [Бровар, 1960; Thompson, 1961; Жеденов, 1962; Коржуев, 1964, 1965, 1971; Савин, 1979].

Появление наземных животных - особый этап эволюции позвоночных, который по масштабам изменения природы организма, изменения имевшихся и возникновения новых морфологических структур и регуляторных форм адаптации превосходит все другие этапы. При этом фундаментальная перестройка организма в связи с переходом в условия, где действие сил гравитации проявляется в максимальной степени, отразилась в направленных структурных и функциональных преобразованиях костно-мышечной, нервной, дыхательной и сердечно-сосудистой систем, системы крови и водно-солевого обмена [Barnett, Harrison, Tomlinson, 1958; Бровар, 1960; Кацитадзе, 1968; Савин, 1970; Коржуев, 1970; Gillian, 1972; Алмазов и др., 1976; Белкания, 1982; Наточин, 1984]. В конечном итоге все эти преобразования отражали основную направленность естественного отбора, в процессе которого обеспечивалось оптимальное приспособление животных организмов к земной гравитации и реализация прежде всего их многообразной позной и двигательной активности [Коржуев, 1964, 1965]. Развитие антигравитационных механизмов и аппарата движения вообще, повышение энергетического обмена, возникновение теплокровности и рост общей энергетике организма и особенно кровообращения сопровождалось совершенствованием механизмов нервной и гуморально-эндокринной регуляции, сосудодвигательной иннервации, усложнением деятельности сердечной и вазомоторной функции спинного мозга, а вместе с тем поставило их в большую зависимость от головного мозга [Смиттен, 1972; Хаютин, Сониная, Лукошкова, 1977].

Наиболее подвержены действию гравитации жидкие среды организма (гидростатический эффект). В условиях относительно пониженного влияния гравитации на животный организм в водной среде обитания, где нивелируется градиент гидростатического давления в циркуляторной системе, развитие сердечно-сосудистой системы определялось в большей мере увеличением двигательной активности, а, следовательно, повышенным запросом кислорода тканями организма. Незамкнутая кровеносная система с перистальтическим сердцем, обеспечившая возможность равномерного тока крови с необходимой скоростью для создания наиболее оптимальных условий обмена веществ на уровне "капилляр - клетка", является в то же время системой со сравнительно низкой производительностью и сложна для регулирования. Уже на ранних этапах эволюции у моллюсков появляются мышечные мешки - прообразы сердец, а также примитивное системное сердце и добавочные сердца у беспозвоночных форм водных животных. Параллельно появлению структурно выраженного сердца происходит формирование замкнутой циркуляторной системы сосудов (рис. 3.1). Это обеспечило, в связи с прогрессивным совершенствованием двигательной системы животных организмов, требуемое увеличение скорости кругооборота крови [Conte, Wagner, Harris, 1963; Altman, Dittmer, 1971; Проссер (ред.), 1978; Поединцев, 1983; Москаленко, 1985], его возрастание в период активности и снижение в период покоя.

С возникновением структурно выраженного сердца и замкнутой системы сосудов прогрессивно развивалась и система регуляции, которая на начальных этапах выражалась в формировании специфической чувствительности гладкомышечной ткани сосудов к биоактивным веществам. На этой основе в дальнейшем сформировала собственно гуморальная и нервная регуляция сердечно-сосудистой системы. Возникновение сердца и замкнутой системы сосудов привело к увеличению среднего уровня давления жидкости в циркуляторной системе [Проссер (ред.), 1978; Шошенко, 1981; Мазуркевич, Тюкавин, 1984].

В дальнейшем, начиная с миног, отмечается объединение отдельных сердец в единое, состоящее из двух камер, образование. Это обеспечило необходимые гемодинамические условия для повышения энергетического запроса мышц с увеличением скорости передвижения. В целом, сердечно-сосудистая система водных позвоночных (рыбы) достигла высокой степени совершенства соответственно условиям освоенной этими животными водной среды обитания [Проссер (ред.), 1978; Шошенко, 1981; Мазуркевич, Тюкавкин, 1984; Москаленко, 1985].

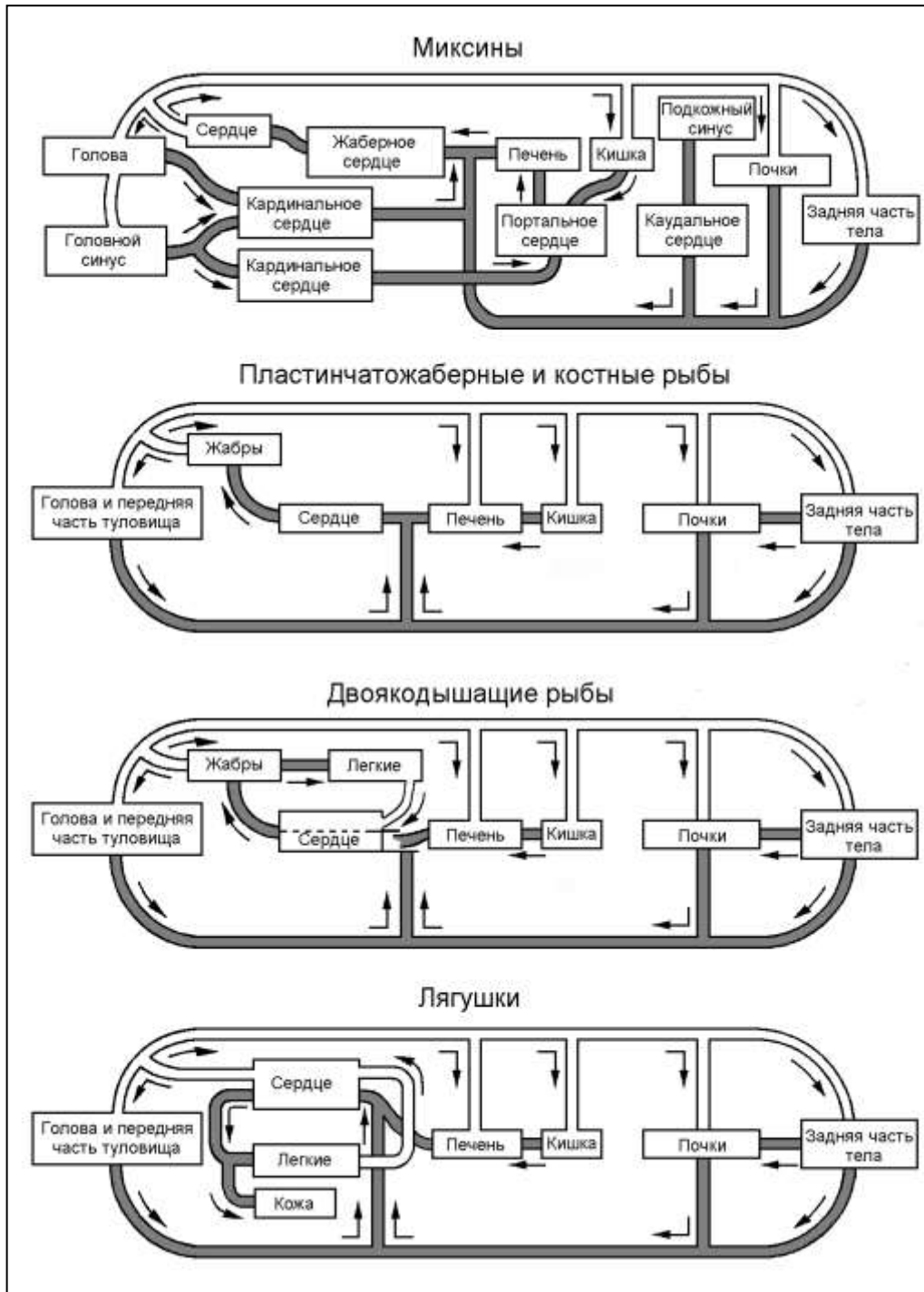


Рис. 3.1. Основные схемы кровообращения у разных классов позвоночных по Шмидт-Нильсону (1982).

Темным цветом обозначены потоки венозной крови, белым – артериальной крови, обогащенной кислородом.

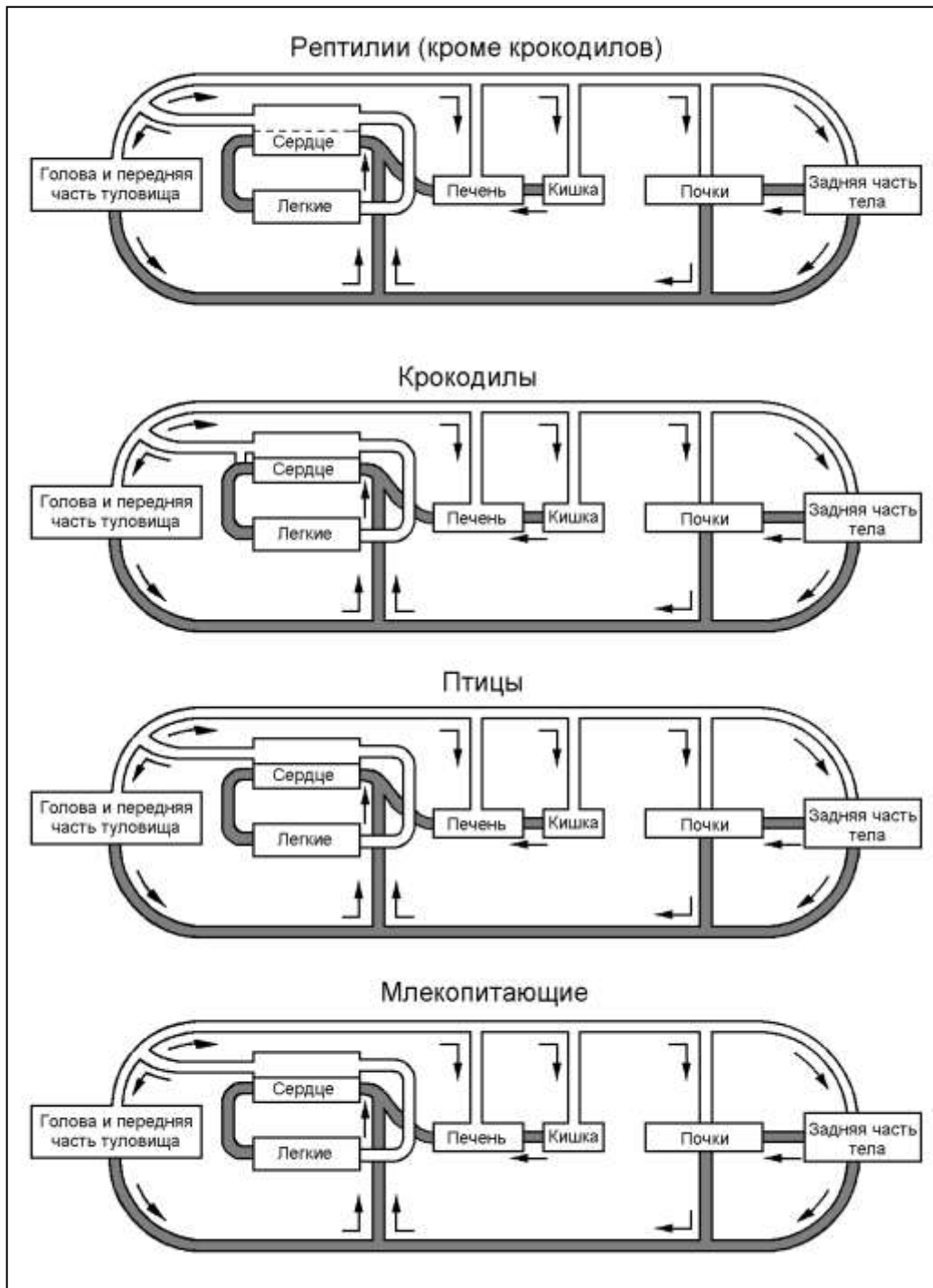


Рис. 3.1 (продолжение). Основные схемы кровообращения у разных классов позвоночных.

На определенном этапе эволюции животного мира появились амфибии - первые выходцы на сушу среди позвоночных животных. Переход от водного к наземному образу жизни в основном рассматривается как один из важнейших этапов, сопряженный с необходимостью глубокой перестройки организма, в первую очередь органов, ответственных за дыхание и движение. Однако следует отметить, что появление наземных позвоночных часто рассматривается как событие, не более примечательное, чем появление

рыб, рептилий или других групп животных, то есть как явление относительно рядового масштаба. Суть же вопроса в том, что самое существенное в появлении наземных позвоночных животных связано и определяется переходом в существенно другие условия гравитационного окружения [Thompson, 1961; Коржуев, 1971, 1976; Савин, 1979; Мазуркевич, Тюкавин, 1984]. Не будет преувеличением утверждение, что для обеспечения жизнедеятельности организма в этих условиях, предъявивших значительно более высокий энергетический запрос в связи с относительно усилившимся гравитационным воздействием, вся филогенетическая направленность наблюдаемых структурных и функциональных преобразований в животном организме была ориентирована, прежде всего, на преодоление сил гравитации.

В этом отношении весьма показательны данные по изменениям энергообмена в процессе онтогенеза хвостатых амфибий. В частности, у аксолотля (водной формы) и амблистомы (наземной формы) уровень энергетических затрат при переходе от водного к наземному образу жизни возрастает примерно вдвое [Tucker, 1970; Коржуев, 1971]. Собрано достаточное количество фактов, подтверждающих, что увеличение гравитационного влияния на организм усиливает общий уровень энергетических показателей обмена [Smith, 1976, 1978], помимо необходимых энергетических затрат для поддержания и функционирования всех органов и тканей организма [Doba, Reis, 1974; Gillian, 1972; Коржуев, 1971; Шмидт-Ниельсон, 1987].

Гравитация навязывает дополнительные энергетические затраты, и общая интенсивность метаболизма складывается из интенсивности, определяемой площадью поверхности тела, и определяемой энергетическими затратами на существование в поле земного притяжения [Economos, 1979; Pace, Smith, 1981]. И поэтому совершенствование и увеличение двигательной активности наземных позвоночных в условиях относительно усилившихся гравитационных влияний (вес тела, гидростатический эффект) было бы невозможным без формирования антигравитационной функции практически по всем системам и организма в целом [Коржуев, 1965; 1971, Бьюстранд (ред.), 1980; Белкания, 1982].

Формирование сердечно-сосудистой системы наземных животных шло одновременно и параллельно по двум направлениям. Первое – обеспечение увеличившихся в связи с усилением влияния гравитации энергозатрат организма. Второе – преодоление гидростатического перераспределения жидких сред в направлении вектора гравитации. Последнее менее актуально для земноводных и пресмыкающихся, которые были буквально "распластаны" на поверхности суши. Но локомоция, при которой тело животного приподнялось над поверхностью опоры на четырех ногах, уже создала условия для гидростатического перераспределения крови ниже уровня сердца. Особую актуальность гидростатический (гравитационный) фактор кровообращения приобрел у гигантских форм рептилий в связи с большим увеличением размеров тела и, особенно, с возникновением у них бипедальной локомоции и полувертикальной позы статики [Romer, 1966; Смитт, 1975; Seymour, 1976; Ostrem, 1978; Белкания, 1982].

Увеличение массы тела предъявило высокие энергетические требования, и, прежде всего, со стороны мышечной системы, а усиление гидростатических влияний создало чрезвычайно трудные условия для функционирования кровообращения. При этом следует иметь в виду недостаточно совершенную систему терморегуляции и регуляции водного баланса у рептилий. Вполне допустимо предположение, что именно в связи с этим у гигантских рептилий функциональный резерв кровообращения и терморегуляции оказался недостаточным, чтобы обеспечить выживание видов с данной формой локомоции в существенно изменявшихся на протяжении эволюции условиях внешней среды. Следует отметить, что из всего класса рептилий эволюционно развились и сохранились как виды животные с трех- и четырехкамерным сердцем, ведущие полуводный образ жизни (черепахи, крокодилы), а также прогрессивно развившаяся ветвь рептилий – птицы с четырехкамерным сердцем (см. рис 3.1).

Ретроспективно трудно установить прямую последовательность преобразования сердца в процессе эволюции в связи с действием гравитационного фактора, но исторически результат однозначен – естественный отбор в условиях усилившегося влияния гравитационных вел успешно прошли те виды животных, у которых сформировалось четырехкамерное сердце и произошло полное разделение кровообращения на два круга. Такой ароморфоз явился необходимым условием для успешной реализации этими видами полной свободы передвижения в гравитационном пространстве. Просто двухкамерного сердца для прогрессивного развития птиц и млекопитающих, наиболее приспособившихся к земной силе тяжести и освоивших сушу и воздух, было недостаточно. При этом относительная (по отношению к массе тела) масса сердца в филогенетическом ряду уменьшается [Шмидт-Ниельсен, 1987] при параллельном увеличении его производительности.

Появление трехкамерного сердца было первым шагом к образованию малого круга кровообращения с двумя последовательно соединенными и, в отличие от беспозвоночных, синхронно работавшими сердцами. Это явилось важным этапом эволюции системы кровообращения. Формирование межжелудочковой перегородки и образование в конечном итоге четырехкамерного сердца, представлявшего собой как бы два последовательно соединенных спаренных (предсердия-желудочки) насоса, обеспечило надежность синхронной работы возникшего такого структурного объединения. Именно синхронизм сокращений правого и левого сердца определил наиболее благоприятные условия для использования переменной составляющей артериального давления для возврата крови к сердцу и создал особый вид ее потока, снижающего эффективное гидродинамическое сопротивление сосудистой системы [Корнева, 1965; Москаленко, 1985; Чижевский, 1959].

В процессе эволюционного преобразования сердечно-сосудистой системы, наряду с централизацией структурной организации кровообращения и его регуляции, достаточно четко отмечается уменьшение относительной величины внутрисосудистого и минутного объема крови [Шошенко, 1975; Селезнев, Вашетина, Мазуркевич, 1976; Проссер (ред.), 1978; Тюкавин, 1981; Мазуркевич, Тюкавин, 1984], сочетавшегося с возрастанием ее кислородной емкости за счет появления и увеличения содержания в крови пигментов, обладавших сродством с кислородом [Коштоянц, 1950; Коржуев, 1968; Проссер (ред.), 1978; Шмидт-Ниельсен, 1982]. И именно гравитации придается важное значение в такой направленности эволюционного преобразования системы крови и ее гемопоэтической функции [Коржуев, 1964, 1965, 1971, 1973].

Кислородная емкость крови, как известно, определяется количеством в ней гемоглобина и эритроцитов. В сравнении с водными позвоночными у наземных животных достаточно четко прослеживается нарастание общего количества эритроцитов с увеличением их активной поверхности и продолжительности жизни. При этом, увеличение концентрации гемоглобина в эритроцитах сопровождалось повышением кислородной емкости крови наземных позвоночных по сравнению с водными с 6-8 об.% у рыб до 19 об.% у млекопитающих, то есть увеличилось почти в три раза. В ходе эволюции сродство дыхательных пигментов к кислороду и концентрация гемоглобина (Hb) увеличивается в ряду: рыбы - 1,5-2, земноводные - 3, пресмыкающиеся - 4, птицы и млекопитающие - 11-20 г Hb на кг массы тела [Проссер (ред.), 1978; Мазуркевич, Тюкавин, 1984]. Увеличилась и системная артерио-венозная разница по кислороду: от приблизительно 2 об.% у холоднокровных до 5-6 об.% у млекопитающих. При этом, суммарное потребление кислорода у млекопитающих стало в 30-50 раз выше, чем у холоднокровных с той же массой тела [Коржуев, 1964, 1971; Проссер (ред.), 1978; Шмидт-Ниельсен, 1982].

Приведенные данные в полной мере отражают резко увеличившиеся энергозатраты в условиях наземного образа жизни, важнейшей составлявшей которого является энергетическое обеспечение преодоления сил гравитации [Бровар, 1960; Tucker, 1970; Коржуев, 1971; Смитт, 1975]. Рыбам, обитающим в среде, где действие сил гравитации ослаблено, достаточно того гемоглобина, который синтезируется в почках и селезенке, тогда как у наземных животных в эритропоэз включаются и скелет и мышцы [Коржуев, 1971;

Проссер (ред.), 1978]. У рептилий, хотя и незначительно, но также повышается потребность в увеличении кислородной емкости крови, что отразилось в повышении содержания гемоглобина по сравнению с рыбами. Однако у птиц и млекопитающих - теплокровных животных, значительно более многообразная двигательная активность которых реализуется в «полном» гравитационном окружении, в связи с возросшей поэтому энергоемкостью, потребность в увеличении кислородной емкости крови и артерио-венозной разницы по O_2 стала значительно большей.

Представляют интерес следующие данные, иллюстрирующие влияние гравитации на потребление кислорода тканями млекопитающих в зависимости от веса тела в ряду животных: мышь – крыса – кошка – собака – человек потребление кислорода тканями неуклонно снижается. Однако с дальнейшим увеличением веса тела в сравнительном ряду животных от человека до слона потребление кислорода начинает возрастать так же резко, как ранее понижалось. В связи с этим высказывается мнение [Шошенко, 1975, 1981; Белкания, 1982] о вынужденной напряженности окислительных процессов у наземных позвоночных в связи с необходимостью приспособления к силе тяжести. Возможно, поэтому у крупных млекопитающих сохраняется высокий уровень тканевого дыхания. Потребление кислорода в тканях крупных млекопитающих в 2-3 раза выше, чем того требует "закон поверхности тела".

Можно полагать, что на определенном этапе развития крупных форм животных сила тяжести из-за критического уровня влияния гидростатического фактора становится непреодолимым препятствием для дальнейшего увеличения протяженности и емкости кровеносной системы, и тогда вновь развиваются механизмы, обеспечивавшие усиление тканевых механизмов утилизации кислорода в крови. Важным эволюционно предшествовавшим этапом оптимального обеспечения кислородного обмена в тканях организма, как отмечалось выше, явилось разделение оксигенированного и неоксигенированного потоков крови с формированием четырехкамерного сердца, малого и большого кругов кровообращения.

Одним из эволюционных направлений развития сердечно-сосудистой системы, как отмечалось выше, явилось уменьшение внутрисосудистого объема крови. Так, у млекопитающих и птиц объем крови составляет около 7-10% массы тела, а у животных с незамкнутой циркуляцией от 30% до 50% [Шошенко, 1975; Проссер (ред.), 1978; Тюкавин, 1981]. В ходе эволюции возрастает показатель общего периферического сопротивления сосудов, составляющий у амфибий и рептилий соответственно 14.8 и 26.6 $\text{кПа}\cdot\text{с}\cdot\text{мл}^{-1}$, у млекопитающих – 73.8, а у человека - 107 $\text{кПа}\cdot\text{с}\cdot\text{мл}^{-1}$ на 100 грамм массы тела [Мазуркевич, Тюкавин, 1984]. Уменьшение внутрисосудистого объема крови и развитие периферических механизмов, направленных на компенсацию силы тяжести, в определенной степени нивелирует проявление гидростатического перераспределения крови в сосудистой системе.

Уменьшение объема циркулирующей крови в процессе приспособления к наземному образу жизни сопровождалось увеличением скорости кровотока, составляющей у лягушек 0,3 кругооборота в минуту, у крыс и собак 2-5 и у человека 3 кругооборота [Проссер (ред.), 1978]. Увеличение объемной скорости кровотока достигается за счет увеличения производительности сердца и, главным образом, в связи с увеличением частоты сердечных сокращения. При этом, у млекопитающих, по сравнению с рыбами, амфибиями и рептилиями, отмечается четкое преобладание симпатических реакций над парасимпатическими [Хлопин, 1961; Хаютин, 1964; Корнева, 1965].

Важно отметить, что хотя с увеличением размеров и массы тела абсолютные значения ударного и минутного объема крови (МОК) прогрессивно возрастают (рис. 3.2), однако величина сердечного выброса, приведенная к единице массы тела (СИ, $\text{мл}/\text{кг}$), в сравнительном ряду животных неуклонно снижается. Причем, наиболее существенно эта направленность проявляется на филогенетическом этапе перехода к наземному образу жизни [Проссер (ред.), 1978].

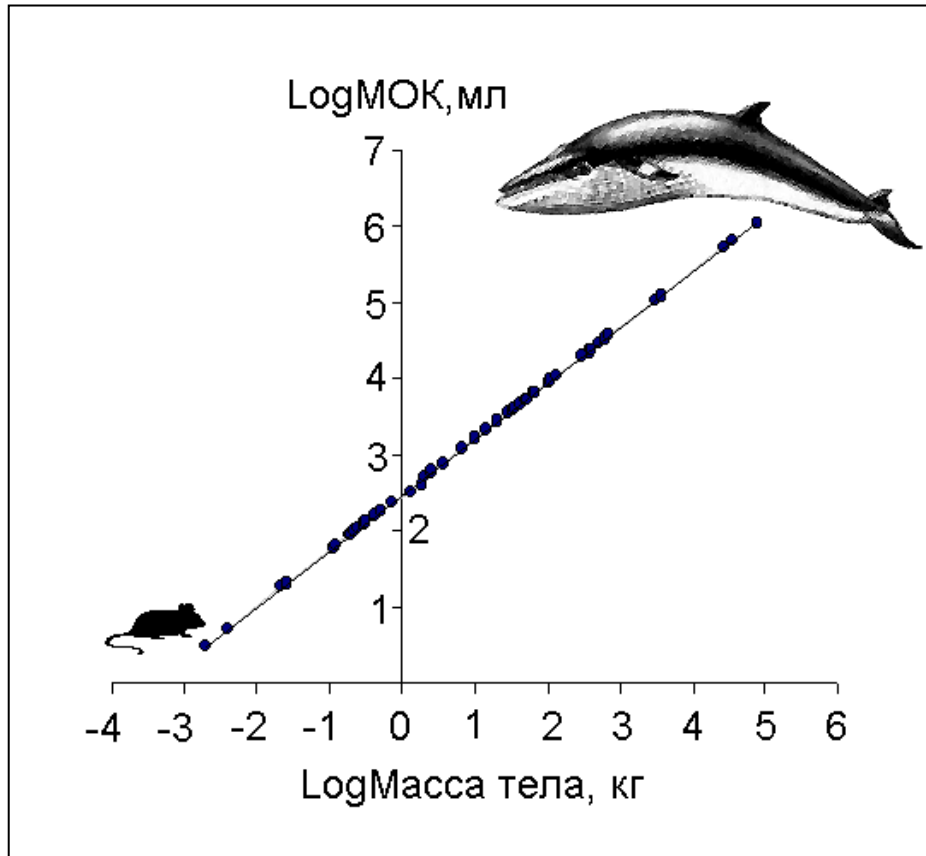


Рис. 3.2. Логарифмическая зависимость минутного объема крови (МОК, мл) от массы тела (кг) в ряду млекопитающих от этрусской мыши (с массой 0.002 кг и МОК - 3.1 мл) до кита (с массой 75 000 кг и МОК – 1 123 564 мл). Построено по сводным данным [Проссер (ред.), 1978; Власов, Окунева, 1992]

Так, если по приведенным данным на рис. 3.2 МОК от этрусской мыши (3,1 мл) и до кита (1 123 564 мл) совершенно четко увеличивался, то его распределение на единицу массы тела по СИ (в мл/кг) не менее четко уменьшалось – с 1550 мл у мыши и до 15 мл на кг массы тела у кита. У человека величина СИ занимает промежуточное положение и составляет примерно 60-70 мл на кг массы тела. Соответственно увеличению массы тела и сердца увеличивалась и общая производительность насосной функции сердца по минутному объему крови (МОК, мл). Однако, при этом в системе обеспечения кислородом тканей работа за счет развития дополнительных механизмов (контуров) кислородного обеспечения тканей (гемоглобин, усиление активности тканевых механизмов по артерио-венозной разнице) насосная функция сердца в приведенном линейном ряду млекопитающих по массе тела и сердца в состоянии покоя оптимизировалась. Это отражалось обратной зависимостью между массой тела и систолическим индексом по массе тела ($СИ_m$, в мл на кг), при этом возрастала экономичность насосной функции сердца с соответствующим увеличением резервных возможностей при обеспечении, прежде всего, двигательной активности.

Такая филогенетическая направленность изменений сердечного выброса четко воспроизводится в онтогенезе человека [Власов, 1985] параллельно адаптации к относительно усиливающемуся влиянию гравитационного (гидростатического) фактора на кровообращение при поэтапной реализации антигравитационных реакций и освоении прямохождения (см. в Очерке 4).

Совершенствование гомеостатических механизмов в эволюции позвоночных животных сопровождалось и соответствующим развитием сосудодвигательной иннервации. В сравнительном ряду позвоночных наблюдается усложнение архитектоники, увеличение

плотности сосудистой иннервации и повышение концентрации катехоламинов в терминальных отделах адренергических аксонов [Леонтьева, 1966; Смиттен, 1972; Конради, 1973; Говырин, Букинич, 1974; Алмазов и др., 1976].

Прогрессивное усложнение нервного аппарата кровеносных сосудов в филогенезе отражает усиление рефлекторных влияний на сосудистую систему, на функционирование которой гравитационный фактор оказывает весьма существенное влияние. В ходе эволюции гладкомышечные элементы сосудистой стенки не претерпели существенных изменений. Микроциркуляторное русло, в силу ускользания из-под непосредственного влияния силы тяжести, практически идентично у животных, стоящих на различных ступенях филогенеза [Шошенко, 1975; Говырин, 1977]. Поэтому возможность более эффективно осуществлять перераспределение объемов крови, в том числе и при компенсации гидростатического фактора кровообращения, и реализовывалось за счет совершенствования нейрогенного контроля состояния сосудистой емкости [Хаютин, 1982; Мазуркевич, Тюкавин, 1984].

Так, плотность адренорецепторов в артериях млекопитающих намного выше, чем у земноводных [Хлопин, 1961; Говырин, Букинич, 1974], плотнее иннервирована и емкостная часть сосудистой системы [Трон, Кириш, 1977]. С необходимостью оптимального обеспечения нейрогенного контроля и регуляции кровообращения связывается формирование главных рефлексогенных барорецепторных зон сердечно-сосудистой системы – аортальной и синокаротидной [Смитт, 1975; Бравков, Бершадский, 1978; Bagshaw, 1985].

Проведенный анализ данных показывает, что регуляция по гравитационному фактору кровообращения является важнейшим, хотя и не единственным, фактором усиления прессорных и симпатических характеристик регуляции сердечно-сосудистой системы в филогенезе. При этом, усиление вазоконстрикторных реакций емкостных и резистивных сосудов, несомненно, явилось необходимой составляющей сердечно-сосудистой регуляции, направленной на компенсацию проявления гравитационного фактора кровообращения [Смитт, 1975; Тюкавин, 1981; Белкания, 1982].

3.2. Реакция сердечно-сосудистой системы на ортостатическое воздействие у животных разных видов

Важное место в рассмотрении вопроса об эволюционной направленности формирования механизмов регуляции кровообращения по гравитационному (гидростатическому) фактору занимают сравнительные физиологические исследования особенностей реакции сердечно-сосудистой системы при ортостатическом воздействии у животных разного вида (филогенетическая модель адаптации к земной гравитации). При этом особый интерес представляет выявление различий этой регуляции в зависимости от видовых особенностей позной статики.

После антигравитационной функции скелетно-мышечной системы важнейшей базовой адаптацией организма, обеспечивающих существование, прежде всего, в гравитационном поле Земли, как отмечалось выше, является адаптация сердечно-сосудистой системы по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. На рисунке 3.3 напоминается принципиальное отличие проявляемости этого фактора у человека от других животных, что напрямую связано с видовыми особенностями позной статики и локомоции. Только у человека в характерных для него видовых условиях жизнедеятельности – ортоградная позная статика и прямохождение создается ситуация, когда около 70% объема крови сосредотачивается ниже уровня сердца [Гайтон, 1969; Маршалл, Шеферд, 1972; Фолков, Нил, 1976].. Формирующийся таким образом столб крови, который зависит его высоты (от стоп до уровня сердца), от объема крови и ее удельного веса, и определяет величину гидростатического фактора, на преодоление которого направлена антигравитационная регуляция кровообращения и антигравитационная функция сердечно-сосудистой системы (ССС) в целом. У остальных животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией тот же объем крови локализуется на уровне сердца и выше него. Это – принципиально иная гидростатическая ситуация кровообращения.

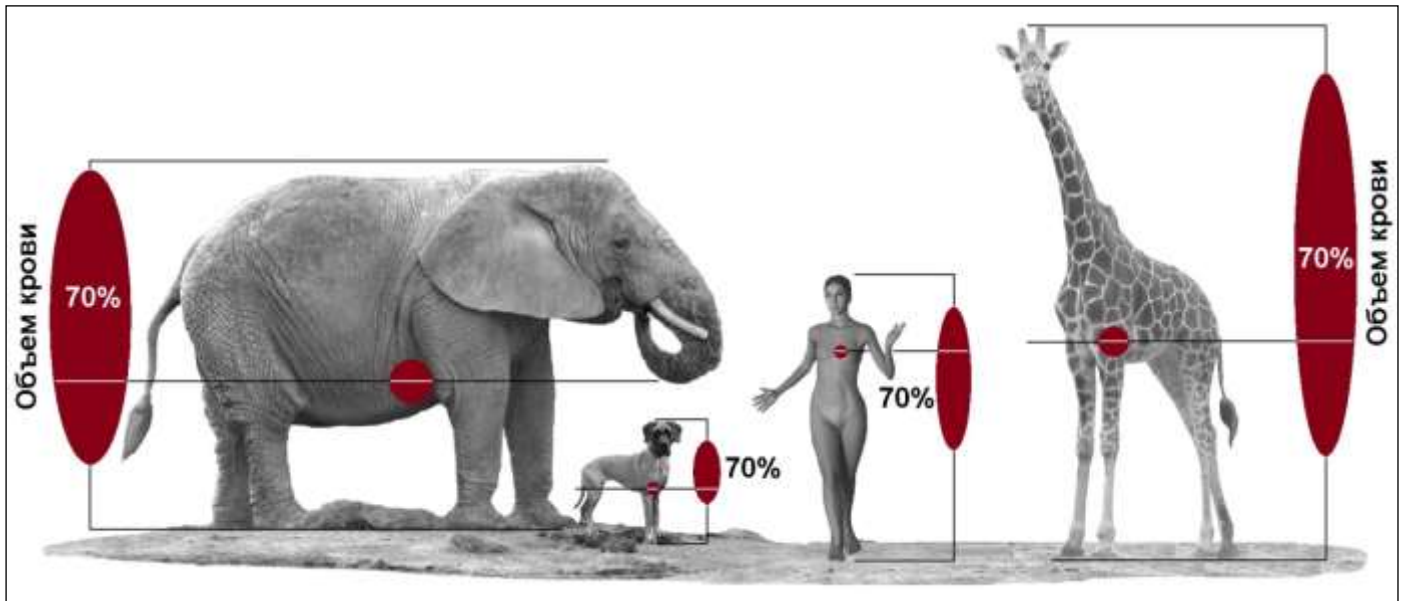


Рис. 3.3. Распределение внутрисосудистого объема крови по отношению к уровню сердца у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (например, слон, собака, жираф) и у прямоходящего человека при стоянии.

Особая проявляемость гидростатического эффекта гравитации в гемодинамике накладывает определенный отпечаток не только на строение, но и функционирование системы кровообращения. Вертикальное (ортоградное) положение тела прямоходящего человека приводит к тому, что большая часть объема крови в венозном отделе, как отмечалось выше, лежит ниже уровня сердца. Этим человек выдающе отличается от большинства животных, у которых большая часть крови находится на уровне сердца или выше его. Только у животных, способных занимать вертикальную позицию (медведь, горилла, кенгуру), наблюдается такая ситуация, когда около 70% крови локализуется ниже уровня сердца [Folkov, Niel, 1971]. Подобная ситуация свойственна и низшим приматам (макакам, павианам), которые, помимо характерной для них полувертикальной статики, способны принимать вертикальную позу и при этом передвигаться [Данилова, 1979]. При этом следует иметь в виду, что такая позиция у них эпизодична и носит кратковременный характер. Амберсон в этой связи писал [Amberson, 1943]: «когда близкие предки человека осмелились встать на свои задние конечности и начали на них ходить, они сделали попытку провести физиологический эксперимент немалой трудности». Эта попытка оказалась достаточно результативной и завершилась формированием в системе кровообращения весьма эффективных приспособлений к гидростатическим влияниям. Приведем несколько фактов, достаточно ярко свидетельствующих о значении гравитации в формировании морфологических особенностей организма и подчеркивающих структурную пластичность сердечно-сосудистой системы в этом отношении.

У жирафа - самого высокого млекопитающего с наиболее длинным шейным отделом позвоночника - при вставании и выпрямлении шеи давление в сонных артериях снижается до 100/60 мм. рт. ст., тогда как у лежащего животного (голова тоже лежит) оно составляет 280/180 мм. рт. ст. [VanCitters, 1968]. Такой перепад мог бы стать причиной гибели животного, если бы не развитая система подобия клапанов в этом отделе артериальной системы [Stacy et al., 1955]. Несколько непривычное с точки зрения общего плана строения сосудов у млекопитающих, но совершенно уникальное приспособление, ослабляющее влияние гидростатического возмущения на церебральную гемодинамику. Интересны в этом

отношении и имеющиеся расчеты [Seymour, 1976], по которым у гигантских динозавров, с их огромным расстоянием между сердцем и головой (у некоторых видов до 6,5 м), сердце должно было работать против столба крови, обуславливающего внутрисосудистое давление около 500 мм рт. ст.

В связи с этим было высказано предположение, что сердце этих животных имело чрезвычайно толстый и сильный миокард или что они вели водный образ жизни и поэтому вес столба крови отчасти уравнивался внешним гидростатическим давлением. Исходя из особенностей строения артериальной системы у жирафа – ныне живущего и ведущего сухопутный образ жизни длинношеего животного, высказанное предположение можно дополнить и представлением о возможном развитии в шейных сосудах динозавров, в частности в сонных артериях, клапанной системы, что могло способствовать расширению сферы их обитания за пределы водоемов. А в целом огромные линейные размеры, масса тела и соответственно масса внутрисосудистого объема крови с соответствующим исключительным напряжением антигравитационной функции по скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой системам при энергетически высокзатратной адаптации к земной гравитации, безусловно, явились существенным эволюционным фактором давления для динозавров в борьбе за существование. Собственно, как и других доисторических видов животных (мамонт, пещерный медведь, саблезубый тигр и т.п.) – двойников современным соответствующим видам, но с меньшими размерами.

Точно так же как в эволюции *Homo sapiens* прогрессировал низкорослый австралопитек, а в постнатальном онтогенезе большая вероятность дожития до возрастного предела долгожительства у людей с меньшими линейными размерами. Даже утвердилось ложное представление о том, что старость уменьшает рост тела – просто из популяции стареющих людей элиминируют в первую очередь высокорослые особи, для которых возрастное накопление антигравитационного напряжения скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой систем является уже онтогенетическим фактором давления в процессе старения.

Второй факт не менее убедителен; он свидетельствует, во-первых, о проявляемости гидростатического фактора еще при внутриутробном развитии и, во-вторых, о структурной пластичности сосудистой системы в связи с изменившимися после рождения ребенка гидростатическими условиями. Оказалось, что у плодов в позднем периоде внутриутробного развития при головном предлежании имеется развитая система клапанов в венозных сосудах головного мозга и головы [Ванков, 1974], а также выраженный циркулярный мышечный слой [Naatanen, 1946]. После рождения, как хорошо известно, в системе верхней полой вены обнаруживаются лишь рудиментарные остатки клапанов, а с оформлением вертикальной статики клапаны формируются в системе нижней полой вены [Вальдман, 1964], тогда как в венозных сосудах головы и верхних конечностей они подвергаются известной редукции [Ванков, 1974].

В ходе уникального биологического эксперимента эволюции – перехода к ортоградной позной статике и прямохождению возникшая проблема адаптации к резко усилившемуся влиянию на кровообращение гидростатического фактора земной гравитации решалась формированием ряда структурных и функциональных преобразований в сердечно-сосудистой системе (более подробно см. Белкания, 1982; <https://www.researchgate.net/publication/316158342>), определивших и особенности реактивности последней на различные воздействия [Белкания и др., 1987, 1988, 1990]. Соответственно складывающейся циркуляторной ситуации в сердечно-сосудистой системе определяются своеобразные приспособления, вызванные вертикальной ориентацией тела человека, которые, прежде всего, направлены на компенсацию гидростатических влияний на кровообращение. Так основные сосудистые стволы расположены в мышечных каналах экстензоров или в их межфасциальных пространствах, поэтому повышение тонуса антигравитационных мышц при стоянии, несомненно, препятствует проявлению гидростатического эффекта гравитации. Одним из важнейших морфологических приспособлений, противодействующих гидростатике, является формирование клапанного

аппарата в венозной системе, наиболее подверженной гидростатическим влияниям. Соответственно наибольшее число клапанов формируется в венах, ток крови в которых осуществляется против силы тяжести [Украинский, 1961]. Поэтому у человека больше всего клапанов имеется в системе нижней полой вены, тогда как в венах головы, где направление тока крови совпадает с вектором гравитации, клапанов значительно меньше. Количественное и качественное преобладание клапанов во внутренних грудных венах по сравнению с передними межреберными рассматривается так же как признак, приобретенный человеком в связи с вертикальным положением тела [Sylwanowicz et al., 1955].

Помимо клапанного аппарата, установлены и гистологические различия в строении верхней и нижней полых вен, вен конечностей, мозговых оболочек и других областей тела [Яровая, 1967]. Так, отмечено, что в стенке верхней полой вены преобладает эластическая сеть, мышечных элементов мало и расположены они чрезвычайно разнообразно. В нижней полой вене имеется мышечный слой, преобладающий над эластическим. Такая дифференциация мышечных элементов связывается с напряженностью гидростатического фона в системе нижней полой вены [Заварзин, Щелкунов, 1954]. Мощные продольные мышечные пучки выражены и в венах нижних конечностей, где они располагаются кнаружи от циркулярного слоя. В то же время в венах верхних конечностей более развит эластический каркас, а мышечные элементы имеют меньшее значение в продвижении крови, чем в венах нижних конечностей. Это объясняется [Куприянов, 1969; Ванков, 1974] тем, что по венам ног кровь перемещается против силы тяжести.

В этом отношении представляет интерес сравнительные исследования структуры вен у плодов и новорожденных [Naatanen, 1946]. В стенке внутренней яремной вены у новорожденных он обнаружил хорошо развитые циркулярные и продольные мышечные пучки. Исследование этих же вен у 17 плодов пренатального возраста дало такие же результаты. Следовательно, головное предлежание с соответствующей направленностью влияния гидростатического давления обуславливает развитие мышечных элементов в стенке внутренней яремной вены. После рождения изменение гидростатических условий приводит к атрофии мышц яремных вен, которые у взрослых либо не сохраняются, либо едва заметны. Подобное заключение относится и к клапанному аппарату вен головы. В то же время, как отмечалось выше, на поздних стадиях онтогенеза мощного развития достигает мышечный слой в системе нижней полой вены и вен нижних конечностей, наряду с формированием развитой системы венозных клапанов.

Соответственно более выраженному проявлению гидростатического фактора в подкожных венах в них, по сравнению с глубокими венами, определяется и большее число клапанов [Williams, 1954]. Это и понятно, расположение глубоких вен в мышечных каналах, где на них действует высокое внутритканевое давление, в значительной степени нивелирует гидростатические влияния. Давление рыхлой подкожной клетчатки, в которой расположены поверхностные вены, значительно меньше, поэтому и проявляемость гидростатических влияний в этих венах более выражена. Данное обстоятельство и обуславливает увеличение числа клапанов в поверхностных венах по сравнению с глубокими. Это подтверждает хорошо известный в клинике факт – значительно большее число клапанов в поверхностных венах нижних конечностей у человека и большая подверженность их варикозному расширению по сравнению с глубокими венами.

Закономерно и то, что морфофункциональные преобразования в сердечно-сосудистой системе, направленные на компенсацию гидростатического фактора кровообращения, проявляются наиболее рельефно в сосудах, расположенных ниже уровня сердца. И как отмечено выше, одной из важнейших таких структурных адаптаций является формирование клапанного аппарата в венозной системе нижней полой вены, особенно в сосудах нижних конечностей, наиболее подверженных гидростатическим влияниям у человека в вертикальной позе, а также выраженная структурная гиперпластика сосудов нижних конечностей по сравнению с верхними [Заварзин, Щелкунов 1954; Украинский, 1961; Яровая, 1967; Куприянов, 1969; Ванков, 1974]. По сравнению с остальными

млекопитающими большое развитие у человека получили ягодичные и малоберцовые артерии, а также передняя и задняя большеберцовые, т. е. бассейн артериальных сосудов, снабжающих кровью одни из основных мышц-антигравитаторов.

Все морфофункциональные проявления адаптации сердечно-сосудистой системы к гравитационному фактору кровообращения в конечном итоге направлены на поддержание системного артериального давления и обеспечение циркуляторной устойчивости сердечно-сосудистой системы в ортостатическом положении тела для адекватного гемодинамического обеспечения всех систем и органов и, прежде всего, головного мозга.

Анализируя устойчивость животных к ортостатическому воздействию, особенно следует учитывать, как отмечалось выше, что только у человека и животных, способных принимать вертикальное положение, около 70% крови локализуется ниже уровня сердца, тогда как у четвероногих животных около 70% крови сосредоточено на уровне сердца и выше его. Это принципиальное различие гемодинамической ситуации определяет и качественное отличие реактивных особенностей и механизмов регуляции сердечно-сосудистой системы приматов, включая человека [Галустян, Белкания, Демин и др., 1985; Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987; Демин, 1990; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013], от четвероногих животных, в том числе, и от наиболее широко используемых в экспериментальной практике (собак, кошек, кроликов, крыс и др.).

В этой связи следует отметить, что, по имеющимся данным, устойчивость к ортостатическому положению по способности поддержания системного артериального давления и времени развития ортостатического коллапса очень существенно различается у животных с проноградной позной статикой (крысы, кролики, собаки и др.) и у приматов, включая человека с их полу- и вертикальной позной статикой. Это связывается с более совершенной у приматов функциональной системой антигравитации, обеспечивающей компенсацию гидростатического фактора кровообращения [Белкания, 1982]. Особо высокого развития эта система достигает у человека, для которого ортостатика в условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе) является наиболее постоянным и неотъемлемым условием его жизнедеятельности [Белкания, 1982].

Гемодинамическим проявлением данной адаптации является циркуляторная устойчивость кровообращения в ортостатике и к продольному ускорению голова-таз. При действии радиально направленных ускорений (голова-ноги) перераспределение жидкостей в организме соответственно направлению перегрузок принципиально так же, как и при ортостатическом воздействии, ведет к уменьшению венозного оттока к сердцу, что в свою очередь вызывает анемию головного мозга и коллапс. При прекращении действия перегрузок, так же как и переводе из ортостатического положения в клиностатическое, происходит быстрая нормализация всех гемодинамических параметров [Jongbloed, Noyons, 1933; Jasper, 1945; Москаленко, Граунов, Газенко и др., 1964; Васильев, Котовская, 1975].

Подчеркивается [Смитт, 1975], что степень устойчивости к продольному ускорению голова-таз коррелирует с особенностями статики позвоночных. Крайне неустойчивы к перегрузкам рептилии и амфибии, из млекопитающих наименее устойчивы кролики и морские свинки (типичные пронограды), более устойчивы собаки и кошки, которые значительно чаще принимают вертикальное положение. И наибольшую устойчивость к гравитационной нагрузке проявляют приматы, для которых в естественных условиях жизни характерна полу- и вертикальная позная статика [Васильев, Котовская, 1975; Белкания, 1982]. Так, при одной и той же величине радиального ускорения у собак, коз, кошек и обезьян наименьшим было снижение артериального давления в сонной и плечевой артериях у обезьян [Сергеев, 1967]. Мозговое кровообращение у обезьян при действии ускорений нарушается меньше [Смитт, 1975; Белкания, 1982] и отражает большую выносливость обезьян к ускорениям (голова-ноги) по сравнению с четвероногими животными. Такой вывод согласуется с существующим представлением о том, что на предел устойчивости к ускорениям влияет естественная ориентация тела в пространстве, т.е. особенности позной статики. Двуногие переносят более интенсивные ускорения, чем четвероногие, что связывается с морфологическими и

функциональными особенностями организации сосудодвигательного аппарата [Смитт, 1975].

Важно отметить, что по данным литературы [Thompson, 1961; Went, 1986] устойчивость кровообращения к гравитационным нагрузкам связывается с величиной линейных размеров тела. В связи с этим считается, что большинство беспозвоночных, обитающих в водной среде, а на суше обладающих малыми размерами, "ускользает" от действия силы тяжести [Haldane, 1928]. Этим обстоятельством объясняется, например, более высокая ортостатическая устойчивость у змей, ведущих древесный образ жизни, по сравнению с водным [Seymour, Lillyulite, 1976]. В данном случае, по-видимому, следует учитывать и различную степень адаптации к гравитационному фактору кровообращения, связанную с различной степенью присутствия данного фактора в экологии сравниваемых видов змей.

Изучению гравитационного (гидростатического) фактора в функциональном состоянии различных физиологических систем организма в ортостатике посвящено большое количество экспериментальных и клинических исследований [см. обзор - Белкания, 1982]. Показано, что при активном переходе (у человека) или пассивном переводе человека и животных из клиностатического положения в ортостатику выраженные и направленные сдвиги наблюдаются практически во всех физиологических системах организма [Белкания, 1982; Осадчий, 1982]. Проведенные исследования позволили установить особое значение гидростатического перераспределения крови в ортостатике для регуляции центральной и периферической гемодинамики. В настоящее время это значение определяется как гравитационный фактор кровообращения [Гайтон, 1969; Маршалл, Шеферд, 1972; Фолков, Нил, 1976; Рашмер, 1981; Белкания, 1982; Осадчий, 1982].

Анализ имеющихся данных свидетельствует о весьма выраженных сдвигах центральной и периферической гемодинамики в ортостатике у животных и человека. Эти сдвиги отражают существенные изменения гемодинамических механизмов регуляции кровообращения, реактивности сердечно-сосудистой системы в целом, включая сопряженный с ней весь комплекс нейрогуморальной регуляции объема циркуляции и сосудистого тонуса. Реальность весьма ощутимого влияния гидростатического фактора на кровообращение у человека отражается в депонировании значительного объема крови (до 500 мл) в венозных сосудах нижних конечностей, в значительном снижении ударного и минутного сердечного выброса (по данным разных исследователей уменьшение ударного и минутного выбросу может достигнуть 50%) и в увеличении артериального давления в сосудах стопы у стоящего человека на 85-100 мм рт.ст. [Гайтон, 1969; Фолков, Нил, 1976; Рашмер, 1976; Каро, Педли, Шретер, Сид, 1981; Осадчий, 1982; Катков, 1988]. Такое повышение внутрисосудистого давления приводит соответственно к повышению давления в капиллярах и транскапиллярного фильтрационного давлений. Последний механизм является основой и известного отсечного синдрома (Керпель-Фрониус, 1964). Все это свидетельствует о весьма напряженной циркуляторной ситуации, которая создается гидростатическим фактором кровообращения, особенно в связи с его нестабильностью и линейных размеров тела в период роста.

И только существование эффективных компенсаторных механизмов, включающих в себя структурные особенности артериальных и, особенно, венозных сосудов [Украинский, 1961; Вальдман, 1964; Трон, Кириш, 1977; Шеферд, 1977; Ткаченко, 1979; Осадчий 1982], тоническую активацию всего гемодинамического и нейрогуморального регуляторного комплекса, а также экстракардиальные механизмы (дыхание, мышечный насос), препятствует некомпенсированному депонированию крови в венозных сосудах и транссудации внутрисосудистой жидкости. Тем самым обеспечивается необходимый венозный возврат крови к сердцу для поддержания системного давления и требуемого артериального кровотока и, прежде всего, в сосудистой системе головного мозга.

Хотя характеристика ортостатической реакции сердечно-сосудистой системы у различных животных рассматривается как адекватная гемодинамическая модель ортостатики у человека [Осадчий, 1982], имеющиеся сравнительные физиологические данные свидетельствуют о существенных различиях регуляции кровообращения у животных разного

вида [Коштоянц, 1950; Проссер (ред.), 1978; Шмидт-Ниельсен, 1982]. Более того, о принципиальном отличии всех четвероногих млекопитающих по гемодинамической характеристике в ортостатике от приматов, включая человека. У последних характерная полу- и вертикальная позная статика обуславливают принципиальное сходство организации функциональной системы антигравитации, оптимально обеспечивающей ортоградную позу у обезьян и прямохождение у человека и, соответственно, более высокую устойчивость кровообращения к гравитационному фактору сравнительно с другими животными [Белкания, 1982; Демин 1990].

Сравнительный физиологический анализ свидетельствует о существенных видовых различиях ортостатической реакции сердечно-сосудистой системы (по выраженности функциональных сдвигов и степени циркуляторной устойчивости) при одной и той же физической сущности и направленности действия гравитационного (гидростатического) фактора на кровообращение. Целесообразность такого анализа именно по классу млекопитающих определяется широким диапазоном линейных размеров животных разного вида в пределах данного класса, а также представленностью принципиально различных форм позной статики и локомоции - от проноградной позной статики и четвероногой локомоции у большинства представителей млекопитающих до полувертикальной (обезьяны) и вертикальной позной статики и прямохождения у антропоидных обезьян и человека. Кроме того, следует учитывать принципиальное сходство терморегуляторной функции у млекопитающих, как эндотермов. Являясь одной из базовых в иерархии биологических регуляций, терморегуляторная функция и ее видовые особенности могут в значительной мере модифицировать другие регуляции, в том числе и ортостатическую реакцию сердечно-сосудистой системы [Андреева, 1968, 1979].

Анализ ортостатической реакции сердечно-сосудистой системы у млекопитающих разного вида позволяет более четко выявить значение линейных размеров тела, характера позной статики и особенности регуляции по гравитационному фактору кровообращения. И не только по проявлениям циркуляторной устойчивости, но и по основным параметрам центральной и периферической гемодинамики, включая характеристику системной нейрогуморальной регуляции кровообращения по гравитационному фактору (Демин, 1990).

Устойчивость к ортостатическому воздействию (по времени поддержания системного артериального давления в диапазоне выше 50% от исходного уровня в клиностатическом положении – полупериод снижения) у крыс составляет около 30 минут. При этом снижение артериального давления, центрального и периферического венозного давления и частоты сердечных сокращений в ортостатике у крыс отмечается во многих работах [Liu, Anderson, Lape et al., 1967; Трон, Кирш, 1977; Хаютин, Шендеров, Захаров и др., 1984; Wei, Mendelowitz, Anastasi et al. 1985; Карпицкий, Словеснов, Рерих, 1986].

Несмотря на достаточно выраженное снижение сердечного выброса, по данным [Карпицкий, Словеснов, Рерих, 1986] показатель общего периферического сопротивления сосудов (ОПСС) в ортостатике практически не изменялся. Отмечаемое, наряду с гемодинамическими сдвигами, уменьшение диуреза, натрий- и калийуреза (на 20%, 40% и 30% соответственно) свидетельствует о включении комплексного нейрогуморального механизма, направленного на поддержание объема циркулирующей крови и обеспечение прессорной реакции сосудов в ортостазе [Богданов, Кротов, Колемеева, 1982]. Однако, выраженное снижение сердечного выброса и артериального давления, наряду с отсутствием реакции по общему периферическому сопротивлению сосудов (ОПСС), в целом свидетельствует о недостаточной компенсации ортостатического воздействия и согласуется с данными о низкой циркуляторной устойчивости крыс в ортостатике (Демин, 1990).

Устойчивость кроликов к ортостазу по времени развития у них ортостатического коллапса, по данным разных авторов, варьирует от 10-20 минут до нескольких часов [Hill, 1898; Захарьевская, 1946; Юков, 1955; Смитт, 1975; Гаевый, Мальцев, 1979]. При этом прогрессирующее снижение АД, как правило, носило выраженный и необратимый характер (Демин, 1990). Под влиянием гидростатики в ортостазе перемещение объема крови

происходит преимущественно в органы брюшной полости, так как сосудистый объем нижних конечностей у кроликов весьма относительно мал, а брюшная стенка податлива [Hill, 1898; Gauer, Thron, 1965; Осадчий, 1982].

Устойчивость к ортостатическому воздействию у кошек уже значительно выше, чем у крыс и кроликов, и по времени поддержания артериального давления составляет в среднем около 7.5 часов [Белкания, 1968]. Независимо от снижения или повышения артериального давления изменения сердечного выброса однонаправлены и характеризуется прогрессирующим его снижением [Конради, Осадчий, 1981; Осадчий, 1982]. Снижение ударного объема сердца, отмеченное в большинстве исследований и на других животных, и у человека, является прямым следствием уменьшения венозного возврата по задней (у животных) и нижней (у человека) полой вене. Так, показано [Осадчий, 1980], что поворот тела кошки на 45° вызывал уменьшение кровотока по задней полой вене на 32-48% от исходной величины, практически без восстановления его в течение всего периода ортостатического воздействия.

По имеющимся данным [Пашутин, 1881; Mayerson 1942, Демин, 1990], собака может поддерживать циркуляторный гомеостаз в течение 4-6 часов пребывания в ортостатическом положении. Показано, что сразу после перевода животных в вертикальное положение отмечается период апноэ [Катков, 1977], длящийся в среднем до 30 секунд. При этом частота сердечного ритма снижается на 60%. Отмечается, что ортостатическая реакция кровообращения по артериальному давлению у собак, также как и у кошек [Осадчий, 1982], носит фазовый характер. Первоначальная фаза характеризуется снижением системного артериального давления в среднем на 48%, ударного и минутного объемов на 40%, периферического сопротивления сосудов на 18% [Abel, Waldhausen, 1968; Какурин, Шумаков, Катков, Куваев, 1973; Катков, Куваев, Власов, 1973; Катков, Катков, Какурин, 1978; Ильин, Корольков, Стелинговский и др., 1978]. При этом отмечается [Какурин, Шумаков, Катков, Куваев, 1973; Катков, 1977] снижение давления в аорте, правом желудочке и предсердии, кровотока в аорте, а также объема циркулирующей крови на 15% [Guntheroth, Morgan, Lintermans, 1967; Coulam, Wood, 1971]. Такие выраженные гемодинамические сдвиги связываются со значительным снижением кровотока по нижней полой вене и венозного возврата к сердцу [Какурин, Шумаков, Катков, Куваев, 1973; Осадчий, 1982]. В последующие 3-5 минут артериальное давление повышается до 60% от исходного. Однако, в дальнейшем основной тенденцией в состоянии гемодинамики является перманентное, иногда быстро прогрессирующее (вплоть до коллапса), снижение уровня артериального давления и сердечного выброса (по ударному и минутному объему крови).

В отличие от крыс, у собак отмечено [Ильин, Корольков, Стелинговский и др., 1978; Богданов, Кротов, Колемеева, 1982] значительное снижение в ортостазе диуреза и натрийуреза (на 90-93%). Это свидетельствует о более выраженной активации нейрогуморальных систем компенсации гидростатического фактора кровообращения по почечному компоненту антигравитационной функции организма [Белкания, 1982; Власов, 1985; Осадчий, 1982]. Такое заключение согласуется и с более высокой, по сравнению с крысами, циркуляторной устойчивостью у собак. Однако, несмотря на более высокую устойчивость к ортостазу по сравнению с крысами, характер и динамика наблюдаемых гемодинамических сдвигов свидетельствует о том, что компенсация ортостатического фактора кровообращения у собак также ограничена.

Для сравнительного физиологического анализа особый интерес представляет характеристика сердечно-сосудистой системы в ортостатике у обезьян. И прежде всего это связано в том обстоятельстве, что для обезьян в естественных условиях жизнедеятельности характерна полу- и вертикальная позная статика. Последнее рассматривается как физиологическая основа наибольшего сходства антигравитационной функции основных физиологических систем обезьян с таковой у человека. Одним из отражений этого сходства является высокая устойчивость обезьян к длительному ортостатическому воздействию [Белкания, 1982; Демин, 1990]. Так, показано, что снижение системного артериального

давления при ортостазе на 30-40% наступало у них через 30-34 часа от начала воздействия. Это отражает в несколько раз более высокую, по сравнению четвероногими животными (крысы, кролики, кошки, собаки), циркуляторную устойчивость к ортостатическому воздействию. О сравнительно более высокой устойчивости мозгового кровотока у человека и обезьян свидетельствует отсутствие изменений на ЭЭГ, тогда как у змей, кроликов и собак параллельно развитию циркуляторных расстройств отмечалось быстрое угнетение биоэлектрической активности мозга [Brand, Britton, 1963].

В большинстве экспериментальных работ одной из наиболее реактивных регионарных сосудистых систем определяется спланхническая область [Hill, 1897, 1898; Asmuseen, Christensen, Nielsen, 1942; Елизарова, Битар, Алиева, Цветков, 1981; Rutlen, Supple, Powell, 1981]. Считается, что у человека и обезьян, в отличие от четвероногих животных, вазомоторная реакция в этой области наиболее выражена и вазоконстрикторные реакции сосудов кишечника, почек и печени являются одним из основных механизмов поддержания среднего артериального давления в ортостатике [Hill, 1897, 1898; Asmuseen, Christensen, Nielsen, 1940; Selcurt, 1963; Gauer, Thron, 1965; Lee, Lindeman, Yiengast, Schock, 1966; Rowell, 1973]. Так, показано уменьшение тканевого кровотока в печени, селезенке, коже у собак и кошек [Катков, 1974, 1976; Doba, Reis, 1974]. Наряду с этим показано, что у собак в ортостатике кожный кровоток задних конечностей сначала уменьшается, а затем увеличивается, без изменений мышечного кровотока [Катков, 1976].

Наиболее полно и систематизировано сравнительные физиологические данные представлены по характеристике мозгового кровотока в ортостатике [Москаленко, Бенуа, Граунов, 1963; Москаленко, 1967; Гаевый, Мальцев, Погорелый, 1979; Москаленко, Кривченко, Павлов, Гардовска, 1983]. При этом показаны выраженные видовые различия возможностей ауторегуляторного поддержания постоянства мозгового кровотока при ортостатическом воздействии. При определении диапазона изменений системного артериального давления, в котором поддерживается постоянство мозгового кровотока в ортостатике, было показано, что наибольшим он является у птиц (куры, утки, голуби) и млекопитающих (кролики, кошки), по сравнению с земноводными (лягушки). При этом отмечается [Гаевый, Мальцев, Погорелый, 1979; Москаленко, Кривченко, Павлов, Гардовска, 1983], что по качественному показателю функциональной устойчивости системы мозгового кровотока (отношение изменения мозгового кровотока к приросту общего артериального давления в пределах эффективной ауторегуляции) устойчивость мозгового кровотока у млекопитающих выше, чем у птиц и земноводных.

В этом отношении представляет интерес сопоставимость отмеченных особенностей ауторегуляции мозгового кровотока при ортостатическом воздействии и геморрагии. В известной мере правомерность такого сопоставления обосновывается определением состояния гемодинамики в ортостатике как «функциональной геморрагии» [Wagner, 1959; Фолков, Нил, 1976]. При кровопотере - секвестрация объема крови из сосудистого русла, а при ортостатическом воздействии - депонирование значительного объема крови в венозных сосудах, лежащих ниже уровня сердца. При таком сопоставлении также выявляется более высокая устойчивость мозгового кровотока у млекопитающих, особенно у приматов, но сравнению с другими видами позвоночных [Смитт, 1975; Тюкавин, 1981; Белкания, 1982]. С этим согласуются и данные по сравнительной физиологической характеристике системной гемодинамики при массивной потере крови у лягушек, черепах, голубей, крыс, собак, обезьян и человека [Тюкавин, 1981]. При этом обращается внимание на принципиальные видовые различия механизмов компенсации кровопотери. Общей филогенетической направленностью формирования этих механизмов определяется усиление значения сосудистого компонента регуляции и перераспределительных реакций организма. Важное значение придается сердечному компоненту, что связывается со значительно более высокой (в 10 раз) производительностью сердца у млекопитающих по сравнению с лягушками и черепахами [Тюкавин, 1981].

Имеются основания полагать, что формирование механизмов регуляции сердечно-

сосудистой системы по гравитационному фактору кровообращения в эволюции позвоночных реализовывалось на основе филогенетически более древних механизмов компенсации геморрагии. В свою очередь, достаточно выраженные видовые особенности регуляции по гравитационному (гидростатическому) фактору выявляются, по-видимому, и в гемодинамических проявлениях кровопотери у животных разного вида. В этой связи несомненный интерес представляет рассмотрение сочетанного действия геморрагии и ортостатики. Специальных исследований в этом направлении не проводилось, а такое сочетание использовалось лишь как методическое условие для получения острой циркуляторной гипоксии [Петров, 1949]. При этом отмечено, что у собак в таких условиях развивалась острая глубокая циркуляторная недостаточность, то есть, по сути дела, снижалась ортостатическая устойчивость и усугублялись расстройства, вызванные кровопотерей. Это свидетельствует о синергическом эффекте гемодинамических сдвигов в ортостатике и при кровопотере. Несомненно, что более систематизированные исследования сочетанного действия ортостатики и кровопотери могли бы выявить еще более четкие видовые различия регуляции кровообращения по гравитационному фактору у разных видов позвоночных, включая животных с разными линейными размерами тела и характером позной статики, и выявить определенные параллели между устойчивостью к кровопотере и ортостатическому воздействию.

Важным условием для выявления видовых особенностей регуляции сердечно-сосудистой системы в ортостатике и получения сопоставимых сравнительных физиологических данных является идентичность методических и экспериментальных условий. Это одно из важнейших обстоятельств, которое затрудняет систематизацию имеющихся данных и проведение адекватного сравнительного физиологического анализа из-за используемых разных методов оценки основных гемодинамических параметров, а также условий проведения ортостатической пробы (угол наклона тела животного, продолжительность воздействия, условия фиксации и др.).

Проведенные нами [Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988; Демин, 1990] систематизированные по обозначенным выше условиям сравнительные физиологические исследования демонстрируют принципиальные различия регуляции гемодинамики в ортостатике у млекопитающих с разными линейными размерами тела, с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (не приматы), полувертикальной и с ортоградной позной статикой (обезьяны, человек).

Следует отметить, что при анализе особенностей регуляции кровообращения и циркуляторной устойчивости сердечно-сосудистой системы в ортостатике эквивалентная гравитационному воздействию величина гидростатического компонента кровообращения рассматривается, как правило, формально и в большей части исследований оценивается как функция угла наклона по отношению к горизонтальной плоскости [Tuckman, Shillinford, 1966; Гайтон, 1969]. Такая оценка реальна для объектов с одинаковыми линейными размерами тела (точнее с одинаковой высотой гидростатического столба крови) и одинаковым объемом (массой) крови в сосудах, расположенных ниже уровня сердца. Исходя из известной зависимости [Гайтон, 1969; Каро, Педли, Шротер, Сид, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1982] величины гравитационного компонента кровообращения ($E = mgh$, где m и h , соответственно масса и высота столба крови ниже уровня сердца, g - гравитационная постоянная), важно учитывать, что в процессе эволюционного развития животных организмов, увеличения линейных размеров тела и перехода от проноградной к полувертикальной и ортоградной позной статике у приматов, а также в процессе ростового увеличения линейных размеров тела и массы крови в постнатальном онтогенезе, влияние гравитационного (гидростатического) фактора на кровообращение прогрессивно усиливается. Сравнительного видового максимума это влияние достигает у прямоходящего человека, у которого в ортостатике около 70% всего объема крови располагается ниже уровня сердца (см. рис. 3.3). Тогда как у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией большая часть внутрисосудистого объема крови находится на

уровне сердца и выше него [Гайтон, 1969; Фолков, Нил, 1976; Рашмер, 1981],

При приближенном расчете величины гидростатического компонента кровообращения в ортостатике с учетом различных у крыс, кроликов, кошек, собак, обезьян и человека величин m и h для сосудистого русла органов брюшной полости, нижних конечностей и части туловища, расположенных ниже уровня сердца, величина физического эквивалента гидростатического воздействия (E) и его проявляемости в ортостатике у приматов, особенно у человека, оказывается на несколько порядков более высокой, чем у проноградных животных (рис. 3.4).

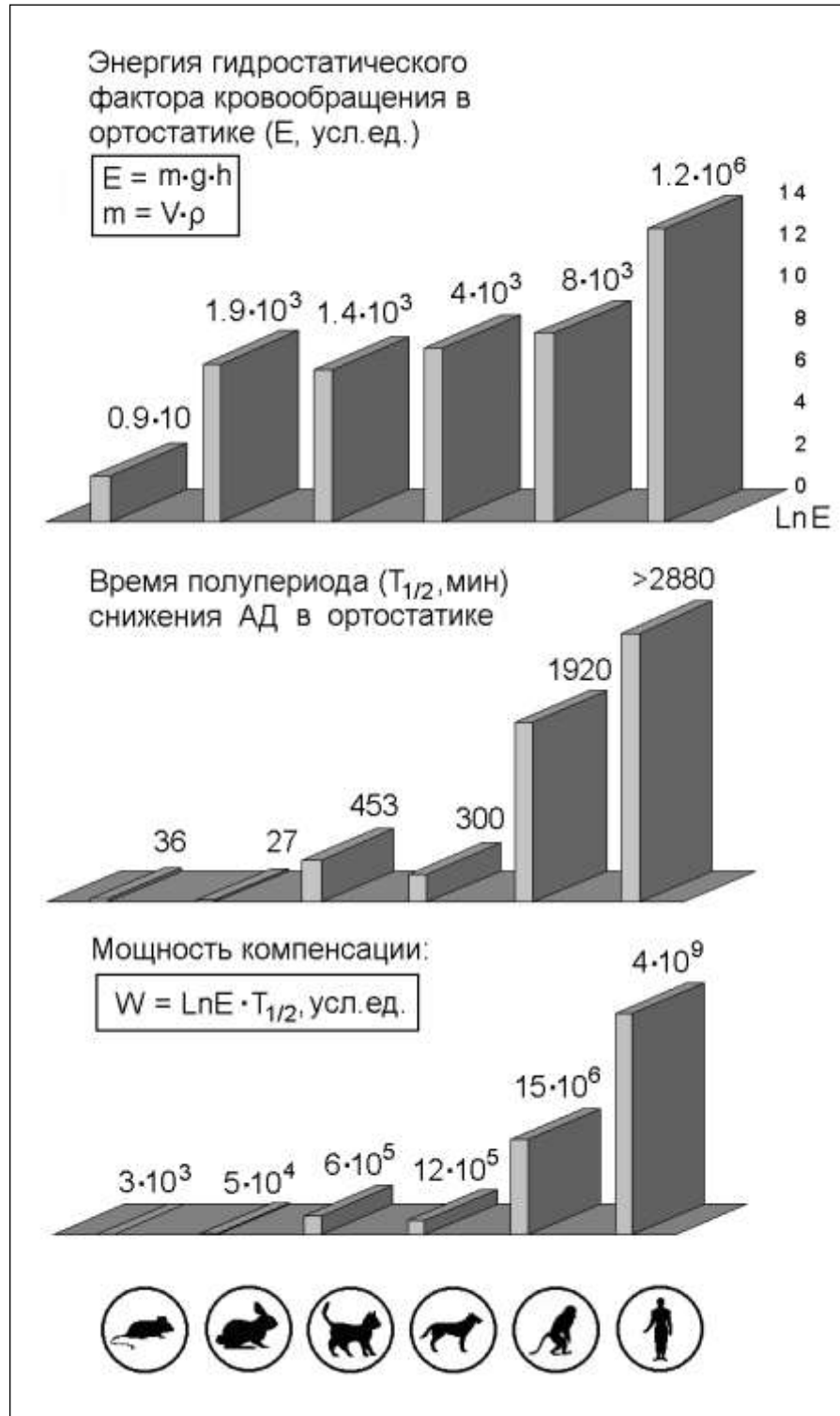


Рис. 3.4. Сравнительная характеристика адаптации ССС (по циркуляторной устойчивости, проявляемости и мощности компенсации) к гравитационному фактору кровообращения.

E – энергия гидростатического компонента кровообращения в ортостатике (усл. ед): $E = mgh$, где $m = V(\text{объем крови}) \cdot \rho$ (плотность крови принята за 1), g – ускорение свободного падения (принято за 1) и h – высота гидростатического столба крови (см); $T_{1/2}$ – время полупериода снижения артериального давления в ортостатике (минуты), W – мощность компенсации гидростатического фактора в ортостатике – $W = \ln(E \cdot T_{1/2})$, усл. ед..

Наряду с этим, полученные нами данные свидетельствуют и о не менее выраженном различии циркуляторной устойчивости ССС у животных разных видов к ортостатическому воздействию. По времени полупериода снижения артериального давления ($T_{1/2}$) наиболее низкая циркуляторная устойчивость определялась у крыс и кроликов ($T_{1/2}$ составлял соответственно 36 и 27 минут). Именно у этих типичных проноградных животных с малыми линейными размерами тела наиболее часто отмечалось и развитие ортостатического коллапса на первых минутах после перевода в вертикальное положение.

Значительно более высокой ортостатической устойчивостью была у кошек и собак (полупериод снижения давления у них составлял соответственно 453 и 300 минут). Следует обратить внимание, что из использованных видов животных с проноградной позной статикой собаки значительно больше крыс и кроликов по линейным размерам тела, а, следовательно, и по величине гидростатического компонента (E) превосходят крыс и кроликов, соответственно на 3 и 1 порядок. Кошки же не отличаются по этому компоненту кровообращения от кроликов, так как линейные размеры тела у них практически одинаковы. Сравнение этих четырех видов проноградных животных по величине E и циркуляторной устойчивости (по $T_{1/2}$) позволяет выявить значение как линейных размеров, так и позных особенностей двигательной активности. При одинаковых линейных размерах с кроликами кошки отличаются значительно более высокой двигательной активностью и разнообразием поз, требующих и соответствующего гемодинамического обеспечения. Это, по-видимому, и является основой в несколько раз более высокой ортостатической устойчивости кошек, и не только по сравнению с кроликами, но и с собаками.

По сравнению с проноградными животными значительно более высокая ортостатическая устойчивость ССС определяется у приматов. Так, у обезьян, которые вполне соизмеримы по линейным размерам, а следовательно и по гидростатическому компоненту кровообращения (E), с кошками и собаками, время полупериода снижения артериального давления в ортостатике (1920 минут) соответственно больше, примерно, в 4 и 6 раз. Очевидным отличием обезьян является не только их высокая и многообразная двигательная активность, но и характерная для них полу- и вертикальная позная статика. В отношении ортостатической устойчивости человека в литературе, к сожалению, представлены исключительно данные по функциональным и патологическим состояниям, при которых отмечается снижение циркуляторной устойчивости ССС в ортостатике в форме гипотонии и коллапса [подробнее см. в обзоре Белкания, 1982; Fedorowski A., 2013; Palma, Kaufmann, 2017; Brignole, Moysa, Lange et al. 2018; Clement, 2019; Frith J., Newton J., 2020]. Эти данные в большей мере подчеркивают драматическую сторону нарушения ортостатической регуляции кровообращения, нежели раскрывают видовые особенности этой регуляции. Однако даже при таком рассмотрении вопроса выявляется ключевое значение регуляции сердечно-сосудистой системы по гравитационному фактору кровообращения для нормального функционирования сердечно-сосудистой системы в ортостатике у человека. Проявление ортостатической циркуляторной недостаточности наблюдается при столь многообразных состояниях организма и воздействиях на него (более подробно см. Белкания, 1982), что вполне допустимо представление о том, что основой поддержания циркуляторного гомеостаза у человека в ортостатике является функциональная конвергенция практически всех регуляторных систем организма.

В связи с этим, неслучайно системная организация регуляции функций организма и, в частности, сердечно-сосудистой системы в ортостатике и определяется как функциональная система антигравитации [Белкания, 1982]. Вне патологических состояний и функциональных расстройств организма эта система функционирует весьма устойчиво и стабильно, обеспечивая нормальную жизнедеятельность человека в наиболее характерных для него, как вида, позных условиях. Конечно, одним из самых надежных свидетельств устойчивости ССС могли бы быть данные по максимальной продолжительности поддержания АД в условиях пролонгированного ортостатического воздействия. Однако в открытой печати, за исключением "Книги рекордов Гиннеса", таких данных мы не обнаружили. По информации, приведенной в этом официальном издании, максимальная продолжительность безобморочного полностью неподвижного стояния здорового человека составила 15 часов 25 секунд (состязательное стояние), а свободного непрерывного стояния - 132 часа. Эти данные свидетельствуют о весьма высоких возможностях регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения у человека. Мы располагаем собственными данными о возможности 48-часового пребывания здоровых людей в свободном ортостатическом позном режиме при проведении суточного исследования [Белкания, Ткачук, Пухальска, Корольчук, 2003].

Исходя из имеющегося по данному вопросу небольшого объема информации, включая собственные данные, нами для общей сравнительной оценки циркуляторной устойчивости время полупериода снижения артериального давления ($T_{1/2}$) в ортостатике у человека и определено условно в 48 часов, а для сопоставления с минутной временной шкалой по другим животным - в 2880 минут. По наблюдению, приведенному выше (книга рекордов Гиннеса), это время реально может быть в несколько раз большим. Как это видно на рисунке 2.8, по этому показателю ортостатическая устойчивость человека примерно в 80-100 раз больше, чем у крыс и кроликов, в 6-10 раз больше, чем у кошек и собак и в 1,5-2 раза выше, чем у обезьян, которые по ортостатической устойчивости наиболее близки человеку.

Сопоставление степени проявляемости гидростатического фактора (E) с устойчивостью к ортостатическому воздействию (по полупериоду снижения давления крови - $T_{1/2}$) еще больше подчеркивает реальные видовые различия и очень высокую степень адаптации сердечно-сосудистой системы (по показателю мощности компенсации - $W=E \cdot T_{1/2}$) у приматов, особенно у человека, к гравитационному фактору кровообращения по сравнению с другими видами животных (см. рис. 3.4). Следует отметить, что сравнительное сопоставление видовых различий раздельно по величине гидростатического компонента кровообращения (E) или времени полупериода снижения артериального давления в ортостатике ($T_{1/2}$) в известной мере нивелирует реальные видовые различия, выявляемые более определенно по степени напряжения поддержания циркуляторного гомеостаза.

На рисунке 3.4 хорошо видно, что кролики и собаки, у которых значительно большие линейные размеры тела и соответственно величина гидростатического компонента по сравнению с крысами и кошками характеризуется относительно меньшей ортостатической устойчивостью (по $T_{1/2}$). Однако при относительно меньшей абсолютной циркуляторной устойчивости ССС у кроликов и собак требуется регуляторная компенсация значительно более высокой величины гидростатического воздействия (E). Так, у кроликов величина E в ортостатике больше, чем у крыс, примерно в 200 раз, а у собак по сравнению с кошками - в 3 раза. Поэтому по показателю реально развиваемой мощности компенсации (W) у кроликов и собак определяются заметные преимущества по сравнению с животными с меньшими линейными размерами (крысами и кошками соответственно).

По показателю W еще более рельефными становятся различия между обезьянами и соизмеримыми с ними по линейным размерам кошками и собаками, соответственно в 25 и в 12 раз. И, практически, несоизмеримой величиной развиваемой мощности сердечно-сосудистой компенсации гидростатического фактора кровообращения, по сравнению с другими видами животных, отличается человек. С крысами это сопоставление практически неуместно, а по сравнению с обезьянами, которые наиболее приближаются к человеку по

способности поддержания циркуляторной устойчивости, реально развиваемая мощность сердечно-сосудистой компенсации в ортостатике у человека, примерно, примерно в 260 раз выше.

Проведенное сопоставление позволяет предположить сколь значимым фактором давления в процессе естественного отбора может быть гравитационный (гидростатический) фактор кровообращения и сколь совершенной должна была стать регуляция сердечно-сосудистой системы по этому фактору, чтобы смог успешно завершиться один из уникальнейших экспериментов эволюции - формирование прямохождения у человека. В этой связи вполне допустимо предположение о том, что исчезновение гигантских рептилий (динозавров) могло быть связано, прежде всего, с неспособностью данного вида животных, обладавших огромными размерами, а, следовательно, и соответствующей величиной гидростатического компонента, особенно у наиболее подвижных видов с бипедальной локомоцией, адаптироваться к гравитационному фактору кровообращения [Seymour, 1976; Ostrem, 1978].

Сопоставление степени проявляемости гидростатического фактора (Е) с устойчивостью к ортостатическому воздействию (по полупериоду снижения артериального давления – $T_{1/2}$ в минутах) подчеркивает реальные видовые различия и очень высокую (на несколько порядков большую) степень адаптации сердечно-сосудистой системы (по показателю мощности компенсации – W , усл.ед.) у приматов, особенно у человека, к гравитационному фактору кровообращения по сравнению с другими видами животных [Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988]. Ценой такой адаптации является антигравитационное напряжение ССС, являющегося основой широкого ряда патологических синдромов и состояний, характерных для видового нозологического профиля человека как прямоходящего существа (антропопатология).

3.3. Типологическая организация циркуляторного состояния ССС как гемодинамическая форма адаптации к гравитационному фактору кровообращения

Во многих работах обращалось внимание на разнонаправленность гемодинамических сдвигов [Брод Я., 1963; Ткаченко, 1979; Афонская, Карпов, Острогорский, Руда, 1981; Кравцов, Шумаков, 1982; Алмазов, Цирдин, Маслова и др., 1983; Соколов, Белова, 1983; Карпов, Ноева, 1983; Превентивная кардиология: Руководство, 1987] на те или иные воздействия, включая фармакологические, и их зависимость от исходного функционального состояния сердечно-сосудистой системы (ССС), определяемого по основным параметрам центральной гемодинамики: сократительной функции сердца (СФ), ударному объему сердца (УОС), минутному объему крови (МОК). Что касается таких интегральных показателей как артериальное давление (АД) и частота сердечных сокращений (ЧСС), то приводимые разными исследователями данные являются более или менее однозначными в определении направленности изменений этих показателей. В то же время представляет не только теоретический интерес, а, прежде всего практическое значение, анализ собственно гемодинамического механизма изменений АД. И это значение подчеркивается реальностью разнонаправленных гемодинамических сдвигов при однонаправленных изменениях АД при самых разнообразных воздействиях и состояниях организма.

Используемое в клинической практике выделение типов центральной гемодинамики по величине сердечного выброса (МОК) в клиностатике (гипо-, эу- и гиперкинетического) отражает, во-первых, объективно существующую, хотя и не всегда четко улавливаемую зависимость гемодинамической реактивности от исходного состояния кровообращения, а, во-вторых, стремление исследователей выявить маркер реактивности ССС как при нормотоническом, так и гипертоническом режимах регуляции АД [Шхвацабая, 1971; 1980; Цанкетти, 1982]. По настоящее время, правда, все и меньше в качестве основного классификатора гемодинамического типа использовалась индексированная по поверхности или массе тела величина сердечного выброса (МОК) в условиях клиностатического покоя в

положении лежа [Шхвацабая, 1981].

В то же время, по имеющимся данным [Ланг, 1950; Мясников, 1965; Гогин, Сененко, Тюрин, 1978; Шхвацабая, 1978; Рашмер, 1981; Биология старения, 1982; Власов, Окунева, 1983; Кушаковский, 1983; Коркушко, 1983; Белкания, Дарцмелия, 1986], именно данный гемодинамический параметр подвержен существенным индивидуальным конституциональным колебаниям и характеризуется выраженными половыми различиями. Очень четко проявляется возрастная динамика - МОК в размерности на единицу массы тела уменьшается на протяжении первого 50-летия жизни в два-три раза (более подробно см. в Очерке 4). Не менее значительно уменьшается сердечный выброс, как это хорошо известно, и в процессе развития гипертонической болезни.

Важно подчеркнуть, что в поисках показателя функционального состояния и маркера реактивности ССС исследователи ориентировались, как правило, на характеристики кровообращения в условиях клиностатического покоя в положении лежа, то есть в условиях минимизации функционирования ССС и действия разнообразных факторов, обычных для активного периода суток жизнедеятельности человека. И действующая в настоящее время клиническая классификация состояния кровообращения по МОК, как отмечалось выше, также ориентирована на эти условия. Вместе с тем, наиболее полно реактивные возможности ССС человека на самые разнообразные воздействия реализуются преимущественно в наиболее активный период суток в условиях той или иной формы ортостатического положения тела (сидя, стоя или при ходьбе). В этих условиях человек находится большую часть (2/3-3/4, а иногда и более) суток и всей своей жизни. И гемодинамические характеристики именно этих, определяющих видовую особенность, условий жизни человека отражают не только статические, но и реактивные параметры ССС, которые связаны с действием у прямоходящего человека гравитационного (гидростатического) фактора, наиболее постоянно и существенно изменяющего условия кровообращения в клиностатике и в ортостатике.

В оценке механизмов регуляции кровообращения в ортостатике и их видовых особенностей значительный интерес представляет рассмотрение гемодинамической структуры отмечаемых реакций ССС. В первую очередь это относится к соотношению сердечного и сосудистого компонентов регуляции кровообращения. По таким интегральным параметрам как артериальное давление и частота сердечных сокращений первичная ортостатическая регуляция у разных видов животных практически однотипна. Это, как правило, увеличение в той или иной степени частоты сердечных сокращений, кратковременное повышение артериального давления с последующим его снижением. При этом степень первичного повышения артериального давления и быстрота развивающейся гипотонии связывается с общей циркуляторной устойчивостью ССС к ортостатическому воздействию [Белкания, 1968]. При этом в ортостатике отмечается однотипная гемодинамическая реакция – снижение сердечного выброса, которое можно определить как характерную гемодинамическую реакцию для всех исследованных видов животных, отличительной особенностью которых является проноградная позная статика и четвероногая локомоция (рис. 3.5).

Если у животных–проноградов по соотношению минутного объема крови (МОК) стоя–лежа определялся только один - гипокинетический (I), характеризующийся снижением ударного и минутного объема крови (МОК), то типологическая структура функциональной организации кровообращения у приматов (обезьян и человека) представлена всеми тремя типами – гипокинетическим (I) со снижением МОК в ортостатике (<94%), эукинетическим (II) без изменений сердечного выброса (94-106%) и гиперкинетическим (III) типом с увеличением МОК (>106%) в ортостатике [Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988; 2013]. Следует подчеркнуть - адекватность типологической характеристики гемодинамики по сердечному выбросу определяется именно антропофизиологическим соотношением МОК стоя/лежа, учитывающего особую значимость гравитационного фактора кровообращения у приматов, включая человека.

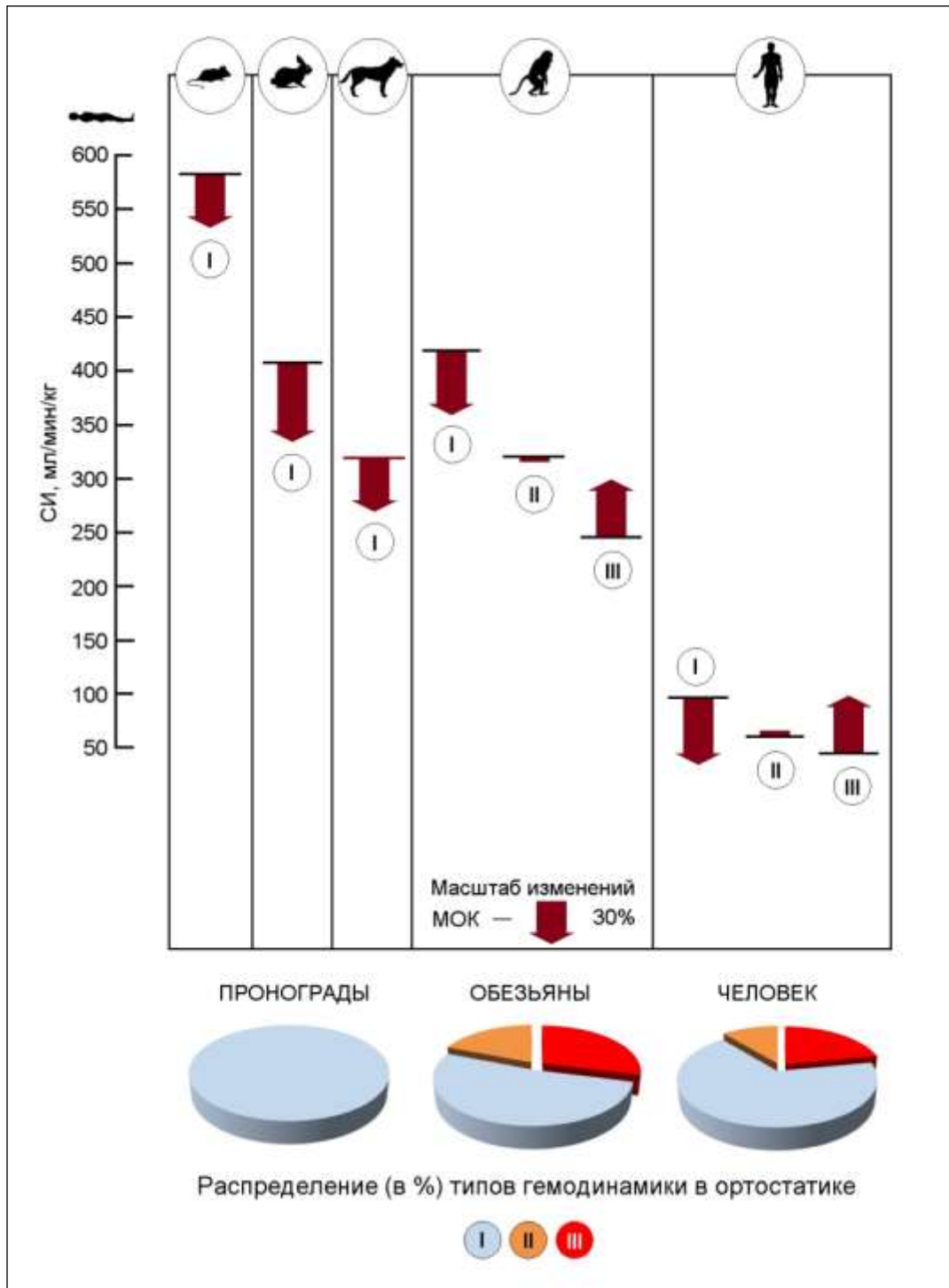


Рис. 3.5. Сравнительная характеристика типологической структуры динамической организации кровообращения у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (на рисунке – крысы, кролики, собаки) и у приматов (обезьяны и человек).

I, II и III типы гемодинамики по антропофизиологическому соотношению минутного объема крови (МОК стоя/лежа, %). Стрелкой показана направленность и величина изменений МОК (в %) в вертикальном положении тела вверх головой по отношению к величине МОК в горизонтальном положении тела у фиксированных животных и лежа у человека, принятой за 100% (масштаб изменения – 30%).

Профили типов представлены по уровням, которые соответствуют величине систолического индекса сердца ($СИ = \text{МОК} / \text{масса тела}$, мл/мин/кг) в положении тела лежа.

Очень существенной характеристикой типологической организации ССС у обезьян и человека являются реципрокные соотношения величин МОК (на рис. 3.5 по систолическому индексу – СИ, мл/кг массы тела) в ортостатике и в клиностатике (для человека в положениях стоя и лежа) как по видам животных, так и по I, II и III типам кровообращения. У животных с меньшими линейными размерами и массой тела (крысы) - большая величина СИ и, наоборот, у животных (собаки), с большими размерами и массой тела. При I типе, по сравнению с III типом, в положении лежа определяются наибольшие величины сердечного выброса (СИ и МОК) и, соответственно, меньшие величины показателей общего (ОПСС) и удельного (УПСС) периферического сопротивления сосудов. И, наоборот, при III типе в положении лежа определяются наименьшие величины сердечного выброса (по СИ, аналогично и по МОК) и наибольшие по показателям сопротивления сосудов. На рис. 3.5 это отражается ступенчатой динамикой (по СИ) переходов от I ко II и III типу. При этом обезьяны при принципиально аналогичной человеку 3-типной структуре динамической организации по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения по общим системным гемодинамическим характеристикам сердечного выброса (СИ), а также и по соответствующим показателям общего периферического сопротивления сосудов (ОПСС, УПСС) при I типе в клиностатике занимают промежуточное положение между проноградами (крысы, кролики, собаки) и человеком. У других животных в естественных условиях существования II и III типов по соотношению МОК стоя-лежа, как отмечалось выше, просто нет.

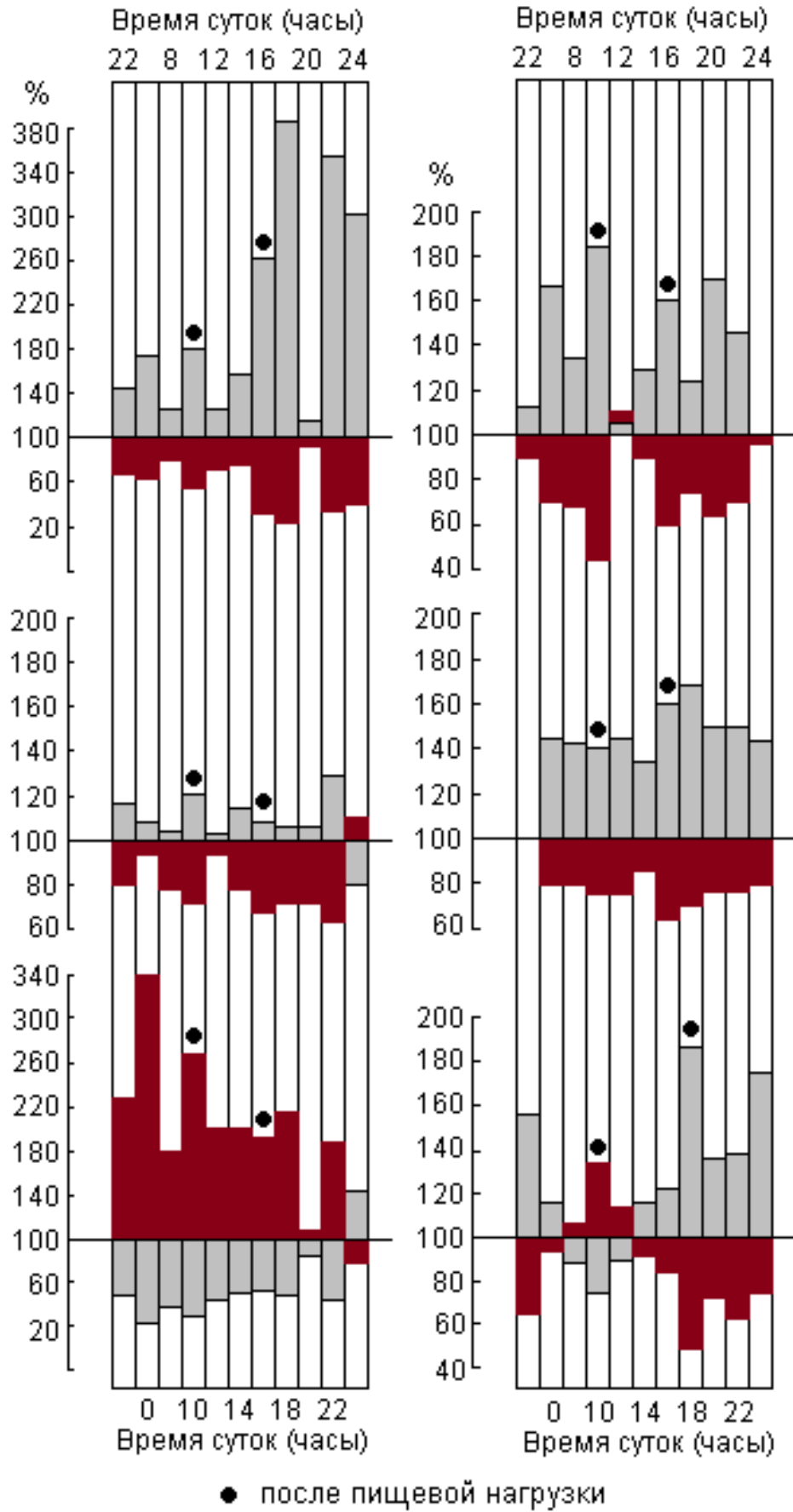
Таким образом, используемое в качестве классификатора типа динамической организации циркуляторного состояния ССС антропофизиологического соотношения по сердечному выбросу (МОК, стоя/лежа %) является, во-первых, адекватным отражением особой значимости гравитационного фактора кровообращения, особенно для человека как прямоходящего существа; а, во-вторых, интегрально учитывающей и состояние кровообращения в условиях «гравитационного покоя» (в клиностатике).

Следует отметить, что тип циркуляторного состояния ССС по антропофизиологическому соотношению сердечного выброса по минутному объему крови (МОК) «стоя/лежа» (в %) является устойчивой характеристикой и сохраняется, например, у человека на протяжении всего активного периода суток (рис. 3.6), когда человек находится в тех или иных позных условия прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе). Такая устойчивость у человека может проявляться и в более долгосрочной перспективе (несколько месяцев, лет) при сохраняющемся при том или ином соматическом состоянии постоянным циркуляторном состоянии ССС. Однако, в динамике состояния, помимо стабильности типологической характеристики (по антропофизиологическому соотношению МОК), актуальны как усиление или ослабление собственно такой характеристики, так и вероятность переходов одного типа циркуляторного состояния ССС в другой соответственно изменениям текущего соматического состояния и ССС. Так, такие проявления можно увидеть на приведенных примерах суточной динамики (см. рис. 3.6). Это и усиление (ослабление) типологической характеристики, соответственно, увеличению и уменьшению антропофизиологического соотношения по МОК (черные диаграммные столбики) и переходы из одного в другой тип циркуляторного состояния.

Рис. 3.6. Индивидуальная суточная динамика типологического профиля циркуляторного состояния ССС по минутному объему крови (МОК) и общему периферическому сопротивлению сосудов (ОПСС) в ортостатике (в %) у здоровых лиц (Белкания, Ткачук, Пухальская и др., 2003). Величина МОК и ОПСС в клиностатике (в положении лежа) принимается за 100%.

Красные столбики – МОК, серые – общее периферическое сопротивление (ОПСС).

Черными кружками показаны периоды после приема пищи. Остальные обозначения на рисунке.



Как видно из представленных на рисунке 3.6 индивидуальных примеров типологического профиля гемодинамики у людей, тип кровообращения сохранялся на протяжении всего суточного периода. Особенно четко это проявлялось при I и III типах гемодинамики – типологически крайних циркуляторных ситуациях. Относительно меньшей стабильностью характеризовался промежуточный эукинетический или II тип (на рис. 2.10, справа внизу).

В целом следует отметить лишь некоторые изменения количественных характеристик гемодинамического профиля в ортостатике на протяжении суток. В известной мере причиной тому являлось влияние приема пищи, психоэмоционального напряжения при интеллектуальной работе, физическая нагрузка и прочие бытовые факторы, которые соответствовали привычному стереотипу поведения испытуемых. Во всяком случае, по данным, представленным на рисунке, хорошо видно, что после завтрака в 09.00 часов и обеда в 15.00 часов усиливается индивидуальная типологическая характеристика (обозначено черными кружками). Это, в определенной мере, проявляет известное значение и приема пищи как одного из реальных внешних синхронизаторов суточного ритма.

Принципиально важным обстоятельством является сохранение в большинстве случаев типологической характеристики гемодинамического профиля на протяжении суток. Это позволяет определить тип гемодинамики в ортостатике как достаточно стабильную характеристику кровообращения, а методику его определения по антропофизиологическому соотношению МОК (стоя/лежа, в %) как достаточно валидную.

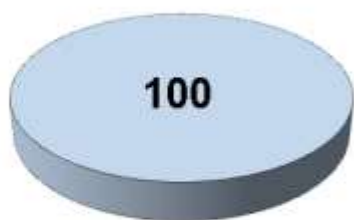
Рассмотренные сравнительно-физиологические данные свидетельствуют о том, что основной филогенетической направленностью динамической организации кровообращения по гравитационному фактору при переходе от проноградных животных с четвероногой локомоцией к приматам с их полувертикальной (обезьяны) и вертикальной (человек) позной статикой является формирование гиперкинетического типа гемодинамики с увеличением сердечного выброса именно в вертикальном положении, отражающее антигравитационного напряжение ССС.

Филогенетическая направленность (см. рис. 3.5) динамической организации по антропофизиологическому соотношению сердечного выброса (МОК стоя/лежа) – от гипокинетического состояния (I тип) и до гиперкинетического состояния в ортостатике (III тип) четко воспроизводится и в постнатальном онтогенезе, как у обезьян (рис. 3.7), так и у человека (рис. 3.8).

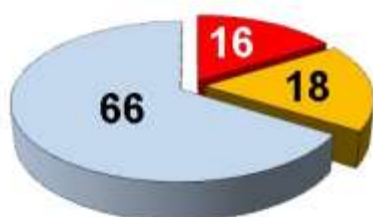
Рис. 3.7. Онтогенетическая модель возрастной динамики типологической структуры кровообращения у обезьян (макаки резус) по распределению (доля в %) типов кровообращения по соотношению МОК «ортостатика/клиноостатика».

Возрастные периоды: детство – после рождения и до 9 месяцев, подростковый – старше 9 месяцев и до 3 лет, пубертатный – старше 3 лет и до 5 лет, завершения роста - старше 5 лет и до 8 лет, зрелый – старше 8 лет.

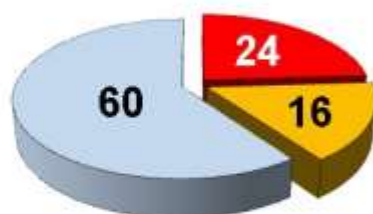
ДОЛЯ ТИПОВ ГЕМОДИНАМИКИ (в %)



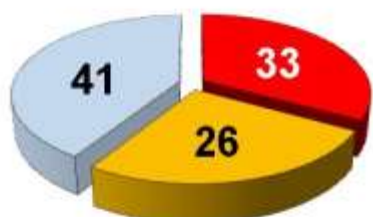
Детство



Подростковый



Пубертатный



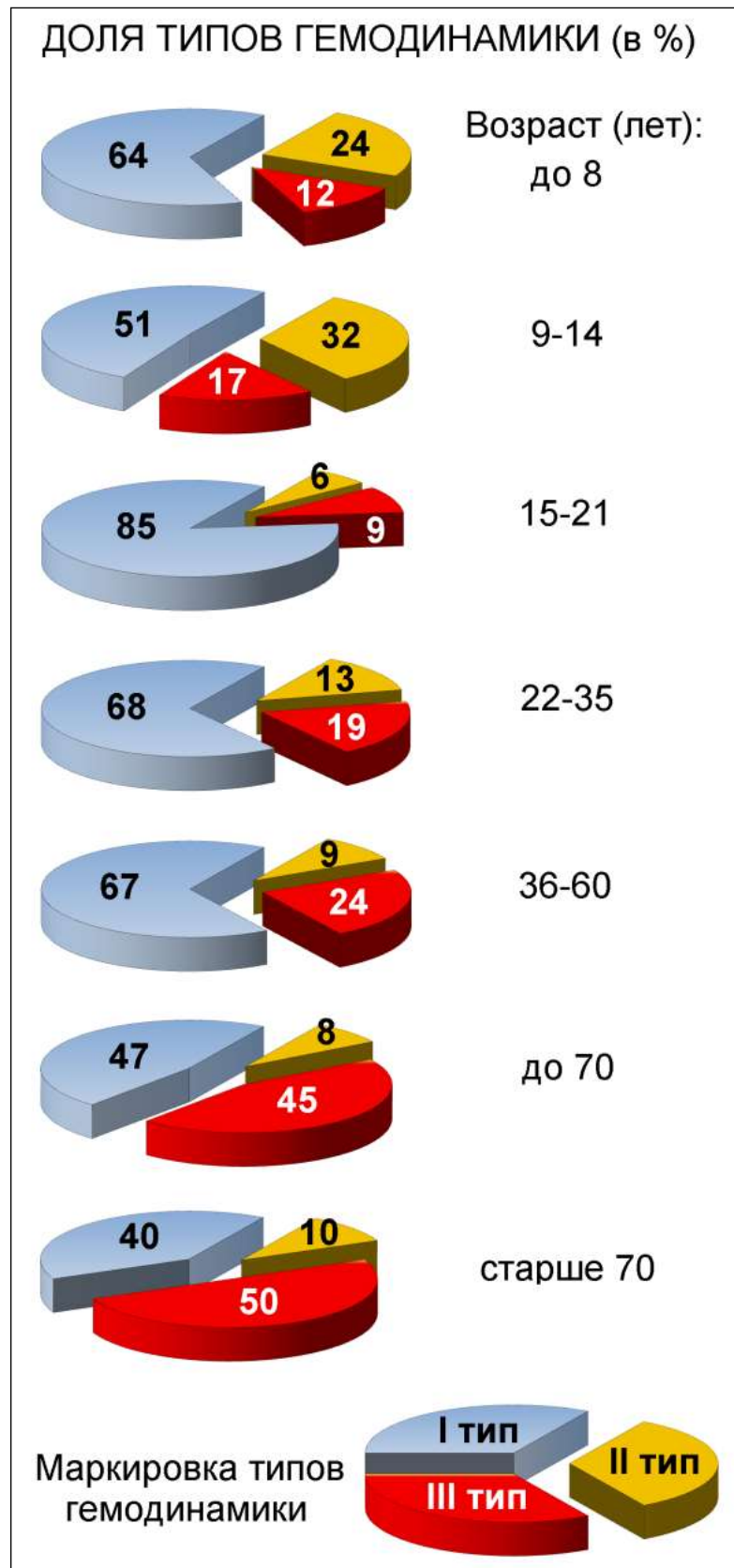
Завершение роста



Зрелый

Типы:   

Рис. 3.8. Антропогенетическая модель возрастной динамики типологической структуры кровообращения у человека (суммарно мужчины и женщины) по антропофизиологическому соотношению МОК «Стоя/Лежа».



Как видно из данных, представленных на рисунках, и у обезьян (рис. 3.7) и у человека (рис. 3.8) на протяжении постнатального онтогенеза permanently уменьшается доля гипокINETического (I) типа и четко нарастает представительство гиперкинетического состояния (III типа) в динамической организации циркуляторного состояния ССС по

гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. Такая динамика ассоциируется с филогенетическим нарастанием напряженности в регуляции сердечно-сосудистой по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения при переходе к наземному образу жизни, эволюции позно-двигательной активности – от проноградов с их четвероногой локомоцией до полу- и вертикальной статики у приматов и, наконец, прямохождения у человека. При этом общей направленностью всех наблюдаемых в фило - и онтогенезе изменений реактивных свойств ССС является совершенствование и усиление функционирования прессорных механизмов регуляции. Это находит свое отражение в нарастающем представительстве у высших млекопитающих прессорных реакций ССС в отличие от филогенетически предшествовавших видов животных [Хаютин, 1964; Хаютин, Сонинба, Лукошкова, 1977], а также в превалировании прессорного эффекта изменений артериального давления, особенно у человека, при различных воздействиях.

Данная филогенетическая направленность воспроизводится и в постнатальном онтогенезе в параллельной динамике типологической структуры организации циркуляторного состояния ССС (см. рис. 3.8) и возрастных изменений АД. Анализ сводных данных [Власов, Окунева, 1983; Власов, 1985] показал, что наибольший прирост АД выявляется на начальных этапах постнатального онтогенеза, когда осваивается прямохождение. Особенно в первые годы жизни, когда ребенок становится на ноги и начинает ходить. Дальнейшая онтогенетическая адаптация ССС к уже перманентно нарастающему действию гидростатического фактора кровообращения осуществляется параллельно ростовому увеличению линейных размеров тела и массы крови, а также при удлинении активного периода суток по мере расширения жизнедеятельности человека в условиях вертикальной позы (более подробно см. в Очерке 3).

При соблюдении естественного позного режима жизнедеятельности - $2/3$ суток, а значит, и всей жизни человек проводит в тех или иных условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе). Человек - единственное из животных существ, у которого ежедневно на протяжении всей его жизни реализуется стереотипное чередование поз стоя-лежа. После утреннего вставания и на протяжении всего дневного периода жизнедеятельности поддерживается та или иная форма вертикального положения тела (стоя, сидя, при ходьбе). Тогда как на протяжении ночного сна – это горизонтальное положение лежа.

При этом позы не являются каким-то чисто внешним и пассивным проявлением жизнедеятельности человека. Это принципиально различные энергетические состояния. Хорошо известно, что так называемый основной обмен классически определяется у человека утром натощак после просыпания в положении лежа. Тогда как это отмечено выше, энергетическая стоимость простого поддержания вертикальной позы человека составляет около половины всех его суточных энергозатрат, увеличиваясь до 70% при ослабленном и болезненном состояниях. И эта особенность настолько глубоко отражает энергетическое существо жизнедеятельности человека, что по зависимости даже основного обмена от линейных размеров тела он существенно отклоняется в сторону увеличения от кривой такой зависимости для остальных животных (см. Очерк 1, рис. 1.7 и 1.8). Это свидетельствует об очень напряженном функционировании организма, особенно скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой системы, в режиме адаптации к земной гравитации в условиях прямохождения.

Анализ суточной динамики, как постоянной составляющей возрастной, очень четко демонстрирует, что пребывание человека в вертикальном положении тела является определяющим условием длительного и стабильного поддержания АД на высоком уровне [Bevan, Honour, Stoff, 1969; Millar-Craig, Bishop, Raffery, 1978; Morris, Hastings, Boyd et al., 2013] и именно после утреннего перехода в положение стоя, независимо от других состояний организма (эмоциональное и физическое напряжение), как это видно из данных, представленных на рисунке 3.9.

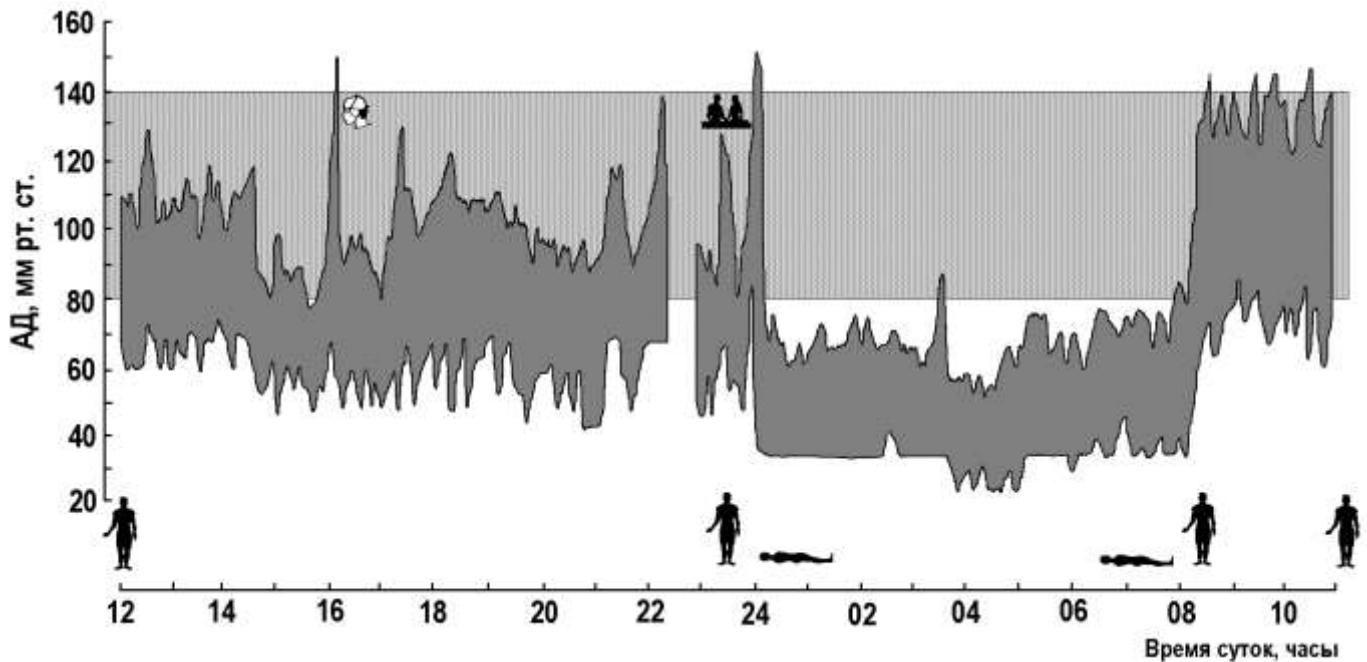


Рис. 3.9. Суточная динамика артериального давления у здорового человека при прямой и непрерывной регистрации [Bevan, Honour, Stoff, 1969].

По оси абсцисс - время суток (часы), по оси ординат – уровень АД в мм рт.ст. (темный профиль). Верхний и нижний край светлого прямоугольного поля соответствуют нормативному диапазону по АД. Фигурками (ред. авт.) обозначены поздние и бытовые условия жизнедеятельности на протяжении суток (другие пояснения см. в тексте).

Наиболее низкий уровень АД соответствует периоду сна. Резкие одномоментные приемы в 16 и 24 часа возникли: первый в связи с болевым раздражением (лечение у стоматолога), второй – при coitus.

На представленном графике суточной динамики АД (рис. 3.9) обращает на себя внимание наиболее выраженное повышение АД не просто к моменту просыпания или сразу после него, а после перехода из положения лежа в вертикальное положение, характерное для дневного двигательного режима.

Действительно, для человека характерно не просто различное положение тела на протяжении суток, а строго стереотипно синхронизированное (ночью - положение лежа, днем – различные формы ортоградной позной статики). Все это определяет положение тела (позу) как обязательный компонент двигательного образа жизни и, следовательно, как один из важнейших синхронизаторов суточного ритма у человека.

Это и есть антропофизиологический подход в биоритмологических исследованиях. Такой подход обосновывает необходимость снятия физиологической информации ночью в положении лежа, а днем в соответствующих условиях позной статики (сидя, стоя). Несоблюдение этого условия может нивелировать реальную гемодинамическую ситуацию, связанную с положением тела и влиянием гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения. Более того, может привести к получению ложной информации.

В то же время при соблюдении антропофизиологического подхода можно увидеть, что «сильно» связанные с позой тела изменения перекрывают влияние других факторов. Так, например, на рисунке 3.10 приводятся данные по самоизмерению АД (здоровый мужчина, 40 лет) на протяжении суток – в дневное время с интервалом 15 минут, а в ночной период ежечасно. По дневному периоду суток почасовые данные приведены как средние, соответственно по 4-м измерениям. Все измерения проводились в тех позных условиях, которые были естественными для текущего момента жизнедеятельности (на рисунке обозначены фигурками). Конечно же, в такой постановке исследования неизбежно

присутствовал, особенно в наиболее активный по количеству измерений дневной период суток, и психоэмоциональный (постоянный контроль времени), и двигательный (манипуляции, связанные с измерением АД) компоненты. Тем не менее, как и в рассмотренном выше исследовании суточной динамики АД (см. рис. 3.9), и в этих условиях сохранялся рассмотренный тренд суточной динамики уровня артериального давления и сохранялась большая амплитуда суточных колебаний систолического (35 мм рт.ст.) и диастолического (32 мм рт.ст.) – на рисунке 3.10, справа.

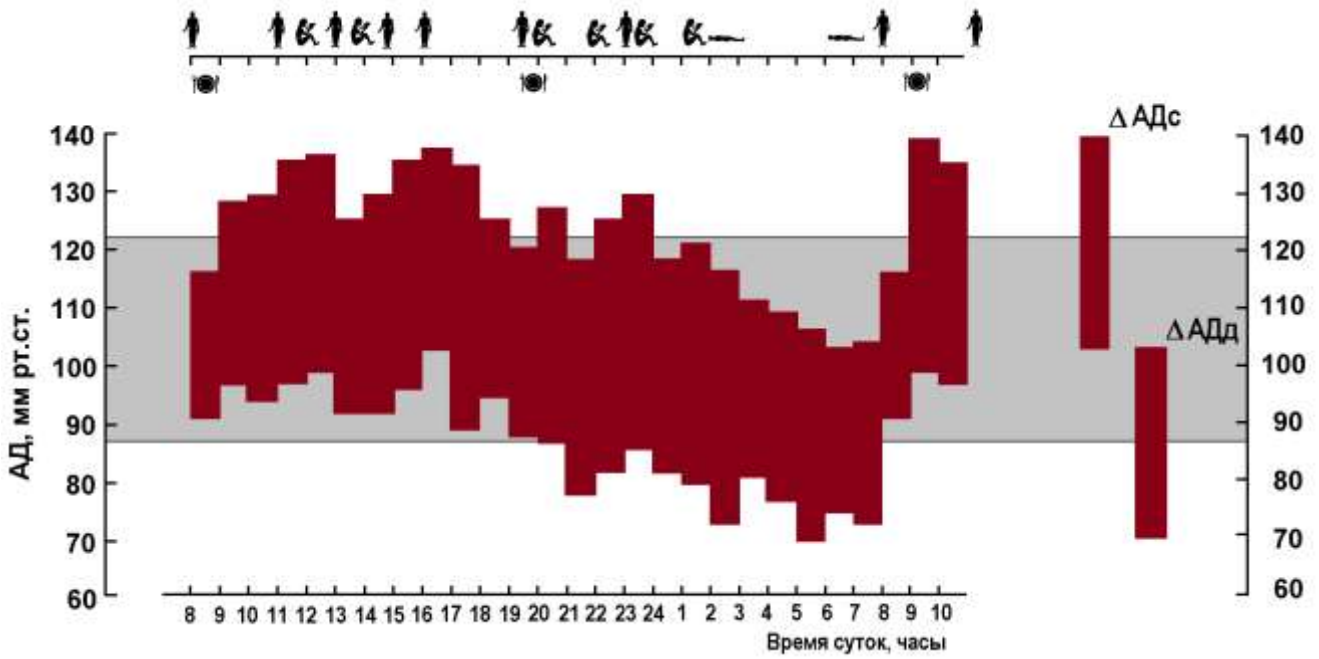


Рис. 3.10. Суточная динамика систолического (АДс) и диастолического (АДд) артериального давления при самоизмерении в естественных поздних условиях обычного двигательного режима (Белкания, Ткачук, Пухальска и др., 2003).

По оси абсцисс - время суток (часы), по оси ординат – уровень АД в мм рт.ст. (красный профиль). Верхний и нижний край серого прямоугольного поля соответствуют среднесуточной величине, соответственно систолического и диастолического АД: $\Delta\text{АДс}$ и $\Delta\text{АДд}$ – суточная амплитуда. Фигурками обозначены поздние и бытовые условия жизнедеятельности на протяжении суток.

Переход в вертикальное положение тела даже без какой-либо дополнительной активности сопровождается кардинальными изменениями практически во всех системах организма и является принципиально отличным от положения лежа. Особенно нагрузочным прямохождение, как основное биологическое качество человека, является для сердечно-сосудистой системы (гидростатический или гравитационный фактор кровообращения) и для осевых структур скелета и мышечной системы (весовая нагрузка и поддержание равновесия тела). Очевидным отражением этого является и наибольшее перманентное повышение АД в первую половину дня сразу после утреннего перехода в положение стоя. Результатом исключительного функционального (антигравитационного) напряжения, в первую очередь сердечно-сосудистой системы, является развивающееся к концу дня утомление, что отражается и постепенным перманентным снижением АД. При этом такой суточный тренд динамики изменений АД сохраняется, как у здоровых людей с нормотензивным режимом ССС по АД, так и при гипертензивном режиме (рис. 3.11).

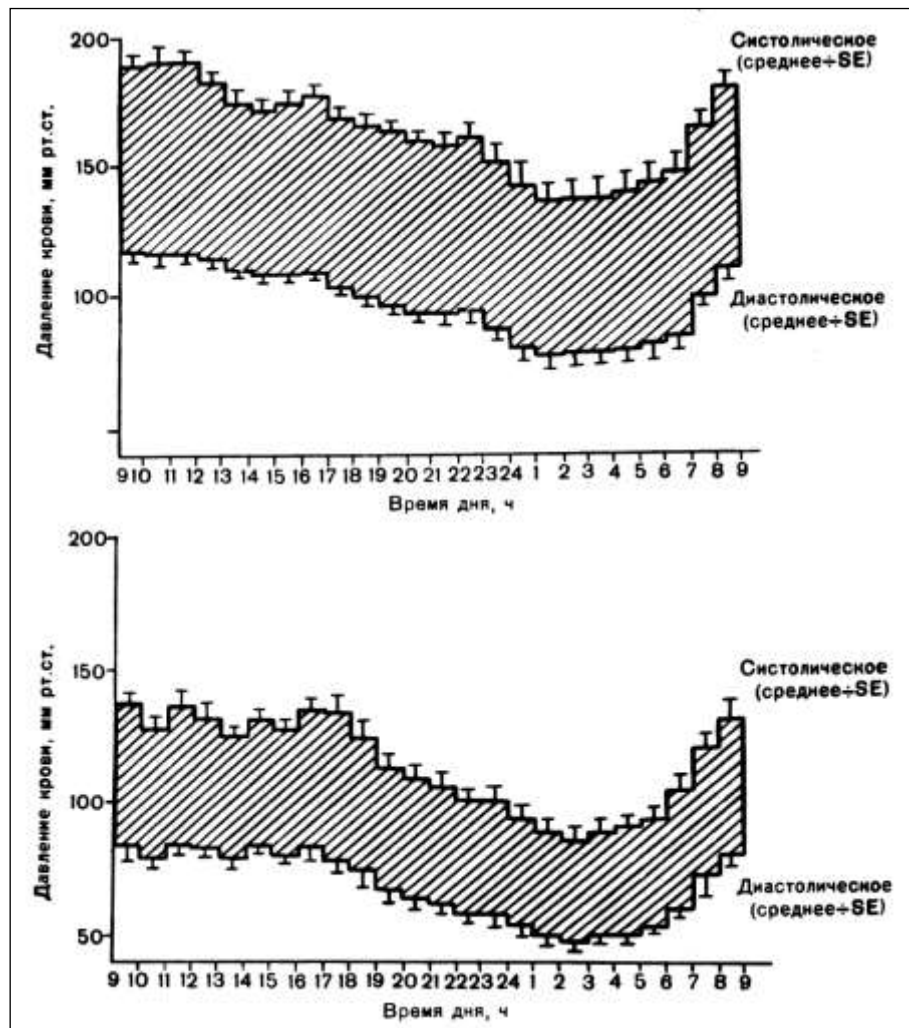


Рис. 3.11. Почасовое среднее систолическое и диастолическое давление крови на протяжении суток (в течение 24 часов) у больных гипертонией без лечения (вверху) и у нормотензивных пациентов (внизу). Приведено по Муртек, Fommelt (1976).

Понятно, что дополнительные нагрузочные условия или болезненные состояния организма способствуют ускорению развития такого утомления. Именно такое утомление является основой возникающего бессознательного или осознанного стремления организма к отдыху. И, главное, такой отдых недостижим, если человек не перейдет в положение лежа. Должна быть крайняя степень утомления и исключительные обстоятельства, чтобы человек смог уснуть стоя или сидя. Во всяком случае, сон в этих условиях всегда является суррогатом нормального отдыха.

Таким образом, поза тела, с одной стороны, является для человека, как прямоходящего существа, важнейшим - первого порядка синхронизатором первой фазы суточного ритма – перехода к активному периоду жизнедеятельности в условиях прямохождения. С другой стороны, развивающееся утомление вследствие антигравитационного напряжения, в первую очередь, ССС является внутренним синхронизатором для второй фазы суточного ритма – переход к пассивному периоду в условиях положения лежа. Все дополнительные нагрузки, которые накладываются на состояние в активном периоде суток, усиливают проявление утомления и актуализируют смену позы вплоть до «пассивного падения».

С позиций антропофизиологического подхода рассмотренные и имеющиеся материалы (Белкания, Ткачук, Пухальска, Корольчук, 2003; Белкания, Ткачук, Пухальска и др., 2003) раскрывают значение позы тела как важнейшего синхронизатора суточного ритма. Причем,

именно перехода в вертикальное положение тела (внешняя синхронизация) и нахождение на протяжении активного периода суток в поздних условиях прямостояния и прямохождения вплоть до развития утомления (внутренняя синхронизация). Это и позволяет определить поздние условия прямохождения как синхронизатор суточного ритма первого и второго порядка и как принципиально важное филогенетическое приобретение адаптации человека, как прямоходящего существа, к земной гравитации. И суточный ритм поздних условий жизнедеятельности человека, как прямоходящего существа, кардинально выделяет его из ряда млекопитающих с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, жестко подчиненных циркадианному ритму.

Взаимосвязь поэтапного формирования позной статики и возрастного повышения АД в постнатальном онтогенезе у человека (подробнее см. в Очерк 4), а также суточного позного двигательного режима и динамики АД свидетельствует о существенном значении регуляции кровообращения по гравитационному фактору в формировании прессорных характеристик ССС. Это прослеживается при сравнительном рассмотрении видовых особенностей гемодинамики в ортостатике у животных с разным характером позной статики и особенно подчеркивается при артериальной гипертензии (рис. 3.12).

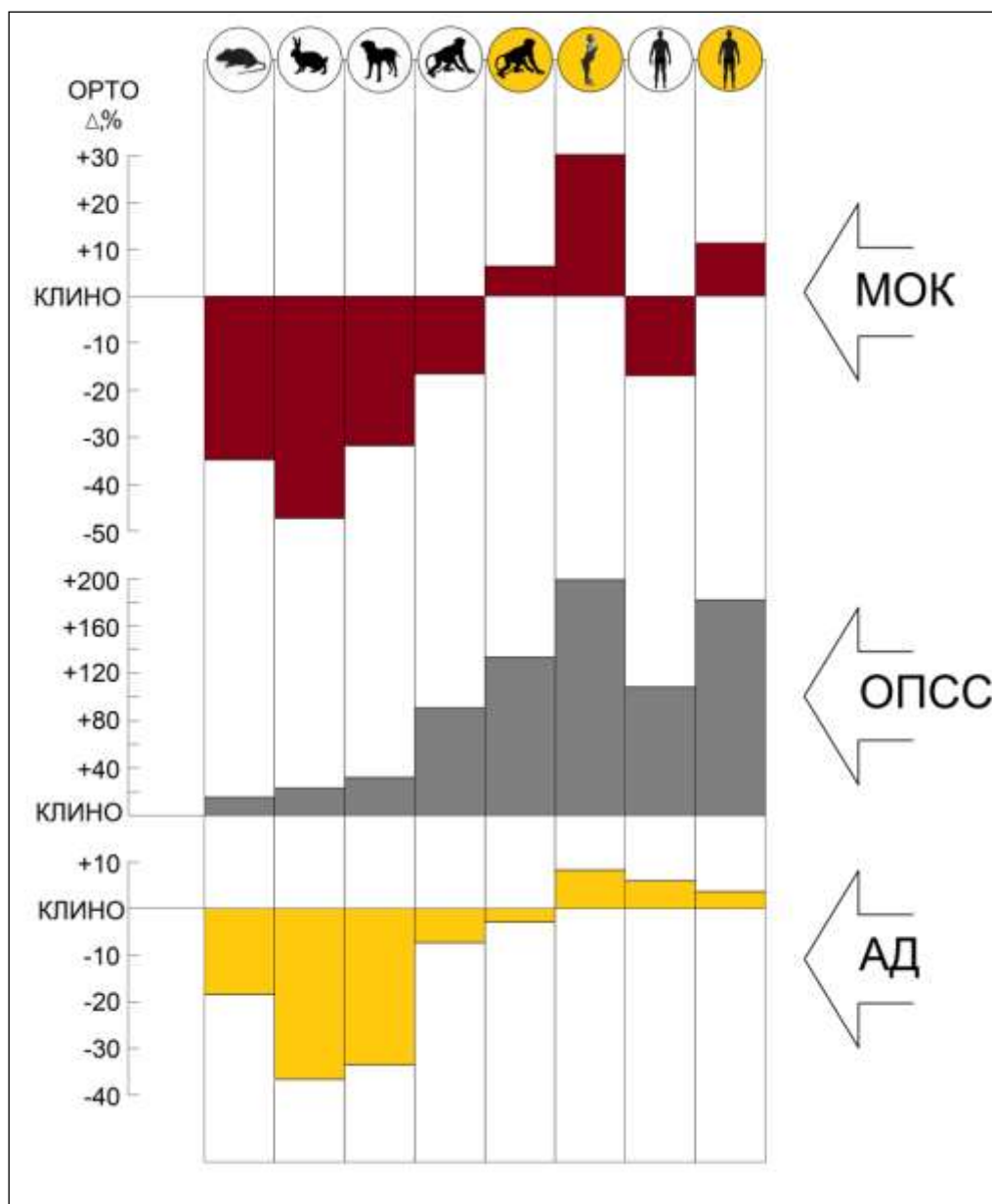


Рис. 3.12. Сравнительная характеристика общих гемодинамических сдвигов в ортостатике

у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (крысы, кролики, собаки) приматов с полувертикальной (обезьяны) и вертикальной (обезьяны-бипеды, человек) позной статикой .

МОК – минутный объем крови, ОПСС – общее периферическое сопротивление крови, АД – среднее артериальное давление. Изменения параметров гемодинамики даются по разнице (Δ , %) в ортостатике (ОРТО) относительно их величины в клиностатике (КЛИНО), принятой за 100%.

Белый фон силуэтов животных и человека – нормотензивное состояние, оранжевый фон – при артериальной гипертензии у обезьян в обычных условиях содержания, обезьян в условиях экспериментальной бипедии и у человека.

Сравнительный физиологический анализ типологических особенностей регуляции гемодинамики в ортостатике, как отмечалось выше, выявил и другое важное видовое отличие динамической организации ортостатической регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения (см. рис. 3.5). У всех животных-проноградов (крыс, кроликов и собак) при нормотензивном режиме регуляции АД отмечается только один - гипокинетический (I) тип изменений сердечного выброса в ортостатике, характеризующийся снижением ударного и минутного объема крови. Тогда как у приматов (человек и обезьяны) представлены все три типа: гипокинетический (I), эукинетический (II) и гиперкинетический (III). Причем, относительное распределение этих типов у обезьян и человека хорошо совпадает (рис. 3.5), т.е. у представителей одного систематического отряда приматов, для которых характерна полувертикальная и ортоградная позная статика и высокая циркуляторная устойчивость к гравитационному фактору кровообращения, выявляется и идентичная типологическая структура гемодинамики в ортостатике. Полученные данные свидетельствуют о том, что основной филогенетической направленностью организации ортостатической регуляции ССС при переходе от проноградов к приматам является формирование гиперкинетического типа гемодинамики.

Данная направленность, как отмечалось выше, воспроизводится у приматов и в онтогенезе. Так, например, у обезьян в периоде детства отмечался только один - гипокинетический тип гемодинамики в ортостатике (см. рис. 3.7). В последующих периодах роста соответственно возрастному повышению АД и ОПСС на фоне снижения СИ параллельно уменьшению представительства I или гипокинетического типа, отмечается четкое увеличение относительного представительства III или гиперкинетического типа гемодинамики в ортостатике. Аналогичная возрастная направленность отмечается и у человека (см. рис. 3.8).

При сравнительном сопоставлении гемодинамических сдвигов в ортостатике у животных с проноградной позной статикой (крысы, кролики, кошки, собаки) и приматов (человек, обезьяны), включая обезьян-бипедов, а также людей и обезьян с артериальной гипертензией, достаточно четко определяется отмеченная выше филогенетическая и онтогенетическая направленность перехода к гиперкинетическому состоянию по усредненной (суммарно по всем трем типам) величине МОК и усиление прессорной регуляции ССС по АД и ОПСС в ортостатике (см. рис. 3.12). Причем, эта направленность четко определяется и при переходе от нормотензивного к гипертензивному (артериальная гипертензия) состоянию, как у обезьян, так и у человека.

На представленном рисунке 3.12 видно, что в сравнительном ряду млекопитающих от проноградов (крысы, кролики, собаки) до приматов (обезьяны, человек) при нормотензивном режиме регуляции ССС в ортостатике четко уменьшается выраженность снижения сердечного выброса (МОК) с параллельным усилением сосудистого компонента регуляции (по увеличению ОПСС). Результирующей такой направленности изменений является повышение циркуляторной устойчивости в ортостатике. Последнее проявляется, как это видно из рисунка 3.12, в сравнительном уменьшении степени снижения АД от проноградов до приматов, а так же, как это отмечалось выше, в увеличении времени

полупериода снижения АД и мощности компенсации гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения (см. рис. 3.4).

Важно отметить, что направленность изменений гемодинамической регуляции в ортостатике достаточно четко совпадает с вышеописанной филогенетической направленностью этой регуляции. Причем, подчеркивается гипертоническая (по ОПСС) и гиперкинетическая (по МОК) характеристики такой направленности. Это хорошо видно по переходу от снижения МОК к его повышению в ортостатике у обезьян и человека с артериальной гипертонией по сравнению в нормотензивным состоянием. Такой переход сопровождается и параллельным значительным увеличением прироста ОПСС.

Последнее проявляется, как это видно из рис.3.12 в сравнительном уменьшении степени снижения АД от проноградов до приматов, а так же, как это отмечалось выше, в увеличении времени полупериода снижения АД и мощности компенсации гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения (см. рис.3.4).

Особенно выраженным усилением гиперкинетической и гипертонической характеристик отличается ССС у обезьян-бипедов. На это следует обратить особое внимание, так как по постановке эксперимента с экспериментальной бипедией (Белкания, Дарцмелия, 1983, 1984; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990) фактически усиливается влияние гидростатического фактора кровообращения. Именно того фактора, который лежит в основе прослеженной направленности адаптации ССС в сравнительном ряду животных от проноградов до приматов с их ортоградной позной статикой и прямохождением. Помимо этого, следует учесть то обстоятельство, что у обезьян в условиях экспериментальной бипедии формируется стабильная артериальная гипертония. Не вдаваясь пока в обсуждение вопроса о том, является ли артериальная гипертония непосредственным проявлением адаптации ССС к усилившемуся действию гидростатического фактора кровообращения или следствием других экспериментальных условий (подробнее см. в Очерке 8), важно подчеркнуть, что у обезьян-бипедов еще более рельефно подчеркивается отмеченная филогенетическая направленность изменений гемодинамической регуляции в ортостатике.

Как показали проведенные исследования, эта направленность реализуется в возрастной динамике изменений функциональных характеристик ССС, в изменениях регуляции гемодинамики при переходе от нормотензивного к гипертензивному режиму регуляции, а также в функциональных проявлениях адаптации ССС к условиям экспериментальной бипедии. Основным проявлением данной направленности является усиление гиперкинетической и гипертонической характеристик регуляции кровообращения в ортостатике.

Иное проявление этой направленности определяется при сравнительной характеристике сердечного выброса в клиностатике у нормотензивных животных и человека. На рисунке 3.13 хорошо видно, что соответственно увеличению линейных размеров тела животных СИ уменьшается, однако эта взаимосвязь не является одномерной. В противном случае обезьяны по величине СИ должны были, по-видимому, расположиться между кроликами и собаками. Это позволяет предположить влияние еще какого-то фактора. Таковым, на наш взгляд, является гравитационный (гидростатический) фактор кровообращения, адаптация ССС к которому и сопровождается отмеченным сдвигом по СИ. Еще более низкими величинами СИ в клиностатике характеризуется человек. Важно отметить, что соответственно прогрессирующему снижению СИ в рассматриваемом сравнительном ряду отмечается нарастающее увеличение УПСС. Прямое, на представленной кривой зависимости между СИ и УПСС хорошо видно, что приматам соответствует зона этой кривой, которая характеризуется наибольшим приростом УПСС на единицу снижения СИ. Последнее отражает параллельное сравнительной гипокинетической направленности изменений сердечного выброса усиление гипертонических характеристик функционального состояния ССС в клиностатике.

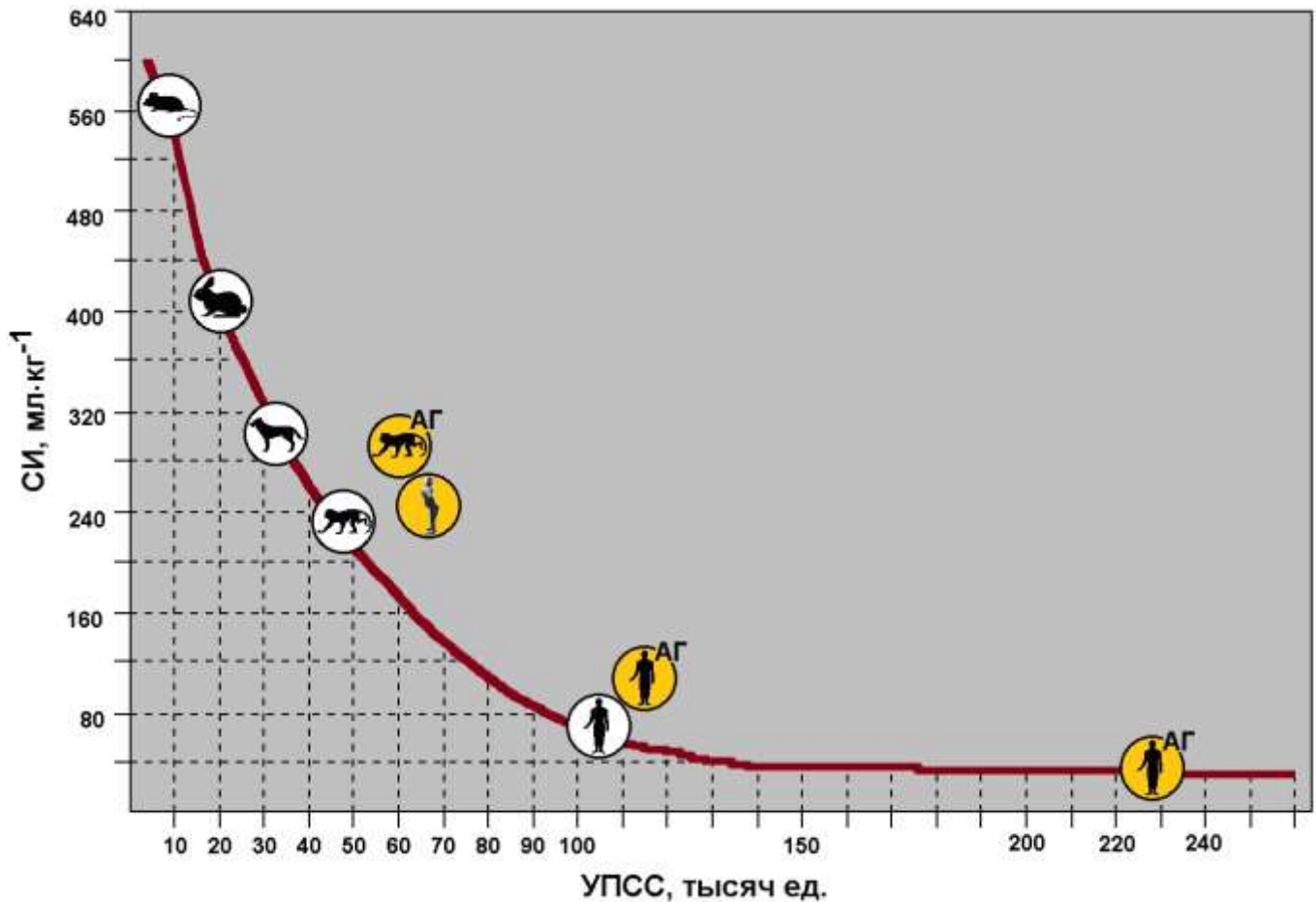


Рис. 3.13. Сравнительная характеристика зависимости между сердечным выбросом (СИ) и периферическим сопротивлением сосудов (УПСС) в клиностаике у проноградов и приматов.

СИ – систолический индекс (МОК на массу тела, мл·кг⁻¹), УПСС – показатель удельного периферического сопротивления сосудов (ед).

Белый фон кружков с силуэтами животных и человека – нормотензивное состояние, оранжевый фон – при артериальной гипертензии (АГ) у обезьян в обычных условиях содержания, обезьян в условиях экспериментальной бипедии и у человека.

Обращает на себя внимание однонаправленный сдвиг зависимости между СИ и УПСС у обезьян и человека с артериальной гипертензией и у обезьян-бипедов относительно нормотензивного состояния. При этом артериальная гипертензия у обезьян характеризуется усилением как гипертензионной (увеличение УПСС), так и гиперкинетической (увеличение СИ) составляющих этой зависимости. Если рассматривать среднюю характеристику выборки людей с артериальной гипертензией (крайняя фигура в правой части рисунка), то она совпадает с общей кривой зависимости между СИ и УПСС, в левой части которой располагаются животные и человек с нормальным АД. Это, в известной мере, может свидетельствовать о том, что переход на гипертензивный режим регуляции ССС по одному из основных гемодинамических соотношений лежит в пределах общей филогенетической направленности изменений взаимосвязи между УПСС и СИ. Следует обратить внимание на то, что основной особенностью правой части рассматриваемой кривой является нарастающее уменьшение степени снижения СИ с последующей стабилизацией величины СИ в клиностаике на практически неизменяемом минимальном уровне.

Если рассматривать формируемую при артериальной гипертензии зависимость между СИ и УПСС как проявление адаптации ССС, то ее направленностью является ограничение степени снижения сердечного выброса. Предшествует же данному проявлению практически

идентичная с таковой у обезьян гиперкинетическая направленность изменений взаимосвязи СИ и УПСС. Это хорошо видно по сдвигу данной зависимости для человека при артериальной гипертонии относительно нормотензивного состояния при примерно одинаковых величинах СИ (см. рис. 3.13). Для сопоставления использована средняя величина СИ и УПСС по выборке людей с нормальным АД и средняя величина по группе с соответственно равными значениями СИ и УПСС из выборки людей с артериальной гипертонией (на рис. 3.13 средняя часть кривой).

Очень четкими определяются различия между животными-проноградами и приматами по направленности изменений зависимости СИ–УПСС в ортостатике (рис. 3.14). У всех проноградов (крыс, кроликов и собак) эта зависимость, по сравнению с клиностатической характеристикой, резко сдвигается в сторону уменьшения СИ при несоответственно малом увеличении УПСС. Полностью противоположен сдвиг зависимости СИ-УПСС по приматам. При этом определяются особенности этого сдвига у обезьян и человека с нормотензивным режимом регуляции ССС по сравнению с артериальной гипертонией. При нормотонии значительно менее выраженному снижению СИ, по сравнению с проноградами, соответствует очень выраженное и нарастающее от обезьяны до человека увеличение УПСС.

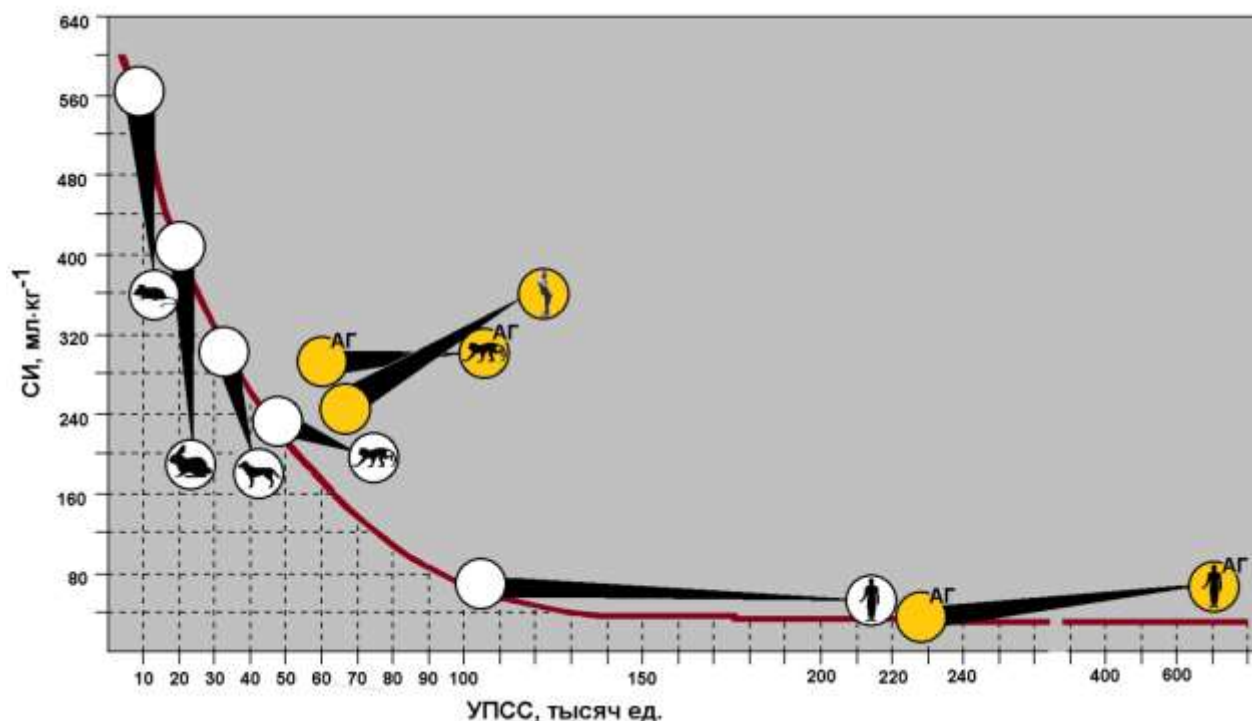


Рис. 3.14. Сравнительная характеристика зависимости между сердечным выбросом (СИ) и периферическим сопротивлением сосудов (УПСС) в ортостатике у проноградов и приматов.

Белый фон кружков с силуэтами животных и человека – нормотензивное состояние, оранжевый фон – при артериальной гипертонии (АГ) у обезьян в обычных условиях содержания, обезьян в условиях экспериментальной бипедии и у человека.

Следует подчеркнуть, что отмеченное у нормотензивных обезьян и человека среднее (без учета типа) снижение сердечного выброса в ортостатике по направленности изменения несет в себе определенные черты сходства с изменениями сердечного выброса у проноградов. Однако несравненно более высокий прирост УПСС в ортостатике отражает качественно иную видовую характеристику ССС у приматов. Эта характеристика еще более четко подчеркивается по направленности изменений СИ и УПСС у обезьян и человека с артериальной гипертонией. Особенно рельефно гиперкинетическая и гипертоническая направленность изменений зависимости СИ и УПСС в ортостатике выявляется у обезьян-

бипедов.

Не менее четко отмеченная направленность по усилению гиперкинетической составляющей выявляется при переходе от нормотензивного к гипертензивному режиму регуляции АД и по относительному представительству типов кровообращения в ортостатике (рис. 3.15). Соотношение (в %) гипо-, эу- и гиперкинетического состояний представлено соответственно у нормотензивных обезьян – 52%, 19% и 29%, у обезьян со спонтанной артериальной гипертонией – 31%, 33% и 36%, у обезьян-бипедов - 14%, 16% и 70%, у людей с нормальным АД – 67%, 11% и 22% и с гипертензивной болезнью – 43%, 12% и 45%. У нормотензивных крыс, кроликов и собак, как отмечалось выше, выявлялся только гипокинетический тип (100%). Тогда как в случаях с гипертензивным состоянием у этих животных так же определялся и гиперкинетический (III) тип регуляции кровообращения.

Не случайно при формировании и артериальной гипертонии, патогенетической основой которой является перманентно накапливаемое антигравитационное напряжение ССС (Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990), параллельно усилению прессорной установки нарастает представительство гиперкинетического состояния в ортостатике при III типе по антропофизиологическому соотношению по МОК (стоя/лежа) как у обезьян, так и человека (см. рис. 3.15). И особенно выражено такая направленность проявляется у обезьян в условиях экспериментальной бипедии.

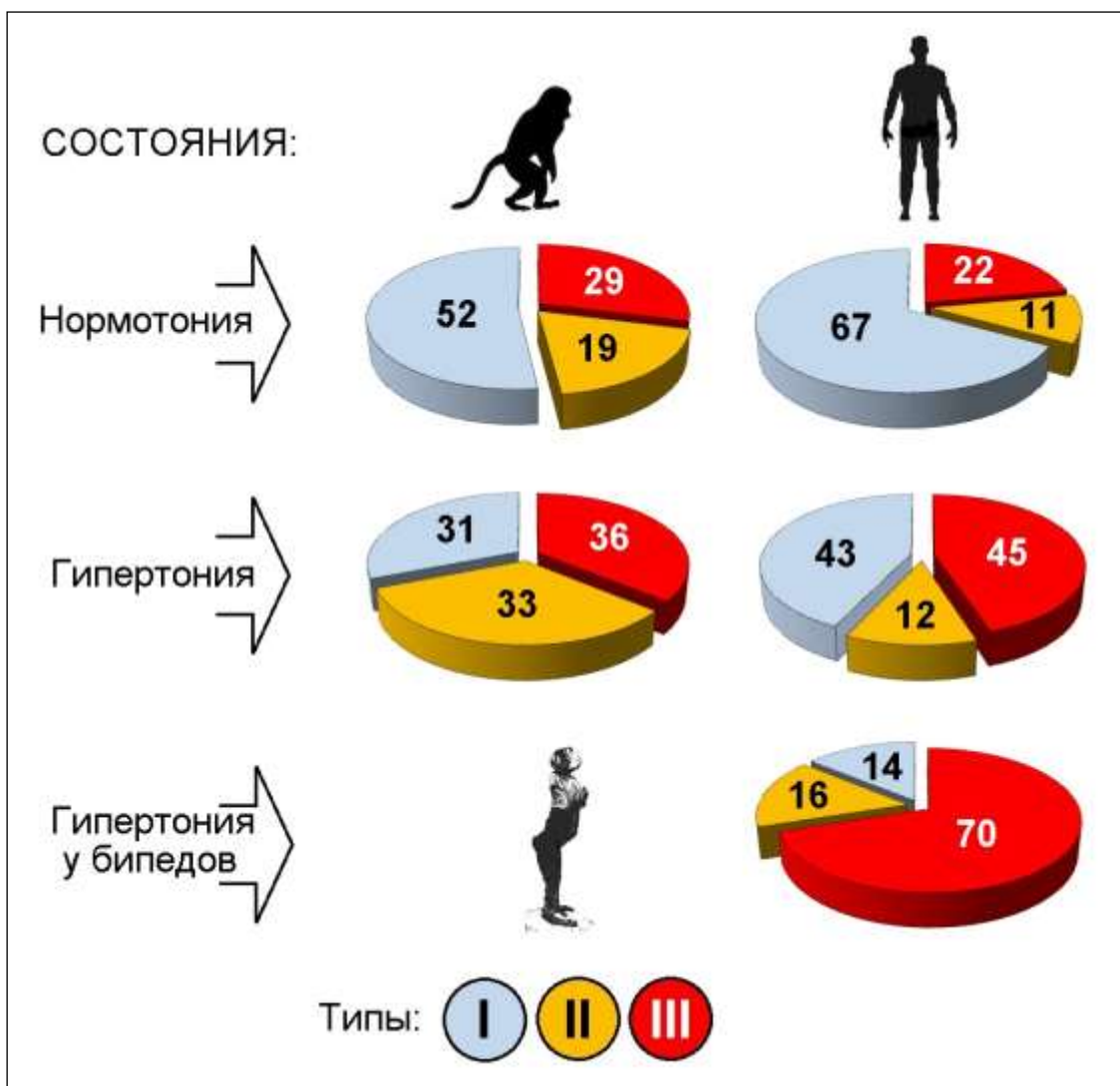


Рис. 3.15. Типологическая структура циркуляторного состояния ССС по антропофизиологическому соотношению сердечного выброса (МОК ортостатика/клиноостатика, %) у обезьян и человека при нормотоническом и

гипертоническом режимах артериального давления

Цифрами обозначена доля (в %) гипокINETического или I типа, эукинетического или II и гиперкинетического или III типа по выборке.

Таким образом, отмеченная выше филогенетическая направленность формирования типологических особенностей регуляции кровообращения в ортостатике, которая характеризуется усилением гипертонической и гиперкинетической характеристик ССС параллельно повышению АД, воспроизводится у человека и обезьян, а также у проноградных животных, и при переходе от нормотензивного к гипертензивному режиму регуляции АД. Особенно выражено эта направленность проявляется в процессе функциональной адаптации ССС к гравитационному фактору кровообращения и формирования артериальной гипертонии у обезьян в условиях экспериментальной бипедии (подробнее см. в Очерке 8). На это следует обратить особое внимание, так как по постановке эксперимента с бипедией (более подробно см. в Очерке 8) фактически усиливается напряженность регуляции ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. Именно того фактора, который лежит в основе прослеженной направленности адаптации ССС в сравнительном ряду животных от проноградов до приматов с их ортоградной позной статикой и прямохождением. Помимо этого, следует учесть то обстоятельство, что у обезьян в условиях экспериментальной бипедии формируется стабильная артериальная гипертония (Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988). Не вдаваясь пока в обсуждение вопроса о том, является ли артериальная гипертония непосредственным проявлением адаптации ССС к усилившемуся действию гидростатического фактора кровообращения или следствием других экспериментальных условий, важно подчеркнуть, что у обезьян-бипедов еще более рельефно подчеркивается отмеченная филогенетическая направленность изменений гемодинамической регуляции в ортостатике.

Проведенный сравнительный анализ функциональных характеристик ССС и гемодинамических отношений в клиностатике и ортостатике выявляет принципиальные отличия ССС приматов (обезьяна, человек) от проноградных животных (крыса, кролик, собака). При этом, как показали полученные данные, основной видовой характеристикой приматов является определенная типологическая организация регуляции гемодинамики в ортостатике. Важно подчеркнуть, что практически идентичные по гемодинамической характеристике типы кровообращения (гипо-, эу- и гиперкинетический) выявляются у обезьян и человека при нормотоническом режиме регуляции ССС и воспроизводятся в аналогичном соответствии при артериальной гипертонии.

При этом следует отметить, что выявленные гемодинамические типы не являются статической характеристикой, а отражает характерные динамические состояния кровообращения в клиностатике и ортостатике. Свидетельством тому являются данные [Дарцмелия, 1984; Дарцмелия, Белкания, 1985; Дарцмелия, Белкания, Демин, 1985; Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987; Галустян, 1987] о том, что именно типологическая организация регуляции гемодинамики в ортостатике определяет разнонаправленность гемодинамических сдвигов в клиностатике и ортостатике на разнообразные воздействия и зависимость направленности этих сдвигов от типов регуляции кровообращения в ортостатике. Это позволило определить последние в качестве маркера реактивности ССС [Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987].

Именно типологическая организация регуляции по гидростатическому фактору кровообращения определяет видовые отличия реактивности ССС приматов от животных с проноградной позной статикой и отражает филогенетическую и онтогенетическую дивергентность развития ССС у животных и человека. Проведенный сравнительный анализ показывает, что на этапах филогенетического развития ССС обезьяны занимает промежуточное положение между животными-проноградами и прямоходящим человеком. Сближает обезьян и человека принципиально аналогичная типологическая организация

регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения. При этом общей видовой физиологической основой функциональной организации ССС у обезьян и человека является естественная для них полу- и вертикальная позная статика, которая определяет, по сравнению с проноградными животными, относительно большую величину и экспозицию воздействия на ССС гидростатического фактора. Именно по отношению к этому фактору, прежде всего филогенетически реализуется видовая направленность развития ССС у приматов.

Усиление прессорной установки в регуляции циркуляторного состояния ССС и формирование III типа динамической организации гемодинамики с гиперкинетической установкой по насосной функции в ортостатике носит, безусловно, адаптивный характер, обеспечивая у человека компенсацию гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения и необходимую перфузию, в первую очередь, головного мозга для гемодинамического обеспечения активной жизнедеятельности, которая проходит преимущественно в тех или иных условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе). Однако, наступающая перестройка гемодинамического состояния сопровождается и определенными циркуляторными ограничениями как в ортостатическом положении, так и в клиностатике (Puchalska, Belkania, 2006; Багрий, Диленян, Белкания, 2013; Диленян, Белкания, Багрий и др., 2014). И это, помимо базового главного последствия антигравитационного напряжения ССС в процессе онтогенетической адаптации – от утомления и до формирования артериальной гипертонии и связанного с ней целого комплекса видоспецифических патологических состояний, характерных для нозологического профиля человека (антропатология).

3.4. Антропофизиологическая основа видового стереотипа реактивности сердечно-сосудистой системы у приматов.

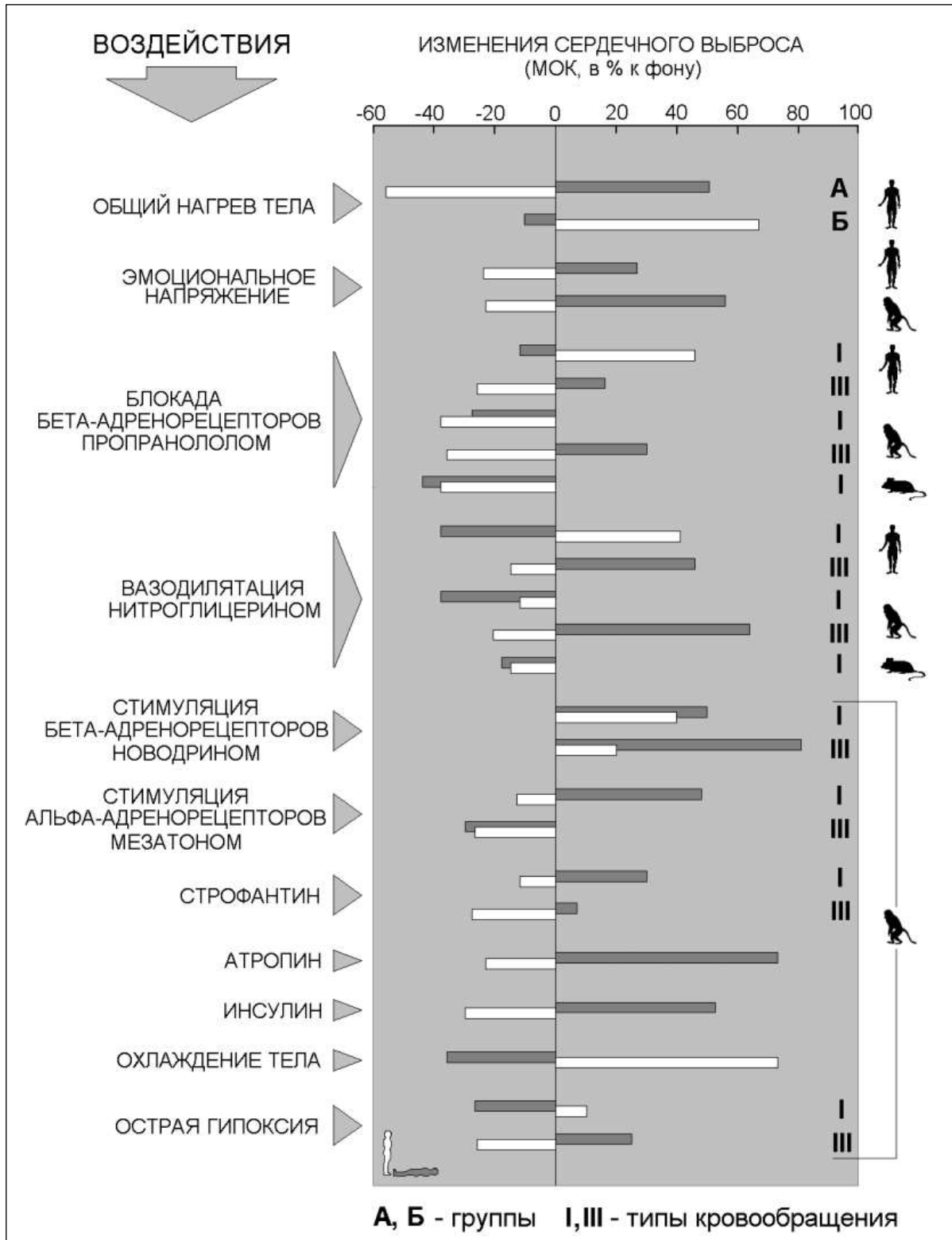
Рассмотренные видовые особенности ССС в клиностатике (в положении лежа) и в ортостатике (в положении стоя) и различия типологической организации циркуляторного состояния ССС с учетом регуляции по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения (по соотношению сердечного выброса – МОК «ортостатика-клиностатика», %), с одной стороны, у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией и, с другой стороны, у приматов с их полувертикальной у обезьян и вертикальной у человека позной статикой определяют не только принципиальные различия по базовым состояниям ССС – клиностатика и ортостатика, а и по гемодинамической реактивности в этих состояниях на самые разнообразные воздействия. При этом различия гемодинамической реактивности определяются по двум составляющим. Первая – различия между гемодинамическими сдвигами на то или иное воздействие по альтернативным положениям тела – в клиностатике и в ортостатике (позная составляющая), а вторая – с учетом положения тела (клиностатика-ортостатика) по трем типам динамической организации циркуляторного состояния ССС (типологическая составляющая). Последние идентифицируются по «антропофизиологическому» соотношению сердечного выброса (по МОК, %) «ортостатика/клиностатика» у животных и у человека «стоя/лежа». По соотношению, которое интегрально учитывает состояние регуляции ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. И такая связанная характеристика (стоя-лежа) используется от соотношения по МОК, используемого в качестве, собственно, классификатора типа циркуляторного состояния ССС по сердечному выбросу, и до остальных гемодинамических параметров в системной оценке состояния ССС с использованием диагностического комплекса АНТРОПОС–CAVASCREEN, ориентированного на прямохождение как основное биологическое качество человека (Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013-2016).

На рисунке 3.16 приводятся данные по гемодинамической реактивности (по

изменениям МОК, $\pm\Delta\%$) на различные воздействия в клиностаике и в ортостатике (первая – позная составляющая реактивности) и при крайних – I и III типах динамической организации циркуляторного состояния ССС (вторая – типологическая составляющая гемодинамической реактивности). Величина МОК в фоновом состоянии до воздействия принималась за 100%.

Следует отметить, что у крыс, как типичных представителей животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, при единственном у них типологическом варианте состояния кровообращения – I типе циркуляторного состояния ССС на фоне бета-адреноблокады (пропранолол) и вазодилатации (нитроглицерин) отмечались однонаправленные в клиностаике и в ортостатике изменения сердечного выброса. Подобная однонаправленность в ортостатике и клиностаике при тех же фармакологических воздействиях отмечалась и у обезьян при аналогичном состоянии кровообращения – I типе. Что касается в целом гемодинамической реактивности у приматов (человек и обезьяны), то в большей части использованных воздействий отмечаются противоположно направленные изменения МОК как по альтернативным положениям тела (клиностаика, ортостатика) – по позной составляющей, так и по крайним I и III типам кровообращения – по типологической составляющей.

Рис. 3.16. Сравнительная типологическая характеристика реактивности ССС системы (по изменениям сердечного выброса – МОК) у проноградных животных с четвероногой локомоцией (крысы) и у приматов (обезьяны, человек) при I и III типах кровообращения в горизонтальном (клиностаика, лежа – темный столбик диаграммы) и вертикальном (ортостатика, стоя – белый столбик) положениях тела.



Четко противоположно направленная в ортостатике и в клиностатике у людей являлась гемодинамическая реактивность по изменениям сердечного выброса при эмоциональном напряжении (Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987а,б; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1990). По большинству имеющихся данных эмоциональное напряжение (ЭН) сопровождается оптимальной мобилизацией кровообращения. При этом как у человека, так и животных отмечают повышение частоты сердечных сокращений (ЧСС), артериального давления (АД) и, что особенно важно, увеличение ударного (УОС) и минутного (МОК) сердечного выброса со снижением общего периферического сопротивления сосудов (ОПСС), с дилатацией сосудов скелетных мышц и увеличением мышечного

кровотока [Нејл, 1957; Брод, 1963; Хольмберг, Леви, Мате и др., 1970; Элиаш, Лагер, Норбэк и др., 1970; Маршалл, Шеферд, 1972; Рашман, 1976; Вальдман, Козловская, Медведев, 1979; Бьюрстедт и Маттель, 1979; Соколов, Белова, 1983; Соколов, Ольха, Софиева и др., 1987]. Наблюдаемая при ЭН гемодинамическая реакция, состоящая в повышении МОК и в перераспределении крови от внутренних органов (частично и от кожи) к мышцам, сходна со сдвигами при мышечной работе и по существу отражает необходимое гемодинамическое и энергетическое обеспечение срочных адаптационных реакций организма [Меерсон, Орлов, Ипатов и др., 1979].

Регистрация показателей центральной и периферической гемодинамики (тетраполярная реография) проводилась у здоровых мужчин при ЭН в положениях лежа и стоя [Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987а,в; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1990]. ЭН создавалось интеллектуальной нагрузкой - устное решение набора пространственных, цифровых и словесных тестов по Айзенку [Айзенк, 1972] в объеме, значительно превышающем лимит времени (30 минут). Присутствие коллег по работе, предупреждение испытуемого о конечной оценке его интеллектуальных возможностей, текущее с 5-минутным интервалом напоминание об остающемся лимите времени и публичная критическая реакция на правильный и неправильный ответ создавали обстановку эмоционально негативно воспринимаемую всеми испытуемыми, вплоть до отказа от продолжения обследования. После снятия фоновых данных в положении лежа или стоя испытуемые инструктировались, опытная регистрация физиологической информации проводилась сразу после инструкции и на последней минуте тестирования. Отмечаемые гемодинамические сдвиги оценивались в процентах к фону, показатели которого принимались за 100%.

При ЭН у людей в положении лежа изменения основных показателей отражали оптимальный характер гемодинамических сдвигов, как это и отмечалось в большинстве имеющихся исследований [Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987а,в; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1990]. В основе такой направленности гемодинамической реактивности лежало усиление сократительной функции сердца (СФ), повышение ударного объема сердца (УОС) и минутного объема крови (МОК), с увеличением кровотока внутренностей и конечностей, кожного кровотока. Общее периферическое сопротивление сосудов (ОПСС) при этом снижалось. Соответственно этим изменениям основных параметров центральной и периферической гемодинамики отмечалось умеренное повышение среднего давления – АДср (табл. 3.1). При этом следует акцентировать внимание, что эти изменения фиксируются у человека в положении лежа, т.е. в условиях минимального влияния на регуляцию ССС гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения.

Таблица 3.1

Направленность относительных (в % к фону) изменений основных показателей центральной гемодинамики при ЭН у обезьян и человека в положениях лежа, сидя и стоя.

Показатели	Обезьяны			Человек	
	лежа	сидя	стоя	лежа	стоя
АДср	-5	+4	0	+5	+8
УОС	+21	+12	-27	+25	-24
МОК	+56	+11	-23	+27	-22
ОПСС	-28	+6	+19	-14	+52
СФ	+38	+3	+17	+11	-14
ЧСС	+17	0	+7	+2	+4

Примечание. Обозначения «0», «+» и «-», соответственно – отсутствие изменений, увеличение и уменьшение показателей относительно фонового состояния, показатели в котором приняты за 100%. Жирным шрифтом выделены достоверные ($P \leq 0.05$) изменения.

Совершенно иная картина проявляется при ЭН у людей в ортостатике (см. табл. 3.2 и рис. 3.17) – в условиях максимального влияния на регуляцию ССС гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения. Если в клиностатике в подавляющем числе случаев (79%, $P < 0,01$) отмечалось увеличение МОК (табл. 3.1), то в ортостатике ЭН сопровождалось снижением УОС на 24% и МОК на 22% с соответствующим увеличением ОПСС на 52% (см. табл.3.1). И такая направленность гемодинамических сдвигов определялась в 84% случаев (см. табл. 3.2; $P < 0,01$).

Таблица 3.2.

Относительное (в %) распределение основных типов гемодинамической реактивности (по направленности изменений МОК) при ЭН у человека и обезьян в положениях лежа, сидя и стоя (у обезьян при фиксации в ортостатическом положении тела)

МОК	Обезьяны			Человек	
	лежа	сидя	стоя	лежа	Стоя
Увеличился	67	44	20	79	8
Не изменился	9	26	16	17	8
Уменьшился	24	30	64	4	84

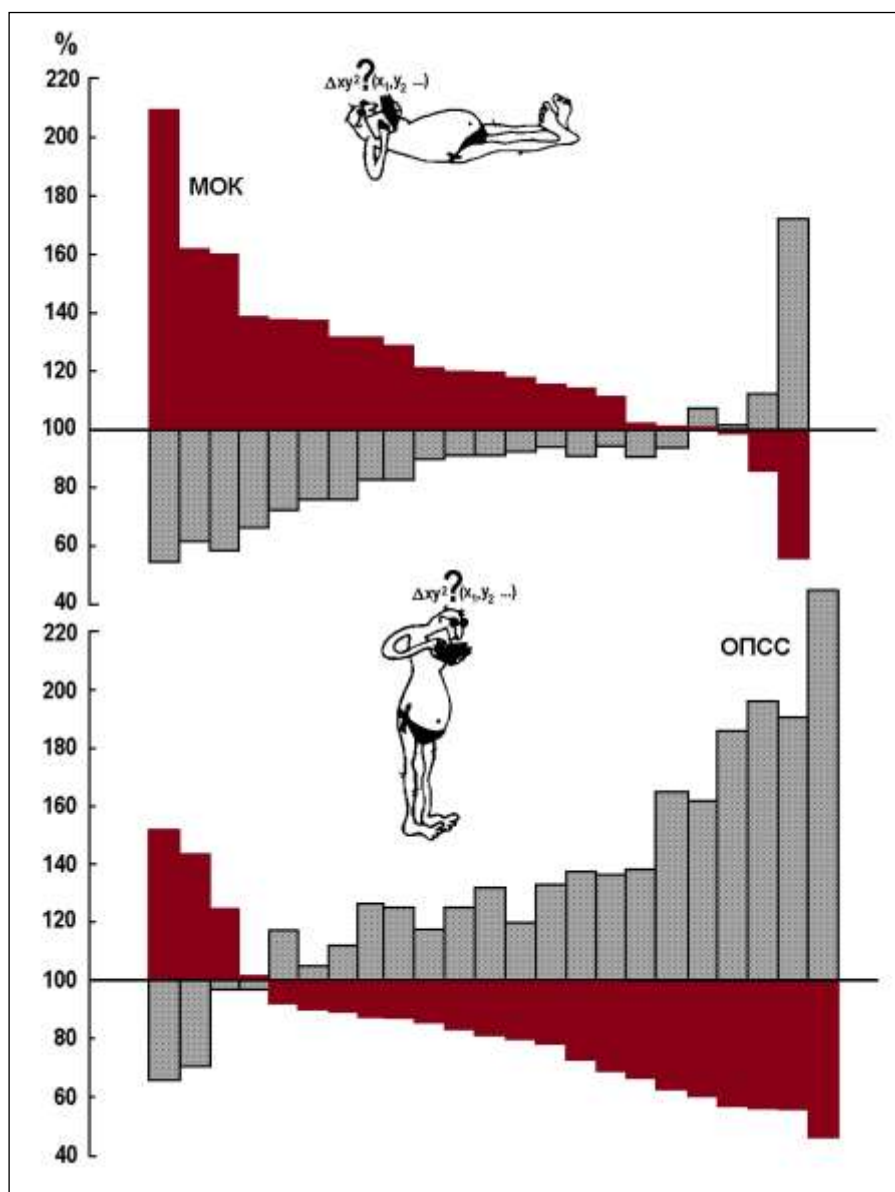
Примечание. Жирным шрифтом обозначена специфическая (достоверная - при $P < 0,05$) группа по превалированию направленности изменений МОК.

Важно отметить, что практически при равнозначных изменениях ЧСС при ЭН в ортостатике, в отличие от клиностатического состояния, более значимо повышалось АДср и, наряду с уменьшением УОС и МОК, уменьшался показатель сократительной функции сердца на 14%, уменьшался артериальный кровоток внутренностей, бедер и голеней. При этом выражено ухудшалась периферическая венозная динамика, что являлось достаточно значимым для уменьшения венозного возврата к сердцу и последующего уменьшения сердечного выброса.

В ортостатике при ЭН кожный кровоток, также как в клиностатике соответственно повышению энергоемкости состояния при ЭН, увеличивался на верхних (на 46%) и на нижних (на 28%) конечностях. Однако это увеличение было значительно меньше по сравнению с ЭН в условиях клиностатики (соответственно на 118% и 66%) и отражало участие кожного кровотока в терморегуляторном обеспечении ЭН и в перераспределительных реакциях кровообращения в ортостатике на фоне дополнительного снижения сердечного выброса (УОС и МОК) при ЭН [Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1990].

На рисунке 3.17 приводятся данные по индивидуальной гемодинамической реактивности (по МОК и ОПСС) при ЭН по пациентам в последовательности от большей и до меньшей величины МОК в положении лежа и стоя. При этом в положении лежа четко определяется, как отмечалось выше, преимущественное (у 79% пациентов, $P < 0,01$) увеличение МОК с соответствующим уменьшением ОПСС, тогда как в положении стоя преимущественно (у 84% испытуемых, $P < 0,01$) отмечалось уменьшение МОК с соответствующим увеличением ОПСС.

Рис. 3.17. Изменения сердечного выброса (МОК, красные столбики) и системного показателя общего сопротивления сосудов (ОПСС, серые столбики) в % к фоновому состоянию (принимается за 100%) при ЭН у людей в положении лежа и стоя (обозначено фигурками).



Таким образом, сдвиги кровообращения в ортостатике у людей при ЭН в отличие от клиностатического состояния противоположны по своей направленности и носят явный гиподинамический характер. Четко выраженный не только по направленности, но и по величине противоположный характер изменений МОК при ЭН в положениях лежа и стоя отмечался по каждому отдельному наблюдению. Такой же характер определялся и по изменениям ОПСС. Приведенные данные свидетельствуют о том, что особенности регуляции кровообращения в ортостатике принципиально модифицируют гемодинамическую реакцию на ЭН у людей. При этом оптимальный характер гемодинамических сдвигов на ЭН в клиностатическом состоянии переходит на гиподинамическую и гипертензивную основу в ортостатике [Белкания, Дарцмелия, Галустьян и др., 1987а,в; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1990].

Аналогичное соотношение характера гемодинамической реакции при ЭН по сердечному выбросу в клиностатическом состоянии и в ортостатике определяется и у обезьян. У 35 макак резусов проводилось сопоставление гемодинамических характеристик наркотического сна (нембутал) и бодрствующего состояния: в одной серии опытов в фиксированном положении лежа, в другой - в ортостатическом положении на поворотном столе. Физиологическое состояние при иммобилизации бодрствующего животного принималось как эмоциональное напряжение, гемодинамические характеристики которого оценивались

относительно характеристик наркотического сна, принятых за 100%.

Эмоциональное напряжение в клиностафике у обезьян сопровождалось так же, как и у человека, увеличением сердечного выброса. При этом следует подчеркнуть более выраженное по сравнению с людьми соотношение основных показателей кровообращения у обезьян в наркотическом сне и при ЭН в бодрствующем состоянии при иммобилизации в положении лежа (табл. 3.1). Это проявлялось в значительно более выраженном повышении МОК (на 56%) и увеличение показателя сократительной функции сердца (на 38%), что сопровождалось соответствующим уменьшением ОПСС на 28% и АД_{сер} на 5%. Причем данная реакция отмечалась, так же как и у человека, в значимо большем числе наблюдений (67%, $P < 0,05$) - см. таблицу 3.2.

Имеющиеся сравнительные физиологические данные по МОК у разных видов животных получены различными методами. Относительно небольшой разброс этих данных (не более 25%) у одного и того же вида позволяет сравнивать величины МОК в разных состояниях (сон, наркоз, бодрствование) при использовании одного и того же метода, вне зависимости от способа измерения сердечного выброса [Hamilton, 1962; Шошенко, 1975]. В этом отношении определенный интерес представляют составленные нами сводные данные (табл. 3.3) по относительной (в %) величине МОК при бодрствовании относительно наркотического состояния у некоторых видов животных, включая человека [Шошенко, 1975; Дарбинян, Магницкая, 1976; Проссер (ред.), 1978; Huse, Wiecken, 1979; Бунатян (ред.), 1982].

Таблица. 3.3

Относительные (в %) изменения МОК в бодрствующем состоянии (эквивалент ЭН) относительно наркотического у животных разного вида (принимается за 100%).

Вид	МОК, Δ%	Вид	МОК, %
Кошка (193)	+175	Овца (73)	+17
Обезьяна (66)	+68	Человек (203)	+15
Кролик (209)	+58	Корова (93)	-3
Крыса (626)	+35	Свинья (19)	-7
Коза (34)	+33	Лошадь (22)	-19
Собака (100)	+21		

Примечание. Обозначения «+» и «-», соответственно увеличение и уменьшение МОК. В колонке «Вид» в скобках проводится количество исследованных животных.

Следует подчеркнуть, что приведенные данные по всем видам животных получены в горизонтальном положении тела, т.е. в условиях минимального проявления на регуляцию ССС гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения. Как видно из таблицы, у большинства млекопитающих МОК в бодрствующем состоянии лежа на 15-175% выше, чем в наркозе. Можно, конечно, рассматривать обратное отношение - от более высокого сердечного выброса в бодрствующем состоянии к более низким его значениям в наркозе, как это и чаще делается, следствием влияния анестетических веществ на сердце и регуляцию кровообращения. Однако, нам кажется вполне справедливым замечание [Шошенко, 1975] о том, что бодрствующие животные не могут быть не возбуждены экспериментальной обстановкой, тем более в условиях достаточно жесткой иммобилизации их на специальном столе.

Во всяком случае, вклад ЭН в более высокий МОК относительно его величины в наркозе - реальный и существенный компонент физиологического состояния бодрствования, которое никак нельзя определить как покой, особенно в отношении таких животных как обезьяны, кошки, крысы и кролики. Определенным свидетельством тому является вполне четкое распределение приведенных выше видов животных по величине прироста сердечного

выброса в бодрствующем состоянии относительно наркотического. Первыми идут кошки и обезьяны, известные своей выраженной активно-оборонительной реакцией на экспериментальную обстановку, за ними кролики с их высокой эмоциональной реактивностью, несмотря на пассивно-оборонительный тип поведения. Любопытно, что по анализируемому соотношению МОК (бодрствование-наркоз) человек разместился среди домашних животных, оборонительный компонент поведения которых в естественных условиях заметно менее выражен по сравнению с дикими животными.

Проведенный анализ дополняет имеющиеся данные о повышении МОК при ЭН у животных в положении лежа. Причем степень повышения сердечного выброса зависит от выраженности эмоционального компонента оборонительного поведения. Представленные сводные и полученные нами данные в эксперименте на обезьянах свидетельствуют о том, что ЭН у бодрствующих животных в экспериментальной обстановке в положении лежа характеризуются более высокими величинами МОК по сравнению с наркотическим состоянием.

Какова же гемодинамическая реакция при ЭН в положении сидя? Анализ данных литературы показал, что она носит промежуточный характер. У людей при ЭН, сопровождающем психическую деятельность в положении сидя описываются три типа гемодинамических сдвигов: отсутствие изменений, увеличение и уменьшение МОК [Элиаш, Лагер, Норбэк и др., 1970; Соколов, Белова, 1983]. Насколько удалось установить, в большинстве приводимых данных литературы превалирует реакция с повышением МОК, однако значительно увеличивается и число случаев со снижением МОК и повышением ОПСС. То есть, гемодинамическая реакция на ЭН в положении сидя носит промежуточный характер по сравнению с реакцией в клиностатическом и ортостатическом положениях тела.

В этом отношении представляют интерес полученные нами данные о гемодинамических сдвигах при ЭН, сопровождающем условно-рефлекторную деятельность у обезьян, сидящих в приматологическом кресле (Шеремет, Белканиа, 1987). У 10 макак резусов (282 опыта), свободно сидящих в приматологическом кресле, исследовались гемодинамические сдвиги сразу после выполнения на тренажере условно-рефлекторной программы «операторской деятельности» (УРД), по которой животные готовились к биологическому эксперименту на искусственных спутниках Земли серии «Космос». Последняя состояла из предъявления (от 100 до 1000 предъявлений) пускового сигнала - светящейся кнопки на табло, нажатием которой животное запускало предъявление положительного и дифференцировочного световых условных сигналов. Последние были пространственно разнесены и появлялись в случайной последовательности справа и слева на полусфере табло тренажерной установки. При правильном выполнении подпрограмм (нажатие на рычаг ручного актографа при положительном сигнале и ненажатие при появлении дифференцировочного сигнала) предъявлялся сигнал питьевого подкрепления, после чего животное получало порцию сока из штуцера питьевого автомата. При неправильном выполнении животное лишалось подкрепления и выдерживалась "штрафная" пауза. Межсигнальный интервал равнялся 2 секундам, что определяло для животного жесткий лимит времени для выполнения условно-рефлекторной программы. Программное автоматическое управление эксперимента осуществлялось на базе микро-ЭВМ ДЗ-28. Уровень выполнения полной условно-рефлекторной программы у всех подготовленных к автономному режиму полета на биоспутнике обезьян был высок и составлял у отдельных животных 90-100%. Регистрация основных параметров центральной гемодинамики проводилась в исходном состоянии и сразу же после окончания выполнения условно-рефлекторной («операторской») программы. Величина показателей в исходном состоянии (фон) принималась за 100%.

По данным, представленным в таблице 3.2, хорошо видно, что относительное распределение основных типов гемодинамической реактивности (по направленности изменений МОК) в таких условиях у обезьян занимает, так же как и у людей, промежуточное положение между клиностатическим и ортостатическим положениями. У обезьян выделяются все три типа изменений центрального кровообращения с тенденцией к

преимущественному (44%) представительству реакции с увеличением МОК (рис. 3.18). При этом гемодинамическая реакция у обезьян на ЭН в положении сидя по всем своим основным компонентам является промежуточной по сравнению с гемодинамическим отражением ЭН лежа и в ортостатике (см. табл. 3.1).

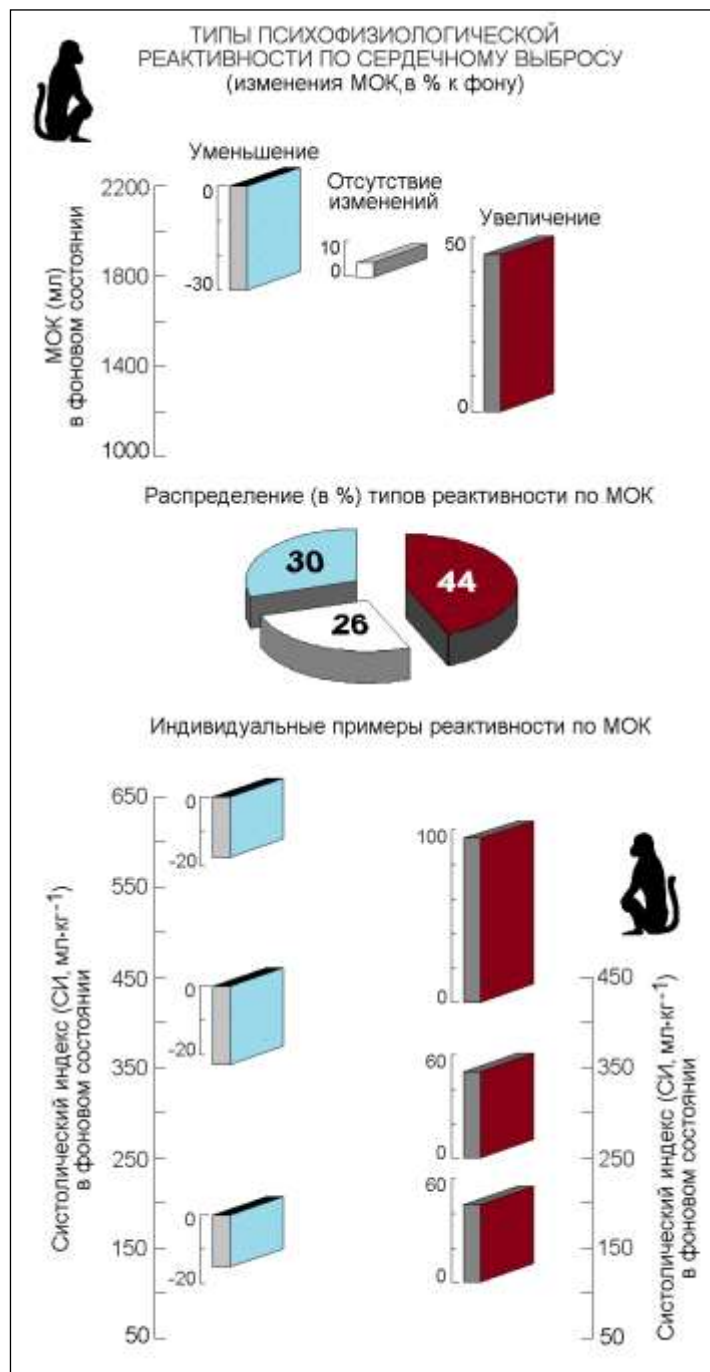


Рис. 3.18. Типологическая характеристика психофизиологической реактивности по изменениям сердечного выброса (МОК, $\Delta\%$ к фону) у обезьян после выполнения программы УРД.

Вверху – общая групповая характеристика, посередине – распределение (в %) типов реактивности по МОК, внизу – индивидуальные примеры реактивности по МОК в зависимости от систолического индекса (СИ=МОК в мл / массу тела, кг).

Важно отметить, что направленность изменений МОК у обезьян при ЭН четко коррелирует с фоновым уровнем сердечного выброса именно в положении сидя. При высоком исходном уровне сердечного выброса ЭН сопровождается снижением МОК, и, наоборот, увеличение сердечного выброса при ЭН отмечается при относительно более низкой исходной величине МОК в положении сидя. По представленным на рис. 3.18 индивидуальным примерам гемодинамической реакции у обезьян на ЭН в положении сидя установленная зависимость определяется по весьма широкому диапазону фоновых величин сердечного выброса.

Из этих данных хорошо видно, если ориентироваться на принятое статистическое нормирование исходных величин МОК, то реально существующая зависимость реактивности ССС (по направленности изменений сердечного выброса) на ЭН будет нивелироваться. В то же время ориентация на динамическую характеристику сердечного выброса, соответствующую регуляции кровообращения в промежуточной форме ортостатических поздних условий (положение сидя) в каждом отдельном случае позволяет выявить установленную зависимость реактивности ССС на ЭН от исходной величины сердечного выброса.

Учитывая, что активация симпатoadреналовой системы (САС) является одним из ведущих регуляторных компонентов вегетативного обеспечения ЭН, представляет интерес сопоставление гемодинамической реакции при ЭН и других видах активации САС в клиностатике и в ортостатике. В связи с этим, прежде всего, следует отметить, что атропинизация и инсулиновая гипогликемия у обезьян, несмотря на различный инициальный механизм активации САС, характеризуются однонаправленными с ЭН изменениями сердечного выброса как в условиях клиностатического состояния, так и в ортостатике (см. рис. 3.16). Так, как и при ЭН, на фоне атропинизации и инсулиновой гипогликемии в положении лежа сердечный выброс увеличивается (УОС соответственно на 50% и 66%, МОК - на 73% и 68%). В ортостатике же направленность изменений сердечного выброса была противоположной - уменьшение УОС на 28% и 23%, МОК - на 23% и 26%.

Таким образом, качественные особенности регуляции кровообращения в клиностатике и в ортостатике при разных формах активации САС (ЭН, атропинизация, инсулиновая гипогликемия) проявляются в однозначных по направленности гемодинамических сдвигах. Причем последние в клиностатике и в ортостатике носят противоположный характер, то есть качественные различия состояния регуляции кровообращения при этих положениях тела определяют и принципиальные различия гемодинамического механизма (по направленности изменений сердечного выброса) реактивности ССС при воздействиях, сопровождающихся активацией САС. Важно подчеркнуть, что в ортостатике данная реактивность носит гиподинамический и гипертонический характер. На фоне активации САС при общем нагреве тела у человека выделялись две группы (на рис. 3.16, А и Б), которые противоположно отличались по реактивности ССС (по МОК) на общий нагрев тела в одном и том же положении тела (лежа или стоя), но по каждой из групп изменения МОК стоя и лежа были тоже противоположными.

Противоположной активации САС была реактивность ССС по сердечному выбросу у обезьян при общем охлаждении тела в условиях нембуталового наркоза. На фоне снижения активности САС при общем действии холода и блокирования терморегуляции, особенно в условиях наркоза [Behmann, Bontke, 1958; Веселкин, 1976; Бунатян (ред.), 1982], если сердечный выброс, как это и отмечалось другими [Покровский, 1970; Покровский, Шейхзаде, Воверейдт, 1984], в положении лежа снижается – у обезьян также в клиностатике МОК уменьшался на 34%, то в ортостатике у обезьян сердечный выброс, наоборот увеличивался на 73%.

Противоположно направленными у обезьян были изменения сердечного выброса (по МОК) и при более сложных отношениях активация-угнетение САС – при острой гипоксии. Последняя создавалась в условиях нембуталового наркоза, кураризации и управляемого

дыхания путем искусственного апноэ (остановка искусственного дыхания). При этом разнонаправленными были и изменения и по крайним типам гемодинамики по МОК (см. на рис. 3.16, I и III типы). Следует заметить, что разнонаправленность изменений сердечного выброса в зависимости от положения тела и типа регуляции кровообращения (напомним – тип определяется по соотношению МОК стоя/лежа у человека и ортостатика/клиностатика у животных) выявляется на фоне достаточно сильного гипоксического воздействия. Несколько несогласующиеся с вышеприведенными данными по эндогенной стимуляции (атропин, инсулин) и угнетению САС (общее охлаждение тела) изменения сердечного выброса на фоне апноэ отражает более сложные регуляторные отношения при гипоксии – быстро следующее за усилением подавление активности САС и вторичная активация парасимпатической системы, а также могут отражать прямое действие гипоксии на миокард [Weigman, Miller, Harris, 1979]. Однако следует подчеркнуть, что несмотря на сложные регуляторные отношения при острой гипоксии у обезьян разнонаправленность гемодинамических сдвигов достаточно четко связана с типологическими особенностями регуляции кровообращения в клиностатике и в ортостатике.

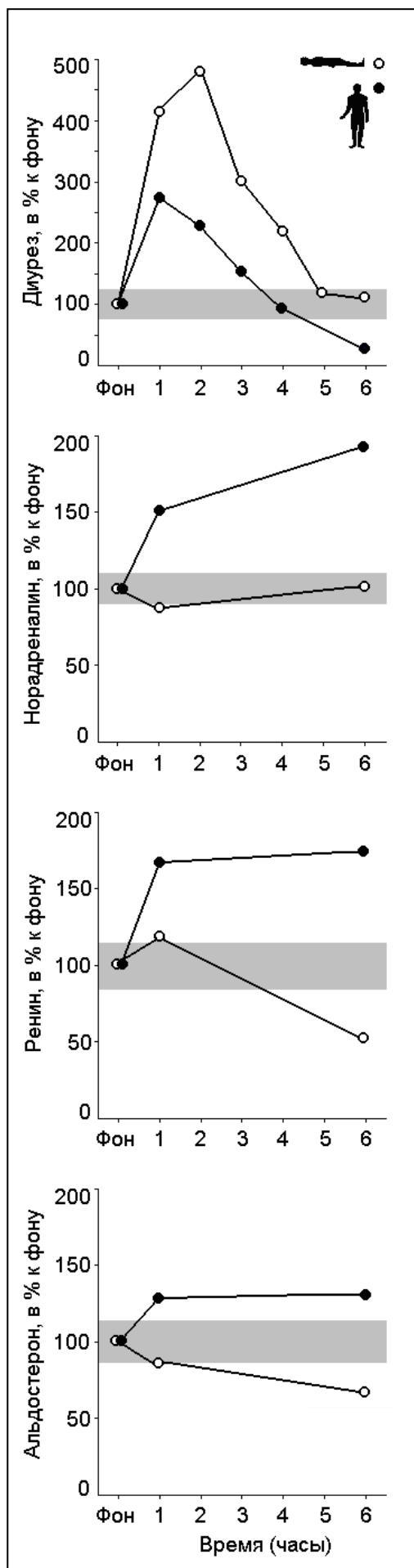
Следует учитывать, что моделирующие ЭН и активацию САС ситуации у обезьян и людей значительно отличаются и при пристрастном анализе могут показаться не сопоставимыми. Однако уместен акцент на принципиальной однонаправленности исследуемых реакций. Это четко проявляется при сопоставлении гемодинамических сдвигов на ЭН в клиностатике и в ортостатике. Так же как и у человека, у обезьян в ортостатике характер гемодинамических сдвигов изменяется на противоположный и в превалирующем числе наблюдений отмечается снижение УОС и МОК с уменьшением показателя сократительной функции сердца. Однако системная вазоконстрикторная реакция, по сравнению с человеком, менее выражена - ОПСС увеличивается лишь на 19%, а АД практически не изменяется (см. табл. 3.1). Возможно, в этом и проявляются видовые особенности как собственно регуляции кровообращения в ортостатике, так и эмоциогенной гемодинамической реактивности.

Более выраженный оптимальный характер сердечно-сосудистой реакции на ЭН в клиностатике приближает обезьяну к проноградным (четвероногим) животным, а принципиально аналогичная, хотя и менее выраженная, гемодинамическая реакция на ЭН в ортостатике приближает обезьяну, как биологический объект, к человеку. По-видимому, в основе данных различий лежат, хотя и в значительно меньшей степени по сравнению с другими животными, различные пути формирования взаимосвязи эмоций, кровообращения и позной статики.

Для человека направленность этой взаимосвязи однозначная. Психическая деятельность, сопровождаемая эмоциональным напряжением, у человека осуществляется в основном в ортостатике, которая является неотъемлемым и определяющим условием его жизнедеятельности - большую часть своей жизни человек находится в вертикальном положении. Это или стояние, или ходьба, или положение сидя. Период эволюционного освоения человеком ортоградной позной статики и прямохождения несоизмеримо мал по сравнению с эволюцией эмоций в животном мире. В литературе нет разночтений по вопросу об адаптивной основе эмоций, существенным элементом физиологии которой является оптимальный характер гемодинамического обеспечения эмоционального напряжения, а стало быть, и всего многообразия жизненных отправлений животного организма.

В положении лежа, то есть, в типичном и естественном для большинства видов животных горизонтальном положении тела, у человека достаточно выражено проявляются общие по направленности изменения кровообращения при ЭН. Наряду с этим, видовые особенности регуляции кровообращения в ортостатике у приматов с их характерной полувертикальной у обезьян и вертикальной у человека позной статикой принципиально изменяют реактивность ССС на ЭН и придают ей гиподинамический и гипертонический характер.

Четкой иллюстрацией модифицирующего влияния принципиальных различий



организменной регуляции по гравитационному фактору (стоя, лежа) являются данные по разнонаправленности реактивности систем поддержки объема циркулирующей крови и нивелирования проявления гидростатического фактора кровообращения - симптоадреналовой и ренин-альдостероновой (Ring-Larsen, Henriksen, Wilken et al, 1986). Четко показано очень выраженное ослабление диуретической и натрийуретической реакции при введении диуретика (биметанида) и действии его в условиях вертикальной позы по сравнению с его фармакодинамическим эффектом в условиях клиностатического покоя (рис. 3.19).

Рис. 3.19. Почасовая динамика (в % к фону) уровня диуреза, норадреналина, ренина и альдостерона в плазме после внутривенного введения буметанида на протяжении 1-6 часового пребывания пациентов в положении лежа и в условиях обычного двигательного режима в вертикальной позе тела (стоя, сидя, при ходьбе).

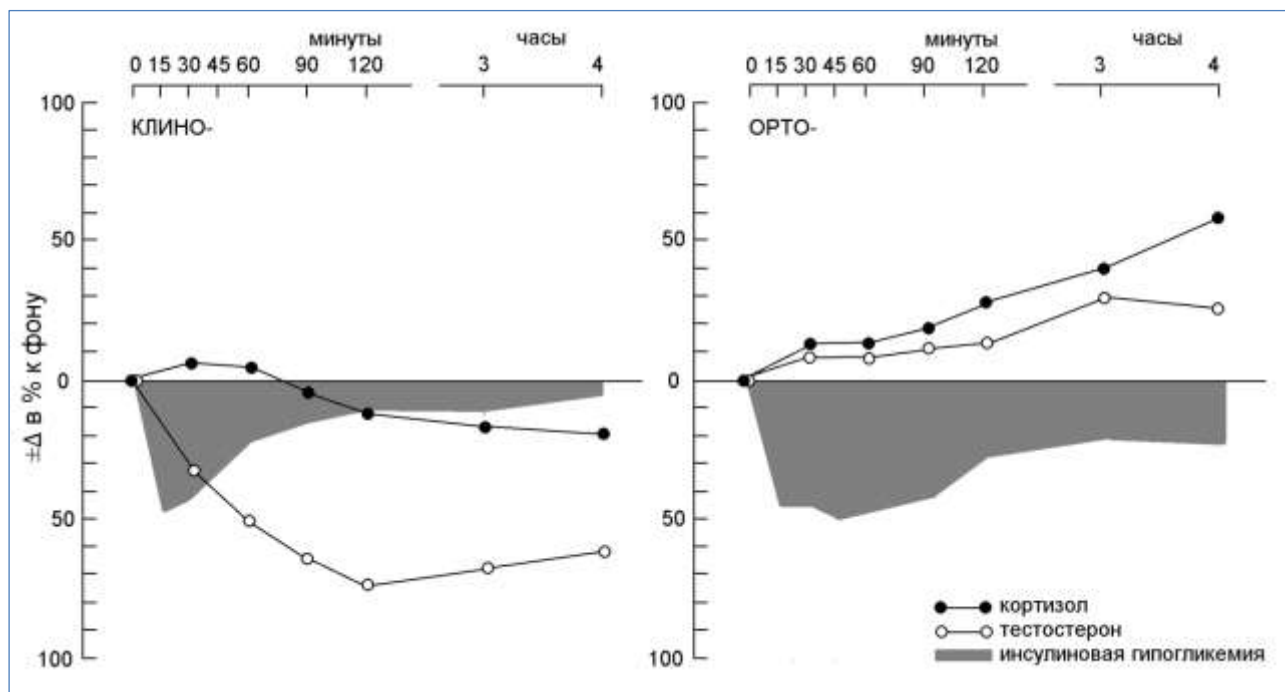
Затемненная зона соответствует пределам среднеквадратичного отклонения относительно среднего уровня оцениваемых показателей в фоне, принятого за 100%.

Приведено по данным Ring-Larsen, Henriksen, Wilken et al (1986).

При этом отмечалось значительное повышение активности симпатoadреналовой и ренин-альдостероновой систем – увеличение в крови содержания норадреналина, ренина и альдостерона (рис. 3.19). Хотя авторы и не обсуждают приведенные данные в связи с особенностями регуляции кровообращения, в том числе и почечного при разных положениях тела, но четко демонстрируют разнонаправленность изменений содержания норадреналина, ренина и альдостерона в плазме лежа и стоя при введении одной и той же дозы диуретика. Эту разнонаправленность в изменениях функционального состояния основных систем, регулирующих сосудистый тонус и объем крови, следует рассматривать как проявление принципиально различной активности гуморальных систем регуляции ССС по гравитационному фактору кровообращения в клиностатике и в ортостатике. Определяемый, по приведенным данным [Ring-Larsen, Henriksen, Wilken et al., 1986], достаточно широкий разброс индивидуальных проявлений гормональной реакции при действии диуретика в одном и том же положении тела (лежа или стоя) может быть связан с типологической характеристикой установленного нами маркера реактивности ССС (типом регуляции кровообращения в ортостатике).

Не менее четко такая разнонаправленность гормональной реакции определяется и по кортизолу и тестостерону в ответ на гипогликемию у обезьян (рис. 3.20, собственные данные), индуцированную внутривенным введением инсулина в стандартной тестовой дозе (0.1 ед на кг массы тела). Прежде всего, следует отметить определенно более высокую чувствительность к инсулину в ортостатике, по сравнению с клиностатикой. В ортостатике проявляется и более глубокая первичная фаза инсулиновой гипогликемии, и более длительно поддержание ее в контринсулярной фазе [Белкания, 1984]. И если в первую фазу инсулярной гипогликемии и в клиностатике и в ортостатике отмечалось однотипное повышение содержания кортизола в крови, как отражение неспецифического напряжения, то по тестостерону – и в начальную и в контринсулярную фазу отмечались выраженные и противоположно направленные сдвиги. В клиностатике выражено уменьшалось, а в ортостатике увеличивалось содержание тестостерона в крови. В функционально более сложной контринсулярной фазе регуляции гликемии противоположно направленными становились и сдвиги по кортизолу – в клиностатике содержание в крови кортизола и тестостерона сопряженно уменьшалось, в ортостатике оно увеличивалось. Такая динамика демонстрирует, что различный режим адаптации к земной гравитации (клиностатика–ортостатика) модифицирует состояние всего нейрогормональной системы в регуляции гликемии, как важнейшей составляющей в энергетическом обеспечении организма (подробнее см. в Очерке 4).

Рис. 3.20. Динамика инсулиновой гипогликемии у обезьян в клиностатике (клино-) и в ортостатике (орто-) и ее гормональное сопровождение (по кортизолу и тестостерону)

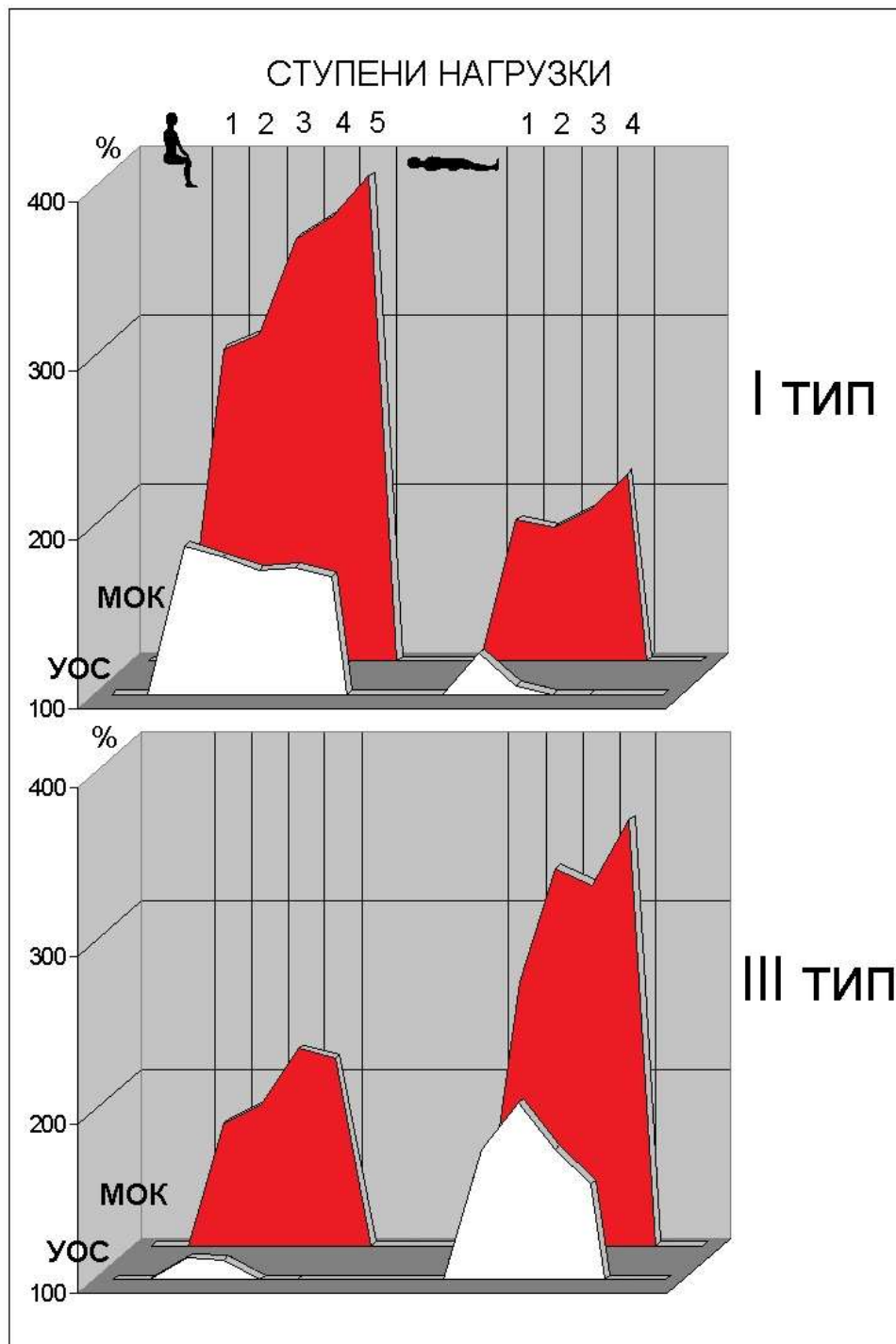


Как известно, физическая нагрузка является одним из существенных факторов жизнедеятельности человека и относится к одному из функциональных состояний организма, которое характеризуется выраженными изменениями кровообращения. Кроме того, дозированная мышечная нагрузка является важным приемом в функциональной диагностике состояния ССС. Проведенные нами [Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987; Ruchalska, Belkania, 2006; Белкания, Пухальска, Дилеян, 2019] исследования у здоровых лиц и пациентов с постинфарктным кардиосклерозом исследования кровообращения при дозированной физической нагрузке (по стандартной велоэргометрической методике) показали четкую зависимость величины и направленности кардиодинамических сдвигов от положения тела, в котором проводится физическая работа (первая – позная составляющая кардиодинамической реактивности), а также и от типа циркуляторного состояния ССС по антропологическому соотношению МОК «стоя/лежа» (вторая – типологическая составляющая).

На рисунке 3.21 демонстрируются очень выразительные типологические отличия между I и III типами реактивности ССС по сердечному выбросу (МОК и УОС) при дозированной физической нагрузке (велоэргометрия) в положениях сидя и лежа у здоровых мужчин. Особо выразительными эти отличия определяются по ударному объему сердца (УОС).

Рис. 3.21 Типологическая характеристика гемодинамического обеспечения у человека при дозированной физической нагрузке при стандартная велоэргометрия в положении сидя и лежа (обозначено фигурками).

Красный профиль: МОК – минутный объем крови, УОС – ударный объем сердца (белый профиль). Исходные величины до нагрузки принимаются за 100%.



Так, при I (гипокинетическом) типе выполнение физической работы в положении сидя сопровождалось максимальным приростом МОК, причем не только за счет увеличения ЧСС, а и в результате выраженного увеличения ударного объема сердца (УОС). При III (гиперкинетическом) типе на фоне физической нагрузки в положении сидя отмечалось едва выраженное увеличение УОС, а значительно меньшее по сравнению с I типом увеличение МОК реализуется преимущественно за счет прироста ЧСС. При выполнении физической работы лежа гемодинамические отношения по I и III типам становились полностью обратными. При III типе отмечался максимальный прирост и по УОС и МОК, тогда как при I типе увеличение УОС и МОК было значительно меньшим.

Важно подчеркнуть, что выявленные типологические различия изменений кровообращения при физической нагрузке лежа и стоя проявлялись на фоне равнозначной

активации симпатoadреналовой системы (по приросту ЧСС и АД) и равной по мощности физической работы (рис.3.22).

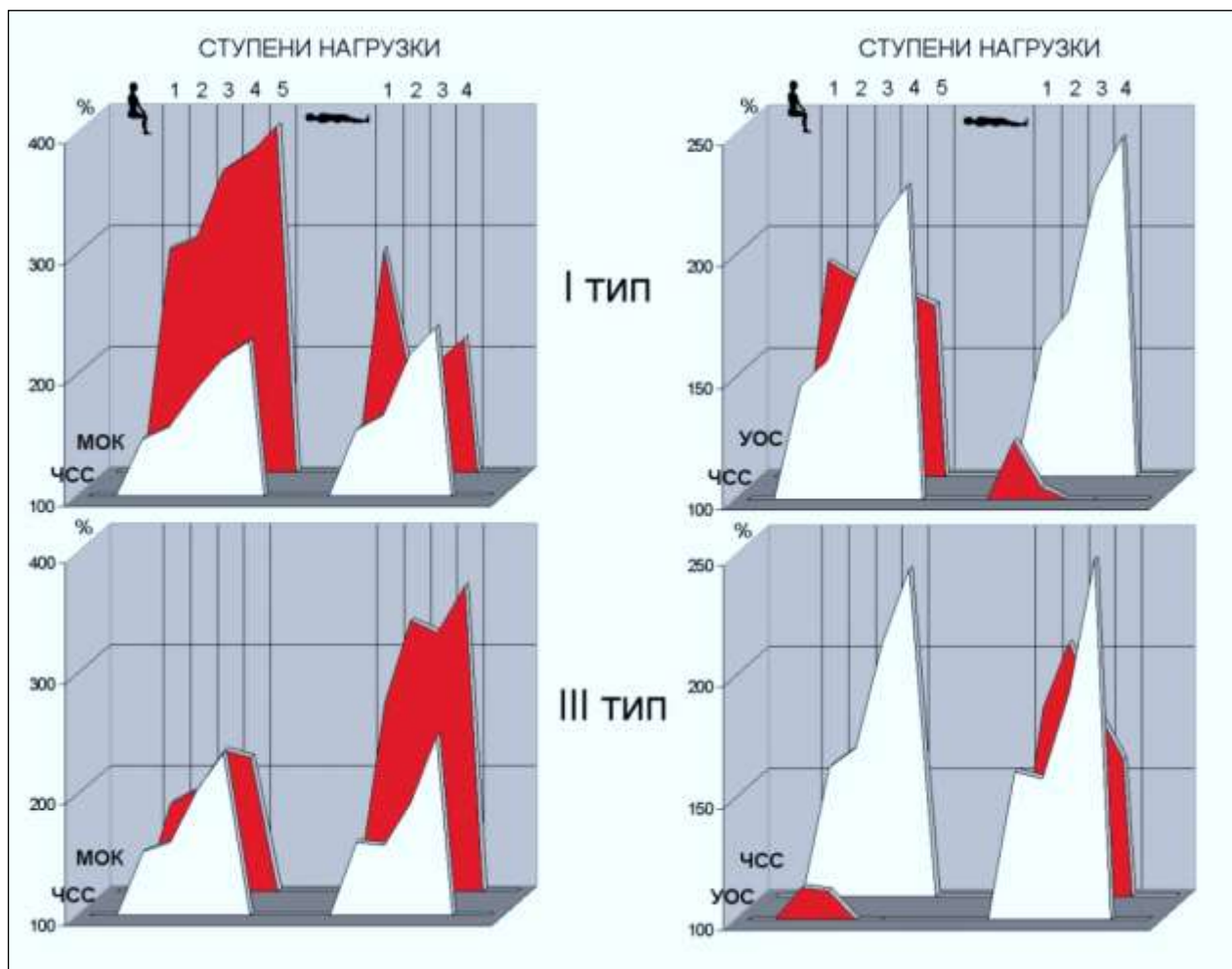


Рис. 3.22. Типологическая характеристика кардиодинамической эффективности (по соотношению сердечного выброса с частотой сердечных сокращений) гемодинамического обеспечения у человека дозированной физической нагрузки при стандартная велоэргометрии в положении сидя и лежа (обозначено фигурками).

Красный профиль: МОК – минутный объем крови, УОС – ударный объем сердца. ЧСС – частота сердечных сокращений (белый профиль). Исходные величины до нагрузки принимаются за 100%.

Выявленная дискордантность отношений гемодинамических сдвигов по УОС и МОК при физической нагрузке в положениях лежа и сидя при I и III типах имеет важное диагностическое значение и очень четко проявляет типологические особенности регуляции кровообращения в клиностаике и в ортостатике. По приведенным данным, наибольшим функциональный резерв кровообращения при физической работе в положениях стоя или сидя является при I типе, наименьшим - при III типе. Такое соотношение подчеркивает степень напряжения регуляции кровообращения, особенно по кардиальному компоненту, при III типе или гиперкинетическом состоянии в ортостатике. Одно только нахождение человека в вертикальном положении при III типе практически полностью реализует сократительный резерв сердца. При физической работе в положении лежа, наоборот, наибольшим функциональный резерв является при III типе, а наименьшим при I типе.

Существенные различия между изменениями сердечного выброса у лиц с I и III типами регуляции кровообращения в ортостатике обосновывают необходимость дифференцированного (по типам) анализа гемодинамики при дозированной мышечной нагрузке в положениях лежа и сидя (стоя). В противном случае реально существующие различия изменений сердечного выброса при физической работе в разном положении тела могут нивелироваться. По-видимому, с этим связано отсутствие в некоторых работах данных о различии гемодинамической реакции на дозированную физическую нагрузку в разном положении тела [Катковский, Бузулина, Пометов, 1980; Бузулина, 1984].

Выявленные типологические особенности изменений сердечного выброса вполне соответствуют исследованиям, в которых показана четкая зависимость степени увеличения УОС при физической работе от величины исходного снижения сердечного выброса (УОС и МОК) при переходе в вертикальное положение тела [Маршал, Шеферд, 1972; Рашмер, 1981]. Нами получены принципиально сходные данные по более широкому диапазону изменений сердечного выброса в ортостатике (от его снижения при I типе, до повышения при III типе). Это, в свою очередь, позволило более рельефно выявить различия по гемодинамической реакции на физическую нагрузку, как между типами, так и при разном положении тела.

В сравнительно-физиологическом аспекте следует упомянуть имеющиеся данные (Рашмер, 1981) по гемодинамической реактивности по сердечному выбросу при физической работе у собак (бег в тредбане), которые совпадают с человеком только по I типу и по положению лежа. При этом следует иметь в виду, что у собак, как и других животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоций в отличие от прямоходящего человека имеется только один - I тип по соотношению МОК «ортостатика/клиностатика» (см. рис. 3.5), а физическая нагрузка осуществляется в горизонтальном положении тела, т.е. в условиях минимального влияния на регуляцию ССС и ее реактивность гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения. Также как и у человека в положении лежа при максимальном исходном сердечном выбросе, а у собаки в исходном горизонтальном положении тела, при физической работе УОС или не изменялся, или незначительно увеличивался, или уменьшался, а МОК увеличивался преимущественно за счет тахикардии.

Выявленная связь между типами гемодинамики в ортостатике и реактивностью ССС на физическую нагрузку определяет диагностические возможности по гемодинамическому профилю в ортостатике прогнозировать функциональные возможности кровообращения, более адекватно и полно обосновывать индивидуальные рекомендации по объему физической нагрузки, условиям ее проведения и восстановительному режиму.

Рассмотренные материалы показывают, что качественные различия регуляции ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения в клиностатике и в ортостатике у приматов (обезьяны, человек) сопровождаются разнонаправленной кардиодинамической реактивностью (по сердечному выбросу) при широком спектре воздействий – см. рисунок 3.16 (психоэмоциональное напряжение, мышечная нагрузка, острая гипоксия, нагрев и охлаждение тела, инсулиновая гипогликемия, атропин, строфантин, изопретенерол, мезатон, обзидан, нитроглицерин). При этом определяется достаточно четкая зависимость направленности кардиодинамических сдвигов от типа динамической организации циркуляторного состояния ССС по антропофизиологическому соотношению сердечного выброса – МОК «ортостатике/клиностатика» (I, II и III типы). Тогда как у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, например, у крыс отмечаются, во-первых, однонаправленные изменения сердечного выброса в клиностатике и в ортостатике, а, во-вторых, в отличие от приматов циркуляторная структура динамической организации ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения у них сужается до I типа. И при этом отмечается однонаправленная кардиодинамическая реактивность по сердечному выбросу в клиностатике и в ортостатике.

Данное обстоятельство, при всем структурно-функциональном сходстве ССС у животных, ставит под сомнение адекватность экстраполяции на человека данных, например,

по гемодинамическим эффектам фармакологических средств, полученных у широко используемых экспериментальных проноградных животных (крысы, кролики, кошки, собаки и др.). Для идентификации, например, собственно фармакологического механизма, безусловно, не имеет столь принципиальное значение вид экспериментального объекта (животное, орган, ткань). Тогда как для установления гемодинамического эффекта, вызванного фармакологическим (активация, блокада) или иным воздействием актуально использование животных, близких к человеку по типологической структуре циркуляторного состояния ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения. Потому что не только эффект по фармакологическому механизму, а и формирующийся гемодинамический ответ ССС на внесенное препаратом (воздействие) изменение в конечном итоге обуславливают направленность клинического эффекта – от отсутствия его, до позитивного или негативного.

Хорошо известно, что бета-адреноблокаторы и сосудорасширяющие средства с различным фармакологическим механизмом действия составляют основной арсенал лечения больных с артериальной гипертонией и с другой кардиальной патологией. В связи с этим полученные нами данные о разнонаправленности кардиодинамической реактивности по сердечному выбросу в зависимости от типа кровообращения по антропофизиологическому соотношению МОК «стоя/лежа» (в %) при приеме нитроглицерина (68 человек) и обзидана (34 человека) лежа и стоя могут иметь принципиально важное значение для клинической практики (Белкания, Дарцмелия, Галустян и др., 1987; Белкания, Галустян, Дарцмелия и др., 1987)..

Характерной и общей особенностью фармакологической блокады сосудистого (нитроглицерин) и кардиального (обзидан) компонентов регуляции ССС явилось как бы воспроизведение типологического профиля гемодинамики в ортостатике при приеме этих препаратов лежа (рис. 3.23 и 3.24, белые столбики). Так, при I типе прием разовой терапевтической дозы обзидана и нитроглицерина в положении лежа сопровождался снижением сердечного выброса, то есть проявлялись характерные для данного типа изменения МОК в ортостатике. В противоположность этому при III типе прием обзидана и нитроглицерина в положении лежа сопровождался характерной для III типа гиперкинетической реакцией (повышением МОК).

Важно подчеркнуть, что такая противоположно направленная (I–III тип) кардиодинамическая реактивность по сердечному выбросу (МОК) при всех трех типах и лежа и стоя реализовывалась на фоне однозначного проявления первичного эффекта, собственно, по фармакологическому механизму. При блокаде бета-адренорецепторов обзиданом у людей (разовая терапевтическая доза) это было снижение ЧСС по всем позициям – при всех типах лежа и стоя (см. рис. 3.22). Противоположно направленная (I–III тип) реактивность по МОК отмечалась и на фоне однозначной вазодилатации нитроглицерином (разовая терапевтическая доза) при всех типах лежа и стоя (см. рис. 3.23). Вазодилатация оценивалась по уменьшению показателя сопротивления артериальных сосудов (САП), который определялся по соотношению ударного объема сердца и артериального кровотока по региону (голова, живот, бедро, голень, кожа) – на рисунке использовано медианное значение показателя из его значений по регионам

Абсолютно разнонаправленными и совершенно определенно связанными с антропофизиологическим типом профиля состояния кровообращения явились гемодинамические сдвиги при приеме обзидана и нитроглицерина в положении стоя (см. рис. 3.23 и 3.24, красные столбики). При этом в целом отмечалась высокая воспроизводимость описанной кардиодинамической реактивности (по изменениям МОК) стоя и лежа при всех трех типах – I, II и III на фоне вазодилатации нитроглицерином, соответственно в 91%, 81% и 91% случаев. Высокой она была и на фоне бета-адреноблокады обзиданом, соответственно в 81%, 76% и 87% случаев.

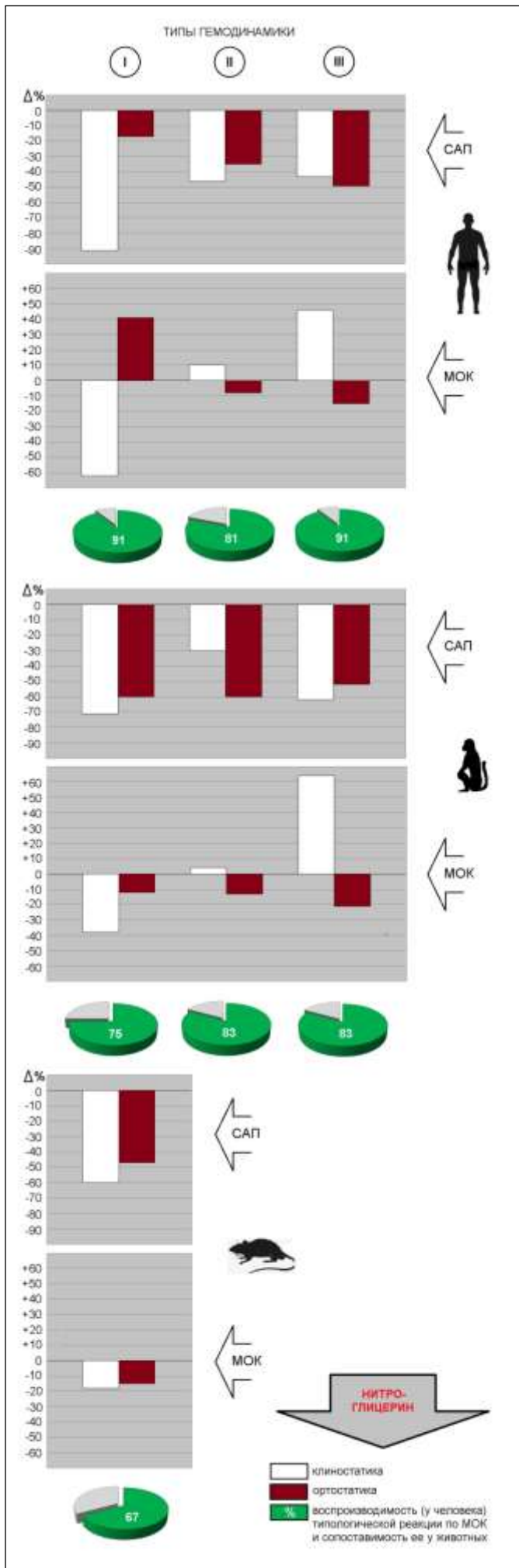
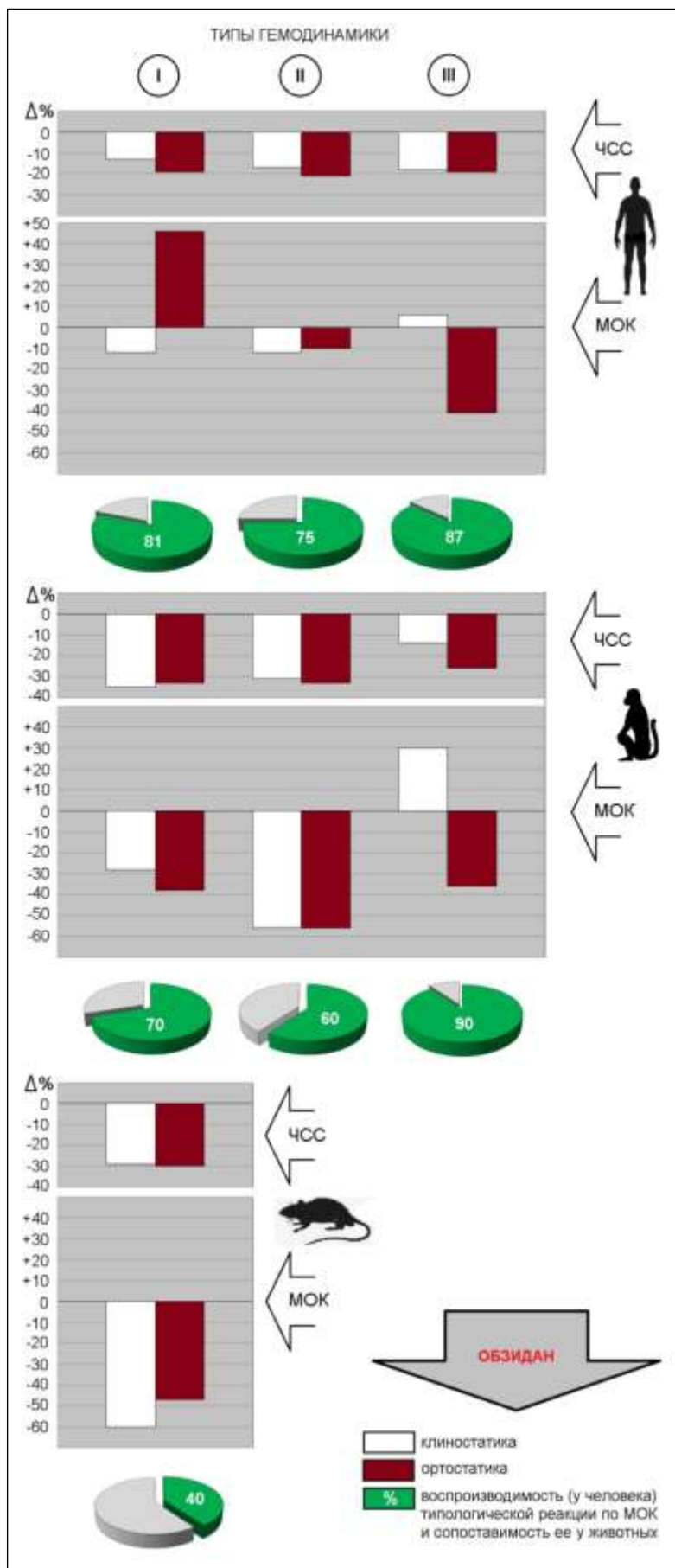


Рис. 3.23. Кардиодинамическая реактивность по изменениям сердечного выброса (по МОК) при вазодилатации нитроглицерином у человека в ортостатике и в клиностаतिकе, ее воспроизводимость (в %) у человека и сопоставимость (в %) с животными (крысы, обезьяны) – круговая диаграмма. МОК – минутный объем крови и САП – показатель сопротивления сосудов даются по изменениям ($\pm\Delta\%$) к величине показателей в фоновом состоянии (0), принятым за 100%. Другие обозначения смотри на рисунке.

Рис. 3.24 Кардиодинамическая реактивность по изменениям сердечного выброса (по МОК) бета-адреноблокаде (обзиданом) у человека в ортостатике и в клиностатике, ее воспроизводимость (в %) у человека и сопоставимость (в %) с животными (крысы, обезьяны) – круговая диаграмма.

МОК – минутный объем крови и ЧСС – частота сердечных сокращений даются по изменениям ($\pm\Delta\%$) к величине показателей в фоновом состоянии (0), принятым за 100%. Другие обозначения смотри н рисунке



Приведенные данные свидетельствуют о том, что при фармакологической блокаде различных звеньев ССС (сосудистого и кардиального) типологические особенности регуляции кровообращения при разных положениях тела имеют особо принципиальное значение. Следует напомнить, что имеется в виду тип циркуляторного состояния ССС по гравитационному фактору кровообращения, который идентифицируется по антропофизиологическому соотношению МОК «стоя/лежа». И типологические особенности проявляется в абсолютно разнонаправленных гемодинамических сдвигах, как по типам, так и в положениях лежа и стоя. В связи с этим становится понятным, что статистическое усреднение реакций по всей группе испытуемых (независимо от типа) затушевало бы реальную картину и направленность гемодинамических сдвигов, а конечная оценка зависела бы от превалирования в выборке лиц с тем или иным типом состояния гемодинамики. Это, собственно, и является основой для часто противоречивых данных разных исследователей при оценке не инициального (первичного) фармакологического эффекта – он, как правило, однозначен (иммобилизация хронотропной функции сердца и урежение ЧСС при бета-адреноблокаде, периферическая вазодилатация и снижение АД при действии нитроглицерина), а последующих за ним системных гемодинамических сдвигов.

Следует отметить, что в имеющихся работах разнонаправленность изменений сердечного выброса при действии нитроглицерина и обзидана связывается с различной исходной величиной сердечного выброса (МОК), определение которого проводится и в этих исследованиях, как это общепринято в клинической практике, в положении лежа. Данная зависимость выявлялась, по-видимому, в случайно более однородных (по возрастному и половому составу, нозологическому профилю) выборках испытуемых. В случайно менее однородных выборках данная зависимость нивелировалась и разнонаправленность реакции не констатировалась. В связи с этим оценка гемодинамических сдвигов осуществлялась по статистически усредненным данным.

В представленной таблице 3.4 приведены, по собственным данным, отдельные примеры индивидуальных гемодинамических сдвигов при действии нитроглицерина. Из приведенных данных становится ясным, что в выборках с сильно различающимися индивидуальными величинами МОК в условиях покоя лежа такая зависимость не может быть выявлена. Наряду с этим, независимо от состава выборки и величины МОК в положении лежа, отмечается четкая зависимость направленности изменений сердечного выброса от типа кровообращения в ортостатике. Данные приведены по крайним I (гипокинетическому) и III (гиперкинетическому) типам из выборки, состоящей из здоровых лиц и больных с артериальной гипертонией разных стадий.

Таблица 3.4

Примеры индивидуальных фоновых величин МОК в клиностаике и реактивности ССС по сердечному выбросу при приеме нитроглицерина в положении лежа.

№№	Фоновый МОК, мл	Реакция, в % (тип)	№№	Фоновый МОК, мл	Реакция, в % (тип)
1	9372	-48 (I)	-	-	-
2	7857	-47 (I)	8	8265	+18 (III)
3	5808	-19 (I)	9	4968	+23 (III)
4	3900	-59 (I)	10	3968	+27 (III)
5	2620	-49 (I)	11	2650	+24 (III)
6	2500	-60 (I)	12	2500	+67 (III)
7	2500	-42 (I)	13	2300	+29 (III)
-	-	-	14	1144	+52 (III)

Именно поэтому по используемому в настоящее время в клинической практике маркеру гемодинамической реактивности (величине сердечного выброса лежа) определяется недостоверная корреляция между исходной величиной выброса (МОК) и его изменениями при действии обзидана и нитроглицерина в положении лежа (коэффициент корреляции не выше 0,4; $P > 0,05$) и совсем не определяется корреляция с изменениями сердечного выброса при действии препаратов в положении стоя (коэффициент корреляции менее 0,2). Хотя это и понятно, почему с традиционной позиции не проводился подобный анализ по положению стоя или сидя. Однако все же это и удивительно, учитывая то обстоятельство, что большая часть пациентов принимает эти весьма популярные в терапии хронических сердечно-сосудистых заболеваний препараты (или их аналоги) в условиях свободного двигательного режима, а стало быть в условиях вертикальной позы (сидя, стоя, при ходьбе), а хронофармакология обращает внимание на вероятность различий фармакодинамики используемых лекарственных средств. Особенно это относится к широкому перечню препаратов, используемых в кардиологии.

Поэтому данные по фармакодинамическому эффекту обзидана и нитроглицерина в положении стоя, включая корреляционный анализ, приводятся по собственному материалу. При ориентации в качестве маркера реактивности на антропофизиологический тип гемодинамики, как это хорошо видно и по приведенным в таблице 2.5 данным, выявляется высокая корреляция (коэффициент корреляции от 0,8 до 0,9; $P < 0,001$) между типом и гемодинамическими сдвигами в обоих положениях тела (соответственно, лежа и стоя). Это свидетельствует об универсальности типа гемодинамики, идентифицируемого по антропофизиологическому соотношению МОК «стоя-лежа», в использовании его в качестве маркера реактивности ССС для прогнозирования вероятной фармакодинамической активности препаратов. В первую очередь имеются в виду фармакологические препараты и другие средства, обладающие активностью в отношении ССС. И что является особо важным в практическом отношении - при действии этих и иных лекарственных препаратов на ССС при принципиально различных режимах ее функционирования в основных позах условиях жизнедеятельности здорового и больного человека позволит наполнить хронофармакологический подход новым содержанием – ориентация не на формальную биоритмическую характеристику «день–ночь» или «сон–бодрствование», а на позы условия «стоя–лежа» действия тех или иных препаратов.

В связи с выявленными различиями реактивности ССС в клиностатике и в ортостатике и их тесной зависимости от типологической структуры циркуляторного состояния ССС особое значение приобретает рассмотрение вопроса о видовой основе этой реактивности. Приводимые в этом отношении нами данные (см. рис. 3.23 и 3.24) свидетельствуют о принципиальных различиях кардиодинамической реактивности ССС по сердечному выбросу при действии обзидана и нитроглицерина между, с одной стороны, у приматов (человек, обезьяна) с их полу- и вертикальной позной статикой, а, с другой стороны, у крыс как типичного представителя животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией.

Первичной физиологической основой видовых отличий реактивности ССС является различная типологическая организация ССС по гравитационному (гидростатическому) кровообращения (см. рис. 3.5). Как это отмечалось выше, у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (крысы, кролики, собаки) при нормотоническом режиме регуляции АД определяется только один вариант состояния гемодинамики в ортостатике - со снижением сердечного выброса (УОС и МОК), эквивалентный гипокинетическому (I) типу у человека. При этом основные гемодинамические параметры в клиностатике существенно отличаются от таковых у человека (см. рис. 2.9). При этом наиболее приближаются к человеку по типологической структуре ССС обезьяны.

У представителей одного систематического отряда приматов – человека и обезьян, для которых характерна полувертикальная и вертикальная позная статика и высокая циркуляторная устойчивость к гравитационному фактору кровообращения, выявляются и

идентичная типологическая структура циркуляторного состояния ССС. Как отмечалось выше, по соотношению МОК «ортостатика-клиностатика» у обезьян (см. рис.2.9), также как и у человека определяется три типа – гипокинетический (I), эукинетический (II) и гиперкинетический (III) с четко выраженными дискордантными отношениями основных гемодинамических параметров в клиностатике [Дарцмелия, Белкания, 1985; Дарцмелия Белкания, Демин, 1985; Демин, Белкания, Дарцмелия, 1986].

Соответственно идентичной человеку типологической характеристике кровообращения у обезьян определяется принципиально аналогичная человеку и кардиодинамическая реактивность ССС. Так, при периферической вазодилатации нитроглицерином (см. рис. 3.23), соответственно, по I, II и III типам идентичная с человеком кардиодинамическая реактивность воспроизводилась у обезьян в 75%, 83% и 83% случаев, и при бета-адреноблокаде обзиданом (см. рис. 3.24) – соответственно, в 70% 60% и 90%. Такое соответствие обуславливает высокую степень сопоставимости с таковой у человека гемодинамической реакции на обзидан и нитроглицерин - как по типам регуляции кровообращения, так и при разном положении тела. Наряду с этим, у крыс сопоставимость гемодинамической реакции на нитроглицерин (18 животных) и обзидан (18 животных) с таковой у человека возможна только по I типу (см. рис. 3.23 и 3.24). И даже при таком условии уровень ее низкий и, например, по обзидану составляет 40%.

В целом, с учетом всех возможных гемодинамических ситуаций у человека (лежа и стоя при I, II и III типах) общая сопоставимость гемодинамических реакций у крыс и человека по обзидану не превышает 13%, а по нитроглицерину - 22% (рис. 2.28). В противоположность этому у обезьян в целом (лежа и стоя при I, II и III типах) определяется высокая сопоставимость с человеком кардиодинамической реактивности и по обзидану, и по нитроглицерину (см. рис. 3.25). При этом следует подчеркнуть и соответствующую идентичность типологической структуры гемодинамики у человека и обезьян.

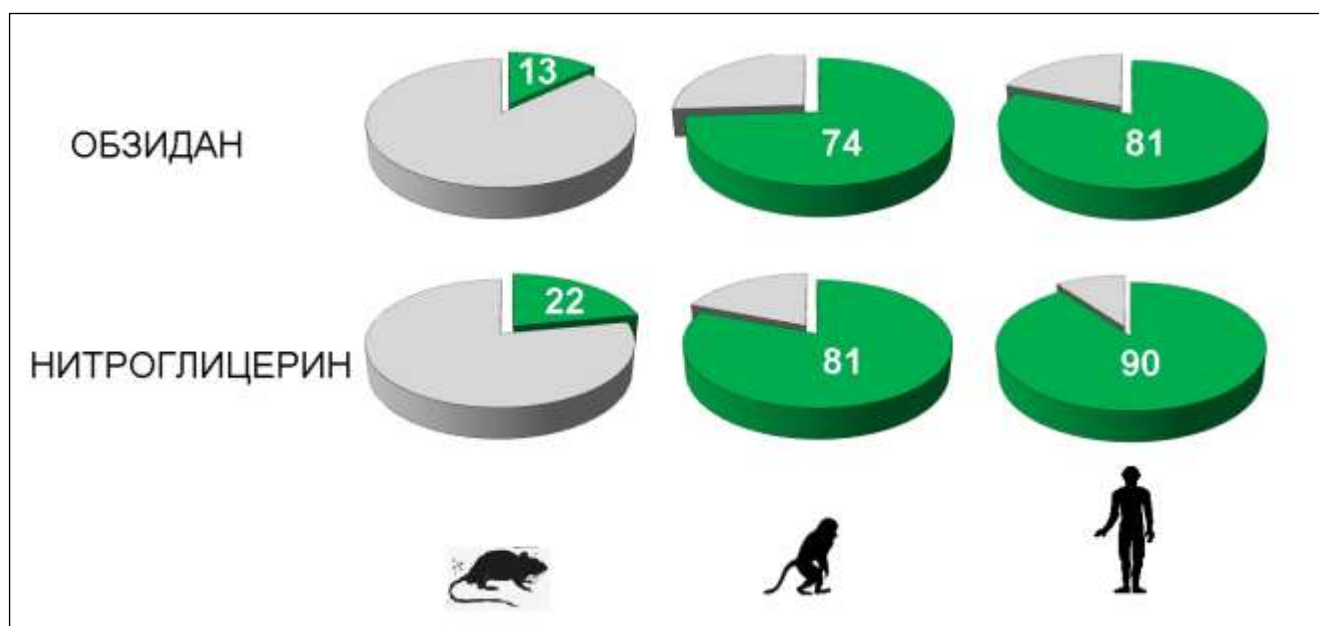


Рис. 3.25. Общая сопоставимость кардиодинамической реактивности по сердечному выбросу (по МОК) при бета-адреноблокаде обзиданом и вазодилатации нитроглицерином у крысы, обезьяны и человека.

Приведенные материалы свидетельствуют о принципиальном различии регуляции кровообращения в клиностатике и в ортостатике, внешним проявлением чего являются существенные различия основных параметров центральной и периферической гемодинамики. Существо же различий регуляции кровообращения в условиях лежа и стоя

проявляется и в разнонаправленности гемодинамических сдвигов при одних и тех же воздействиях. Четкая зависимость гемодинамических сдвигов от положения тела – от суточного ритма и до самых разнообразных воздействий, от типологического профиля гемодинамики (по антропофизиологическому соотношению МОК «стоя-лежа») обосновывает использование последнего в качестве маркера реактивности ССС.

Выявленная типологическая зависимость гемодинамических эффектов бета-адреноблокаторов (обзидан) и сосудорасширяющих (нитроглицерин) средств ориентирует на необходимость учитывать тип кровообращения и позные условия, в которых реализуется действие препарата (клиностатика или ортостатика). Ориентация на эти моменты позволит более эффективно прогнозировать вероятную фармакодинамическую активность и дифференцированно назначать медикаментозные препараты в зависимости от условий их приема, основным из которых является суточный режим (ритм) положения тела больного. Данное представление с учетом значения положения тела и в фармакокинетике, и фармакодинамике различных препаратов особенно актуально для формирования основ хронотерапии и хронофармакологии, так как конкретно раскрывает значение положения тела как одного из наиболее существенных антропофизиологических факторов и биоритмологических условий жизнедеятельности человека.

Выявление эволюционной преемственности развития механизмов регуляции ССС по одному из важнейших абиотических факторов внешней среды (гравитация) и дивергентности этого развития в филогенетическом ряду млекопитающих, в связи с переходом от проноградной позной статики и четвероногой локомоции к прямохождению у человека, необходимо для формирования более полного представления о физиологии антропогенеза и разработки именно антропогенетических основ физиологии и патологии ССС человека.

Достаточно четкое различие гемодинамических эффектов при различных воздействиях и состояниях человека в клиностатике и в ортостатике и зависимость направленности наблюдаемых изменений кровообращения от динамической (типологической) характеристики ССС позволяет выдвинуть представление о том, что в процессе эволюционного формирования структурных и функциональных механизмов адаптации ССС к гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения при переходе к прямохождению у человека [Белкания, 1982] был выработан видовой стереотип реактивности, который определяет организацию всего паттерна реакций ССС на самые разнообразные воздействия. Принципиальной основой формирования данного стереотипа являются типы динамической организации циркуляторного состояния ССС по гравитационному фактору кровообращения, которые идентифицируются по антропофизиологическому соотношению сердечного выброса (по МОК «стоя-лежа»). Последние, являясь единым принципом организации видového стереотипа реактивности ССС у прямоходящего человека, в процессе своей поэтапной онтогенетической реализации воспроизводятся при всех режимах регуляции АД - гипотоническом, нормотоническом и гипертоническом. При этом та или иная направленность гемодинамических сдвигов на различные воздействия при любом режиме регуляции АД определяется текущим состоянием (типом) состояния кровообращения, который определяется антропофизиологически связанной (стоя-лежа) характеристикой кардиодинамики

Развиваемый антропофизиологический подход, ориентирующий на видовые особенности регуляции кровообращения по гравитационному фактору у приматов с их полувертикальной (обезьяны) и вертикальной (человек) позной статикой сравнительно с животными с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, приближает к пониманию видовых особенностей и принципов организации реактивности ССС у человека. Это, в свою очередь, может оказаться перспективным направлением для формирования антропофизиологически адекватных диагностических подходов, а также видоспецифических основ рациональной терапии и профилактических рекомендаций у больных, в первую очередь, с сердечно-сосудистыми заболеваниями, а также при других соматических состояниях, требующих кардиотропной поддержки.

ОЧЕРК 4

Антропогенетическая модель онтогенетической адаптации человека к земной гравитации

Начало больше половины целого.

Аристотель

Жизнь – это медленно рождаться.

Антуан де Сент-Экзюпери

4.1. К обоснованию модели

Исследование ведущих факторов онтогенеза всегда было актуальным направлением в разработке теории развития животных организмов. Необходимые для нормального роста и развития факторы, как известно, разделяются на две основные группы – генетические и средовые. Проведенные многочисленные исследования со всей очевидностью свидетельствуют о том, что именно эти группы факторов определяют рост и развитие организма на основе гармоничных системных реализаций [Крылов, Кулакова, 1974; Никитюк, 1978; Аршавский, 1982, 1986; Алжимолаев, 1989], составляющих сущность онтогенеза и наиболее полно раскрывающихся в динамике процессов роста и физического развития. Особенно, когда средовые факторы становятся внутренними факторами развития. Этим и обусловлена информативность онтогенетического подхода в исследованиях биологически значимых для организма факторов.

Эффективность использования такого подхода была показана при установлении биологической значимости ряда средовых факторов (алиментарного, температурного, гипоксии, гипокинезии и других) на динамику роста, физическое развитие, продолжительность жизни и другие биологические характеристики организма животных [Комфорт, 1967; Аршавский, 1975; Фролькис, Мурадян, 1988]. Весьма результативным оказалось использование онтогенетического подхода и в исследованиях значения гравитационного фактора для роста и развития растений [Парфенов, 1988]. А также отдельных этапов пренатального и постнатального развития животных организмов [Смитт, 1975; Аршавский, 1979; Серова, 1988; Серова, Денисова и др., 1988; Скуратова, Оганов и др., 1988]. Более подробно эти данные изложены в обзоре [Белкания, 1982].

Следует подчеркнуть, что характерная для человека этапность формирования позной статики и локомоции, начиная от лежания и ползания, передвижения на четвереньках и кончая прямохождением и прямохождением, определяет значительно больший, по сравнению с животными с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией, диапазон изменчивости условий воздействия земной силы тяжести в процессе роста и развития. Именно планетная гравитация является важнейшим средовым, ставшим внутренним, фактором, который определяет для человека этапность формирования прямохождения как дефиницию видового физического развития.

Если животные с проноградной статикой и четвероногой локомоцией после рождения очень быстро (от несколько часов копытные, слон и до нескольких недель животные с более сложной локомоцией – кошки, собаки) осваивают позу стояния, а затем и передвижение на четырех конечностях (рис. 4.1), то у человека этот процесс затягивается на беспрецедентно более длительный период времени. Только к году ребенок может самостоятельно и непродолжительно стоять и сделать первые шаги, а полное освоение прямохождения и устойчивой реализации основных локомоторных форм (ходьба, бег, прыжки и другие) с возможностью длительного поддержания вертикальной позы затягивается до 6-7 лет. Да, и в дальнейшем, до завершения роста и физического развития в связи с постоянным изменением

линейных размеров и соматической конституции сохраняется нестабильность систем антигравитационного обеспечения. И наиболее остро такая нестабильность проявляется в состоянии систем, обеспечивающих перемещение и поддержание в гравитационном пространстве массы тела и его частей (поза и локомоция), включая при этом и внутрисосудистый объем крови (гидростатический или гравитационный фактор кровообращения).



Рис. 4.1. Животные уже после нескольких часов после рождения уверенно удерживают позу стояния, а затем осваивают и передвижение на четырех конечностях.

Все это определяет особый интерес к раскрытию биологических закономерностей онтогенетической адаптации организма человека к характерным для его развития этапным изменениям относительного влияния силы тяжести на протяжении предефинитивной стадии постнатального онтогенеза. В процессе онтогенетического формирования прямохождения организменная адаптация к земной гравитации у человека реализуется по трем составляющим (рис. 4.2).

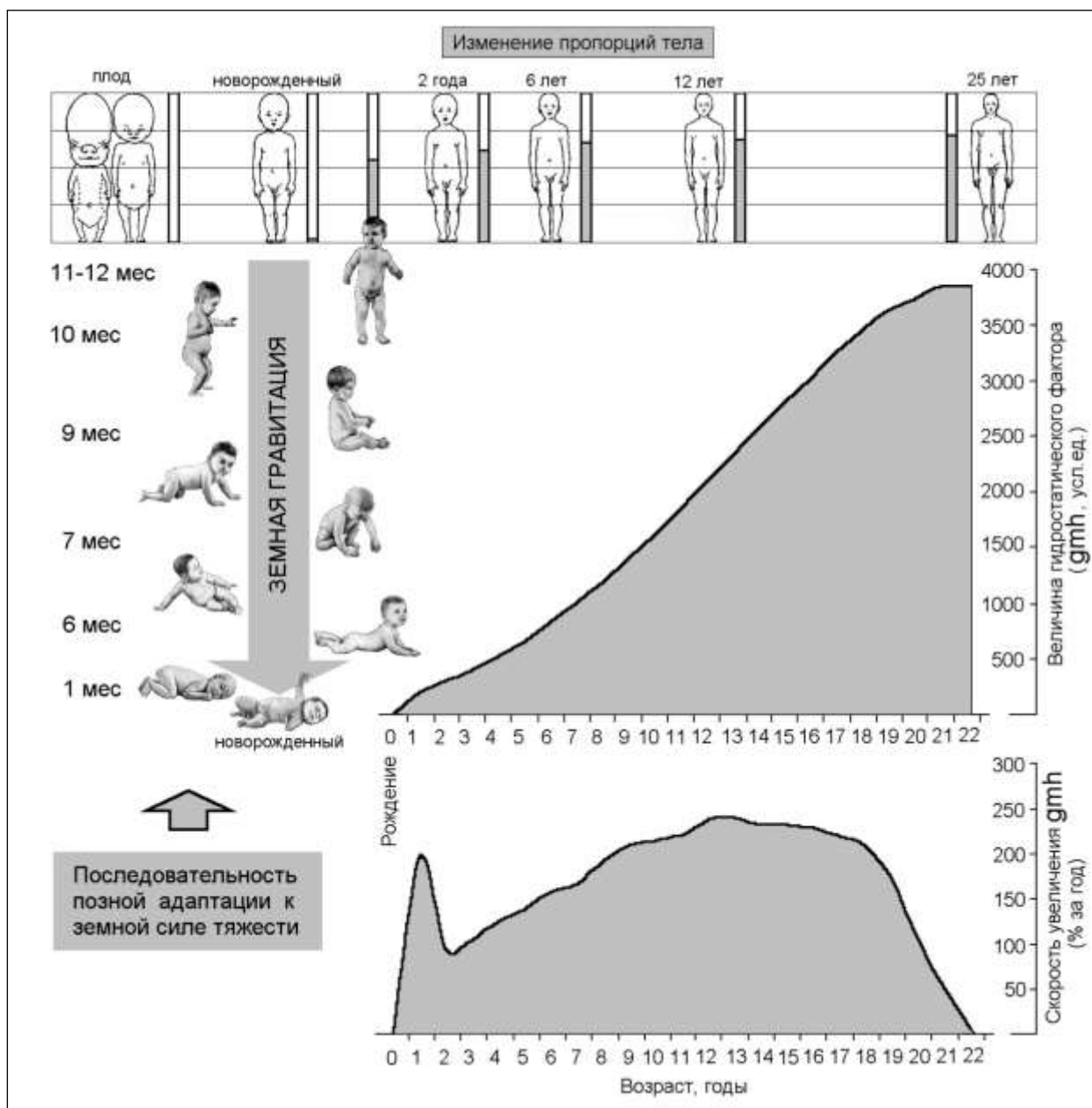


Рис. 4.2. Усиление гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения в процессе роста и поэтапного перехода человека к прямохождению на протяжении предефинитивной стадии постнатального онтогенеза.

Вверху – изменения пропорций тела [по Robbins et al., 1928], дополнительно влияющих, наряду с увеличением роста тела и внутрисосудистого объема крови, на величину гидростатического столба крови в сосудах ниже уровня сердца (доп. авт.: показано затемненной частью столбиковой диаграммы рядом с контурной фигуркой тела).

Слева: поэтапные позные формы адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения (возраст в месяцах).

Справа: верхний затемненный профиль – условная величина гидростатического фактора из расчета gmh (в усл. ед), где g - ускорение свободного падения (принято за 1), m - масса крови (в мл, плотность крови принята за 1) и h – высота гидростатического столба крови (от уровня сердца до стоп, в см); нижний – уровень годового прироста величины гидростатического фактора (в %).

Первая – это изменения массы, линейных размеров и пропорций тела в процессе собственно роста и физического развития. Вторая – поэтапное формирование поз и переход к прямохождению. Третья – гидростатический фактор кровообращения, изменения которого детерминированы как изменениями линейных размеров, так и особенно позой тела.

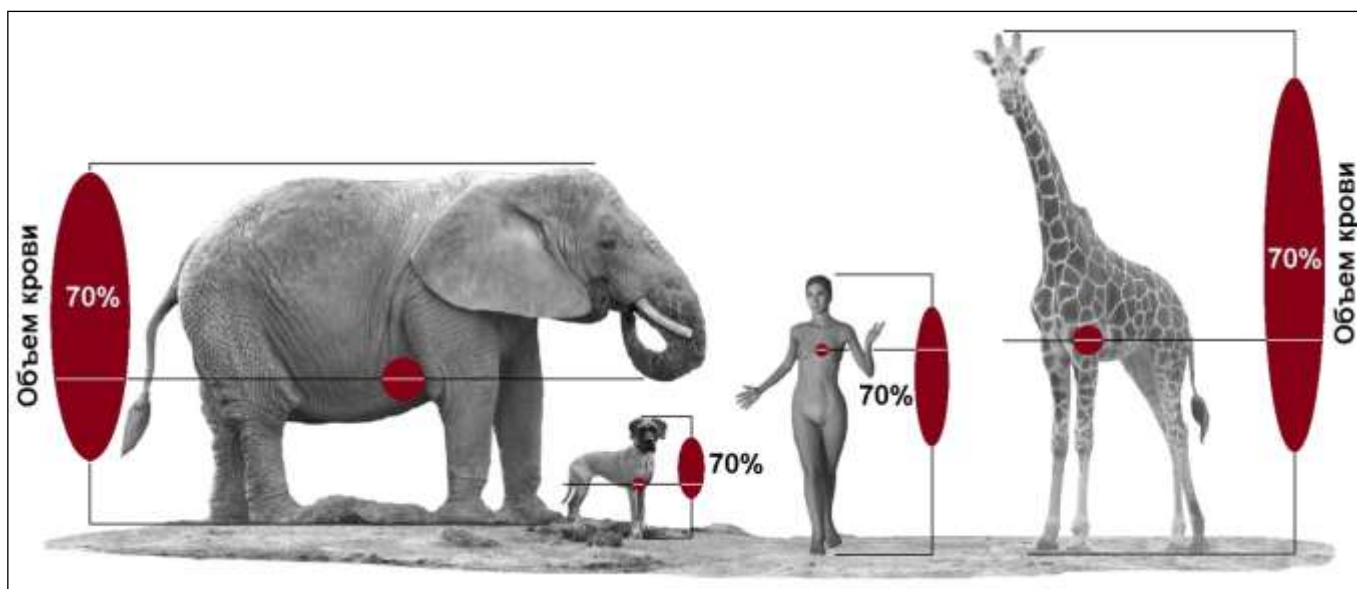
Влияние земной гравитации на развитие плода минимально. Рождение ребенка – это начало формирования базовых биологических адаптаций к основным физическим условиям среды. И если адаптация к жизни в условиях атмосферы Земли – переход на легочный тип дыхания происходит практически сразу после рождения с первым криком ребенка, то адаптация к жизни в гравитационном поле Земли растягивается на годы, проходя характерные этапы, определяющие видовые особенности всего постнатального развития человека.

Взвешенность плода в околоплодных водах обуславливает равномерное распределение силы тяжести по всей поверхности тела, которая равна площади опоры, а отсюда и минимальную гравитационную напряженность. Это определяет относительно слабое непосредственное влияние на плод силы тяжести. После рождения ребенок полностью оказывается во власти гравитационных сил планеты. Однако в силу того, что он преимущественно находится в положении лежа, это влияние относительно минимально на осевые структуры скелетно-мышечной системы и практически равно нулю по гидростатическому фактору кровообращения, так как отсутствует вертикальный столб крови, который собственно и формирует этот фактор.

По мере роста и поэтапного освоения прямохождения, а затем и прямохождения относительное влияние гравитации на осевые структуры тела и сердечно-сосудистую систему усиливается. Особенно ярко это усиление проявляется по гидростатическому фактору кровообращения.

На рис. 4.3 напомним о принципиальном отличии проявляемости этого фактора у человека от других животных, что напрямую связано с видовыми особенностями позной статики и локомоции. Только у человека в характерных для него видовых условиях жизнедеятельности – ортоградная позная статика и прямохождение создается ситуация, когда около 70% объема крови сосредотачивается ниже уровня сердца. Формирующийся таким образом столб крови, который зависит его высоты (от стоп до уровня сердца), от объема крови и ее удельного веса, и определяет величину гидростатического фактора, на преодоление которого направлена антигравитационная регуляция кровообращения и антигравитационная функция сердечно-сосудистой системы (ССС) в целом. У остальных животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией тот же объем крови локализуется на уровне сердца и выше него. Это – принципиально иная гидростатическая ситуация кровообращения.

Рис. 4.3. Распределение внутрисосудистого объема крови по отношению к уровню сердца у животных с проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (например, слон, собака, жираф) и у прямоходящего человека при стоянии.



При этом следует подчеркнуть, что если для четвероногих животных принятие вертикальной позы весьма эпизодично, то для человека, как прямоходящего существа, такая поза является характерным и основным физическим условием его жизнедеятельности как на протяжении суток, так и всей его жизни. И точно также как первое самостоятельное стояние у ребенка является важнейшей этапной датой для его дальнейшего физического развития, так и скачкообразное усиление гидростатического фактора в связи с переходом к ортоградной позной статике определяет дальнейшую антигравитационную адаптацию кровообращения у человека как прямоходящего существа, которая на несколько порядков выше, чем у животных с четвероногой локомоцией и проноградной статикой (см. рис. 3.4).

В процессе этой адаптации в постнатальном онтогенезе условная величина гидростатического фактора (gmh , усл.ед.) увеличивается на несколько порядков (см. рис. 4.2). Безусловной основой такого увеличения является, прежде всего, поэтапный переход к прямохождению. Ростовое увеличение массы тела сопровождается увеличением и объема и массы крови, что усиливает весовую составляющую (m) гидростатического стола крови. А сама высота этого стола (h) также прогрессивно увеличивается в соответствии с ростовым увеличением общей длины тела, а также с изменениями пропорций тела – относительное к длине тела укорочение верхней части туловища (от уровня сердца до головы) и относительное удлинение нижней части тела (от уровня сердца до стоп).

На графике скорости изменений величины гидростатического фактора (см. рис. 4.2) хорошо видно, что его величина (gmh , усл.ед.) растет на протяжении всего дефинитивного периода постнатального онтогенеза, вплоть до общей остановки роста. Причем, первый пик скорости увеличения « gmh » (в % за год) отмечается к 1-ому году, когда ребенок самостоятельно становится на ноги, и принципиально изменяются гидростатические условия кровообращения. Затем на протяжении 2-3 лет она замедляется, после чего скорость увеличения « gmh » прогрессивно увеличивается до 12-13 лет, остается на стабильном уровне до 17-18 лет и к завершению общего роста (21-22 года) прогрессивно снижается до нуля.

Таким образом, наиболее динамичными периодами формирования гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения у человека является первый год жизни, а затем с 4-5 года и до 12-13 лет (т.е. к началу полового созревания). А это значит, что именно в этих периодах наиболее выражено проявляется нестабильность антигравитационного напряжения кровообращения. Стабильно напряженной остается регуляция кровообращения по гидростатическому (гравитационному) фактору в периоде полового созревания (12-18 лет), после чего по завершению роста и физического развития гидростатическая ситуация кровообращения стабилизируется уже на окончательно сформировавшемся уровне.

После завершения ростовых изменений размеров тела и формирования стабильного уровня гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения дальнейшие изменения нагрузочного влияния земной гравитации на организм и в частности на кровообращение обусловлены в большей мере обстановочными факторами, носящими социальный характер.

С одной стороны, это изменения экспозиции действия гравитационного фактора в связи с изменениями двигательного образа жизни (режима жизнедеятельности) и, соответственно суточного ритма нахождения человека в вертикальном положении (стоя, сидя, при ходьбе). В периоде репродуктивного и раннего пострепродуктивного возраста, а это наиболее активный период жизнедеятельности, влияние гравитационного фактора усиливается в связи с увеличением общего времени пребывания человека в вертикальном положении. Соответственно сокращается продолжительность ночного сна, а по существу – время пребывания в положении лежа, в котором уменьшается гравитационная нагрузка на организм. Такое проявление очевидного тренда современного образа жизни урбанизированного сообщества вызывает все большее внимание и настороженность в отношении влияния его на здоровье [Angela Boal et al., 2020; Dusan Petrovic et al., 2020]. С другой стороны, и это очевидно – возрастное накопление нагрузочного действия планетной гравитации на организм, связанное как с увеличением возраста, так и с увеличением общей продолжительности жизни.

Все это значит, что на протяжении суток и всей своей социально активной жизни человек большую часть времени ($2/3$ – $2/4$, а иногда и более) проводит в вертикальном положении тела. Именно это составляет основное видовое условие жизнедеятельности человека и обуславливает постоянную и наиболее высокую, по сравнению с остальными животными, гравитационную нагрузку на организм. Именно эта нагрузка в условиях социально навязанного образа и режима жизни, особенно, при пренебрежении должным пассивным отдыхом (ночной сон, дневной отдых) является основой развития утомления и возрастной амортизации (старения) организма. И, в первую очередь, в системах организма, наиболее подверженных гравитационной нагрузке – это осевой (опорный) скелет и мышечная система и ССС с ее выраженной антигравитационной функцией.

И, наконец, и, наконец, следует иметь в виду, что, помимо собственно утомления, антигравитационное напряжение организма усиливается при недостаточности питания, на фоне перенесенных и текущих заболеваний и т.д., особенно в сочетании с несоблюдением адекватного по соотношению условий стоя-лежа двигательного режима.

4.2. Этапы онтогенетической адаптации человека к земной гравитации (общая характеристика)

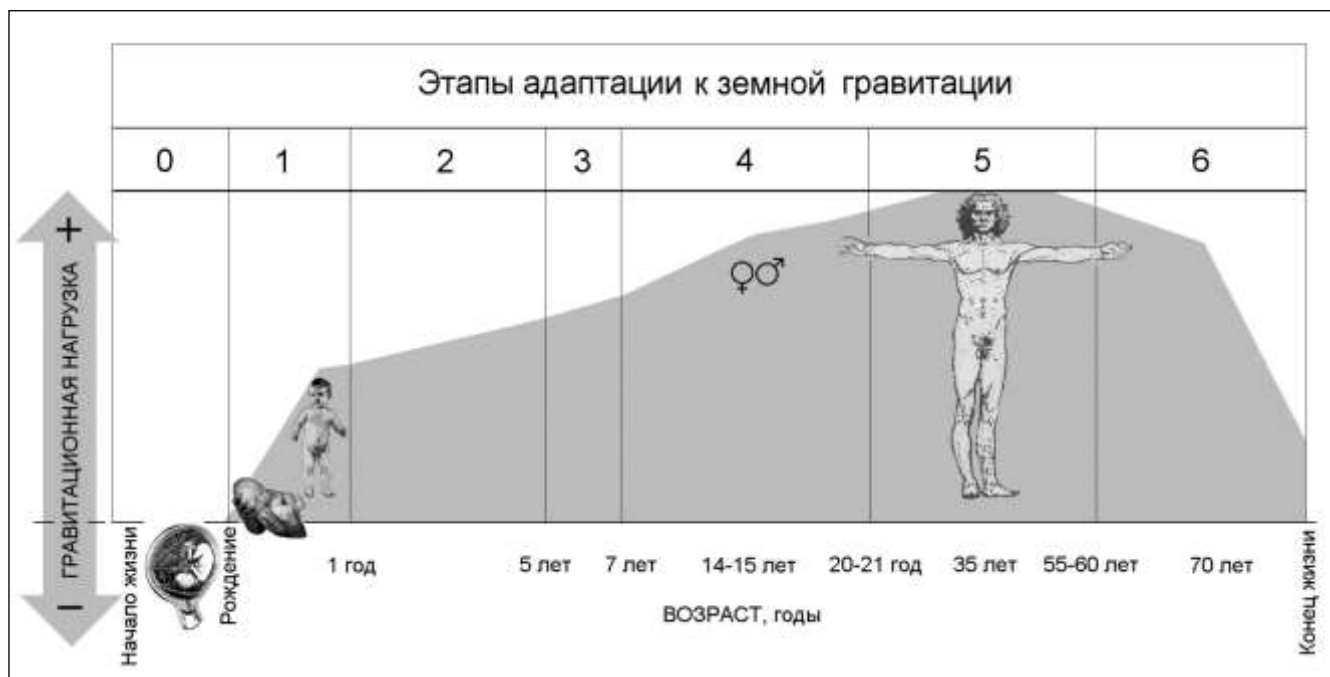
Весьма четкая и характерная возрастная динамика изменений относительного влияния земной гравитации на организм и, в первую очередь, в процессе становления прямохождения, как основного биологического качества человека, обосновывает выделение следующих этапов формирования этой - одной из базовых организменных адаптаций в процессе развития и жизнедеятельности человека в условиях планетной силы тяжести (рис. 4.4)

Рис. 4.4. Онтогенетические этапы относительных изменений влияния земной гравитации и организменной адаптации к ним в процессе развития и жизнедеятельности человека.

0 – пренатальное развитие (от оплодотворения яйцеклетки до рождения), 1 – формирование прямохождения (от рождения до 1 года), 2 – формирование основных локомоторных форм прямохождения (к 5 годам), 3 – способность длительного удержания тела в условиях прямохождения и прямохождения (к 7 годам), 4 – половое закрепление прямохождения и формирование полодифференцированных форм адаптации организма женщин и мужчин к гравитации (к 20-21 годам), 5 - репродуктивные и нозологические формы адаптации (на

протяжении первого и второго зрелого возраста – от 20-21 года до менопаузы у женщин и до 60 лет у мужчин), 6 – старение и амортизационные формы проявления адаптации к гравитации (после менопаузы у женщин и старше 60 лет у мужчин и до конца жизни).

Помимо возрастных границ основных этапов, по шкале возраста цифрами обозначены дополнительные разграничительные даты в пределах выделенных этапов: по этапу 4 – дата 14-15 лет соответствует вхождению в период полового созревания, по этапу 5 – дата 35 лет разграничивает периоды 1-го и 2-го репродуктивного возраста, по периоду 6 – дата 70 лет разделяет фазу пострепродуктивного возраста до и после условного рубежа средней продолжительности жизни. В качестве последней принимается условная средняя продолжительность жизни при рождении от общей численности населения по данным Всемирной организации здравоохранения [ВОЗ, 1992].



Пренатальное развитие от оплодотворения яйцеклетки и до рождения (этап 0) осуществляется, как отмечалось выше, в условиях минимальной напряженности гравитационного фона. На первом этапе (1-й) постнатального онтогенеза – после рождения и на протяжении 1 года через характерную последовательность промежуточных поз происходит формирование прямохождения. Именно в момент перехода к стоянию происходит относительное усиление гравитационной нагрузки на осевые структуры скелета и фиксация пикообразного повышения величины гидростатического фактора кровообращения.

Самостоятельное стояние, внутренним таинством которого является преодоление планетной гравитации, является наиболее значимой датой в развитии человека и необходимой основой для дальнейшего становления основных форм прямохождения, которое завершается к 5 годам. Это и составляет основное содержание 2-го этапа организменной адаптации к земной гравитации, на протяжении которого формируется ходьба, бег, прыжки и удержание равновесия на одной ноге, при поворотах, при наклонах, бросании предметов - всего того, что принципиально отличает двигательный образ жизни Человека прямоходящего от остальных животных .

Однако требуется еще 2-3 года, чтобы сформировалась способность длительного удержания тела при прямохождении и двигательной жизни в условиях прямохождения (3-й этап). Практически любое животное можно обучить стоять и передвигаться на задних конечностях, но длительно (на протяжении многих часов) и так координировано, как это делает Человек, даже с грубыми неврологическими дефектами, например при детском,

церебральном параличе или после перенесенного инсульта, недоступно ни одному виду животных, кроме одного - обезьян, но об этом дальше.

Таким образом, процесс формирования основного биологического качества Человека – прямохождения со всеми его составляющими (ортоградная позная статика и бипедальные формы многообразных локомоций) растягивается до 7-8 лет. При этом, относительное усиление влияния земной гравитации, в отличие от скачкообразного повышения на первом этапе постнатальной адаптации, в дальнейшем происходит перманентно и на втором и третьем этапах обусловлено ростовым увеличением линейных размеров и изменениями пропорций тела. Кроме того, усиление гравитационной напряженности связано и с увеличением жизненной экспозиции пребывания в вертикальном положении тела (стоя, сидя, при ходьбе).

Последующий 4-й этап ростовой адаптации Человека к жизни в условиях земной силы тяжести совмещается с половым созреванием и завершением роста и физического развития (к 20-21 годам). Относительное усиление влияния земной гравитации на данном этапе развития связано с дальнейшими изменениями массы, линейных размеров и пропорций тела. Ростовый процесс продолжается, но уже в видоспецифических для человека условиях многообразия локомоторных форм прямохождения. Именно в этих условиях в процессе роста и физического развития происходит дооформление характерной для вида конституции человека как прямоходящего существа. Например, важным элементом конституции человека является формирование характерных изгибов позвоночника. Этот процесс начинается на 2-3 месяце внутриутробной жизни, продолжается до перехода к выпрямленному положению туловища и его окончательной установки к 7 годам, а вот закрепление всех этих преобразований происходит лишь в возрасте от 7 до 17-18 лет [Гурова Н.И., 1965; Баландин Н.Ф., 1871; Fick K., 1904].

Определенную нестабильность на этом этапе организменной адаптации к земной гравитации придает пубертатный скачок роста. Последний характеризуется скачкообразным увеличением линейных размеров тела по росту и по массе тела, а, следовательно, и по объему крови – основным составляющим гравитационного (гидростатического) фактора кровообращения, адаптация к которому сопровождается повышением антигравитационного напряжения ССС. Реальной для данного этапа является и перманентно увеличивающаяся суточная экспозиция гравитационной нагрузки в вертикальном положении тела в связи со значительным расширением социальной сферы и периода активной жизнедеятельности (учеба, спорт, развлечения и т.д.) детей и, особенно, подростков.

Важнейшим содержанием этого этапа является половое закрепление характерных для прямоходящего Человека форм локомоций, а также полодифференцированных форм адаптации организма женщин и мужчин к гравитации. Речь идет не о различиях просто двигательного поведения, хотя и они очевидны, а имеются в виду конституциональные особенности двигательного обеспечения полового поведения и детородной функции. Это, прежде всего, изменения в организме женщины, подготавливающие его к длительному вынашиванию беременности крупным плодом. Причем, в отличие от остальных животных, вынашивание на протяжении всего срока беременности преимущественно в вертикальном положении тела.

Исключительно высокие двигательные возможности человека в половом поведении, включая и половой акт, как собственно форму локомоторной реализации такого поведения, безусловно, определяются прямохождением. Конечно же, не просто позой, а развитием всего комплекса систем обеспечения двигательного поведения при прямохождении. В принципе, и само по себе многообразие форм двигательного поведения Человека, производных от прямохождения, расширяет и копулятивные возможности реализации собственно полового акта, как одной из форм двигательного поведения вообще и обязательной в реализации репродуктивного поведения.

После завершения ростовых процессов, формирования конституции и вступления в период активной социальной жизни и репродуктивного поведения (5-й этап) относительное

усиление гравитационной напряженности связано преимущественно с увеличением суточной экспозиции пребывания в вертикальном положении тела в связи с повышающимся уровнем социально и репродуктивно мотивированной поисковой активности. Кроме того, это и наиболее продолжительный этап жизни человека, на протяжении которого реализуются репродуктивные и нозологические формы адаптации к земной гравитации. Это беременность – состояние, при котором значительно и на протяжении достаточно продолжительного времени усиливается гравитационная нагрузка на организм женщины. Это и нарушение суточного ритма с увеличением времени пребывания в вертикальной позе с укорочением периода лежания, включая нарушения естественной синхронизации по биоритму день-ночь. Все это дополнительно усиливает напряжение организма в режиме антигравитационного обеспечения.

При этом следует иметь в виду, что такое напряжение, особенно по ССС, будет выше у особей с большими линейными размерами тела, определяя индивидуальные особенности. Можно полагать, что такая зависимость является одной из составляющих и популяционных различий между мужчинами и женщинами и по продолжительности жизни, если учитывать амортизирующие проявления антигравитационного напряжения тканей и органов как скелетно-мышечной, так и, особенно, ССС.

И, наконец, такое усиление антигравитационного напряжения реально на фоне нарастающей на протяжении второго репродуктивного возраста (старше 35 лет) заболеваемости. В этом отношении особому обсуждению подлежит рассмотрение основных неинфекционных заболеваний, типичных для нозологического профиля человека. Это, прежде всего, заболевания сердечно-сосудистой системы – артериальная гипертензия и гипотония, ишемическая болезнь сердца, нарушения мозгового кровообращения, недостаточность артериального и венозного кровообращения нижних конечностей. Кроме того, это дегенеративные заболевания позвоночника и крупных суставов, в первую очередь, тазового пояса и нижних конечностей. Это язвенная болезнь желудка и 12-перстной кишки, сахарный диабет и ряд других заболеваний.

С одной стороны, на фоне этих заболеваний дополнительно усиливается напряженность систем организма в режиме антигравитационного обеспечения – жизнь в стесненных тем или иным заболеванием условиях вертикальной позы тела. С другой стороны, есть основания полагать, что видоспецифические по форме или локализации и частоте проявления заболевания, составляющие основной нозологический профиль человека (антропатология), являются производным такого напряжения и проявлением особой (нозологической) формы адаптации к усилившемуся в тех или иных условиях влиянию земной гравитации [Белканиа Г.С., 1984, 1988, 1990].

Иные возможности адаптации к гравитационной нагрузке при прямохождении определяются у человека в пострепродуктивном возрасте (6-й этап постнатальной адаптации к земной гравитации). Вполне естественно, что на фоне старения существенно ослабляется возможность поддерживать уровень антигравитационного напряжения организма. Наряду со снижением социальной и репродуктивной мотивации поисковой активности стареющего организма изменяются на обратные, по сравнению с репродуктивным возрастом, соотношения экспозиции пребывания в вертикальном и горизонтальном положении тела – все большее время человек предпочитает находиться в покое, особенно в положении лежа.

В соответствии с выделенными онтогенетическими этапами адаптации к земной гравитации в процессе формирования и жизнедеятельности в условиях прямохождения (см. рис. 4.4) в последующем рассматриваются основные ростовые и клинические проявления соматического состояния человека.

4.3. Ростовые и клинические проявления адаптации к земной гравитации

Общее рассмотрение кривых роста длины тела свидетельствует о положительном геотропическом потенциале адаптации животных с разными позными формами локомоторной активности. Это проявляется увеличением скорости роста после рождения. Весьма выразительно такой прирост проявляется у крыс – животных с четкой проноградной позной статикой и четвероногой локомоцией (рис. 4.5). Причем, это увеличение скорости роста предшествует периоду полового созревания, а далее, как у крыс, так и у мышей к концу полового созревания скорость роста резко снижается.

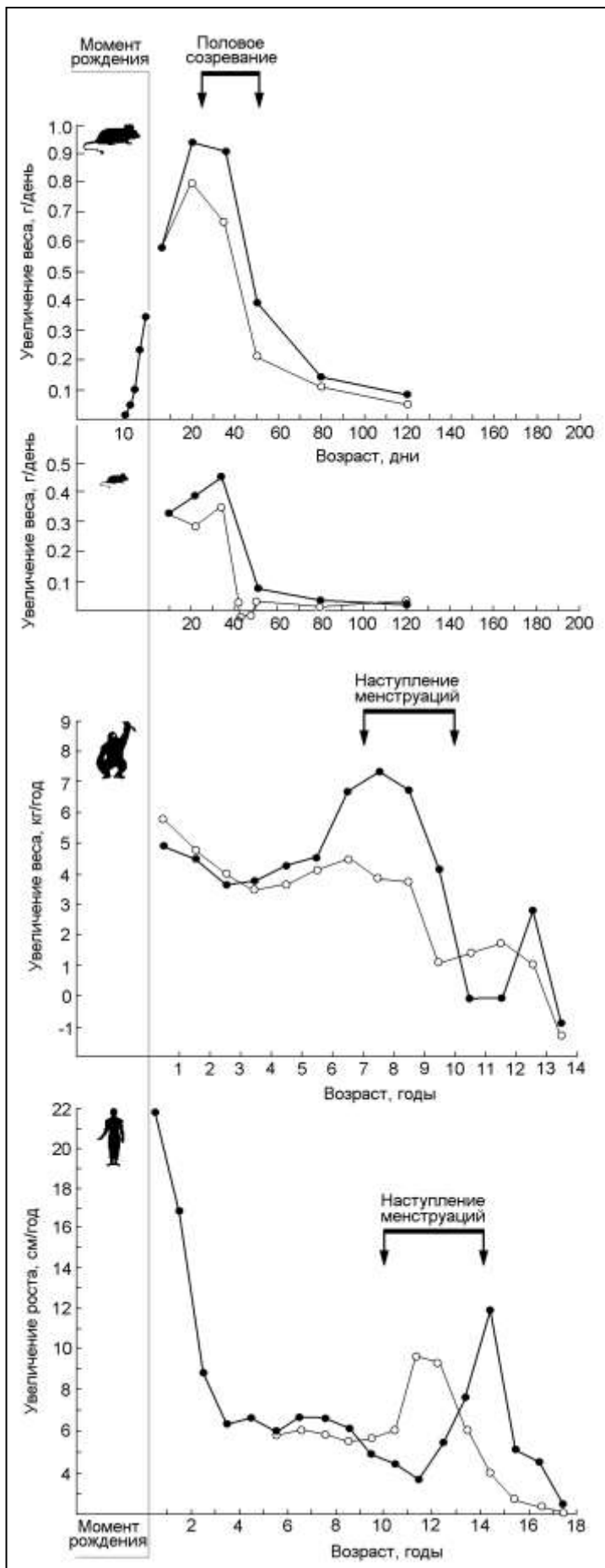


рис. 4.5. Сравнительная характеристика кривых скорости роста у крупных и мелких мышей линии Мак-Артур, шимпанзе и человека. Черные кружки – самцы (мужчины), белые – самки (женщины).

В принципе, и у человекообразных обезьян и у человека отмечается аналогичный скачок роста, так или иначе совпадающий с периодом полового созревания. Однако, если у человека этот скачок во времени накладывается, собственно, на период созревания – у девочек на начало, а у мальчиков на середину и конец этого периода, то у шимпанзе, также как и у крыс, предшествует половому созреванию, захватывая начало этого периода. Очень четко отмеченные соотношения определяются при сопоставлении динамики скорости роста длины тела у девочек и у крыс (рис. 4.6).

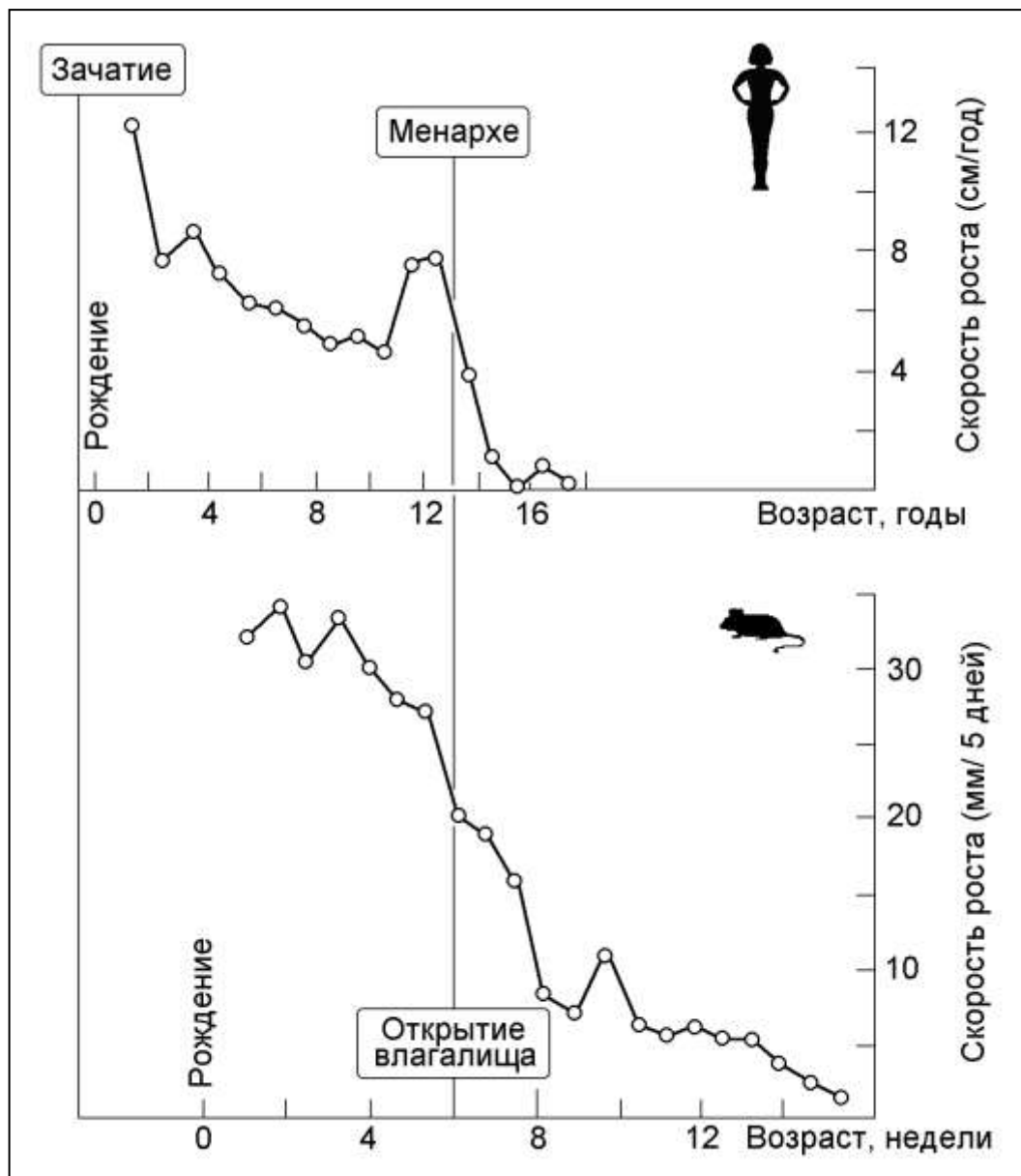


Рис. 4.6. Сравнение возрастной динамики скорости роста длины тела у девочек [по Бауер. Bauley, 1959] и у крыс [по Enthoven et al.].

Шкала построена таким образом, что время зачатия у тех и других, а также возраст менархе у девочек и возраст открытия влагалища у крыс совпадали [приведено по Donovan, ван дер Верф тен Бош, 1974].

Следует отметить еще одно и уже принципиальное отличие динамики роста человека. Оно хорошо проявляется при сопоставлении роста в пренатальном и раннем постнатальном периодах (рис. 4.7). Наиболее высокий темп роста у человека имеет место в конце

внутриутробного периода, затем он резко падает и второй его подъем наступает накануне пубертатного периода. Таким образом, пик роста, единственный у других животных, у человека представлен двумя фазами: одна – период внутриутробной жизни, другая – спустя 10-15 лет. Так, чаще всего и представляется картина динамики роста человека.

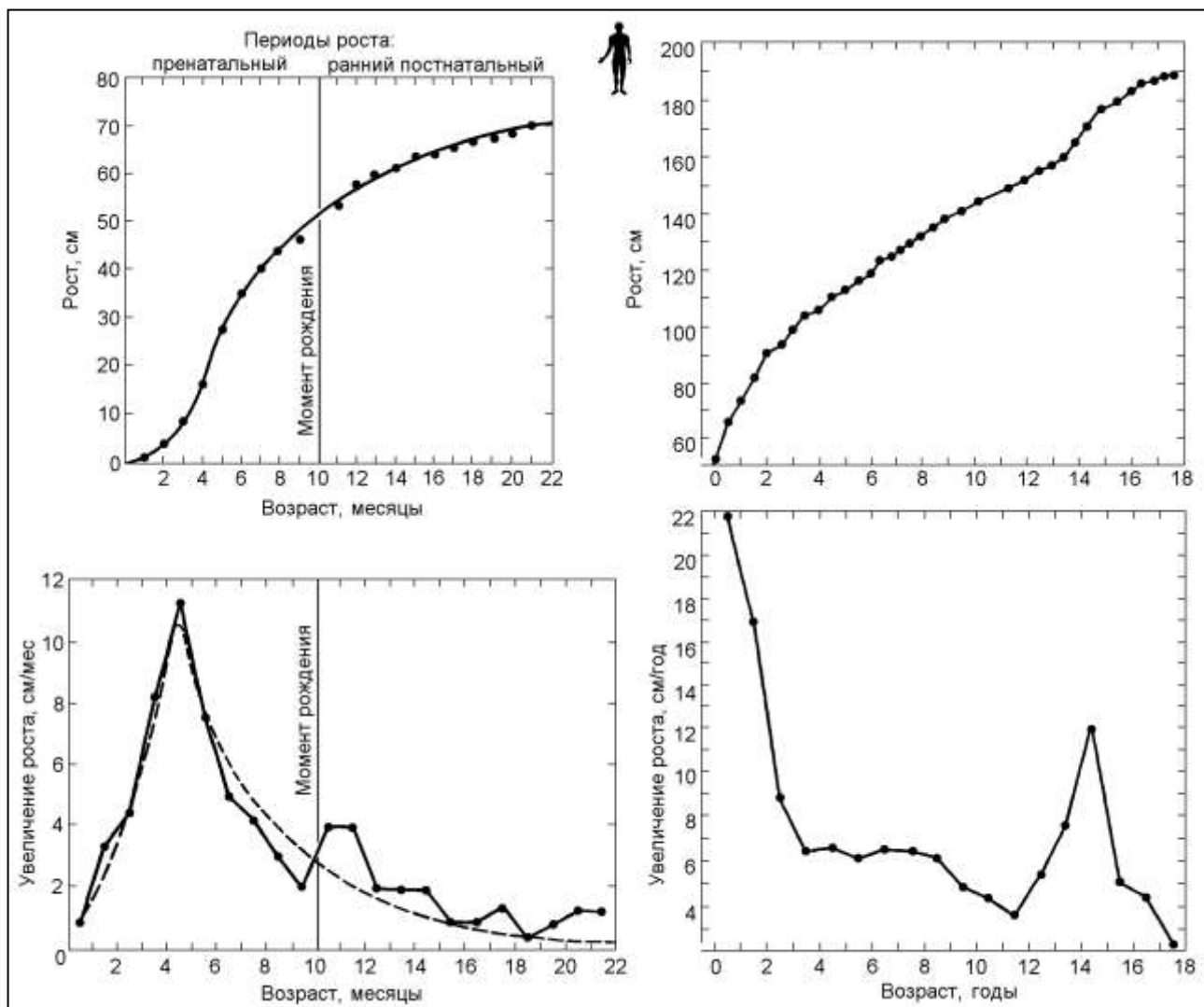


Рис. 4.7. Рост длины тела человека.

Слева - в пренатальном и раннем постнатальном периодах, справа – мальчика с момента рождения до 18 лет [приведено по Харрисону и др., 1968]

Вверху – кривые абсолютного роста, внизу – кривые скорости роста по приросту длины тела (слева – за месяц, справа – за год).

Однако обращает внимание и еще один скачок роста – на протяжении 1-2 года после рождения. Даже на традиционно рассматриваемых кривых роста в постнатальном онтогенезе хорошо видно, что именно в это период отмечается самая высокая скорость прироста длины тела за год, после чего она резко снижается (рис. 4.7, справа). Причем, это именно скачок, а не просто высокая скорость роста. Это хорошо видно на эмпирической, а не сглаженной кривой увеличения роста (рис. 4.7, слева внизу). Хорошо виден четкий подъем кривой роста в первые месяцы после рождения. Так что самая высокая скорость роста в первые два-три года после рождения – это не инерция интенсивного пренатального развития, а

фенотипическая реализация ростового процесса в условиях влияния характерного комплекса факторов постнатального онтогенеза. И значение в этой реализации видоспецифической организменной адаптации к земной гравитации является биологически базовым. В этом отношении реальность характерной для человека трехпиковой динамики ростового процесса в пренатальном и постнатальном периодах верифицирует весьма интимные связи между физическим и половым развитием, которые выявляются при анализе возрастной динамики секреции тестостерона у мужчин (рис. 4.8) и гонадотропинов у женщин (рис. 4.9).

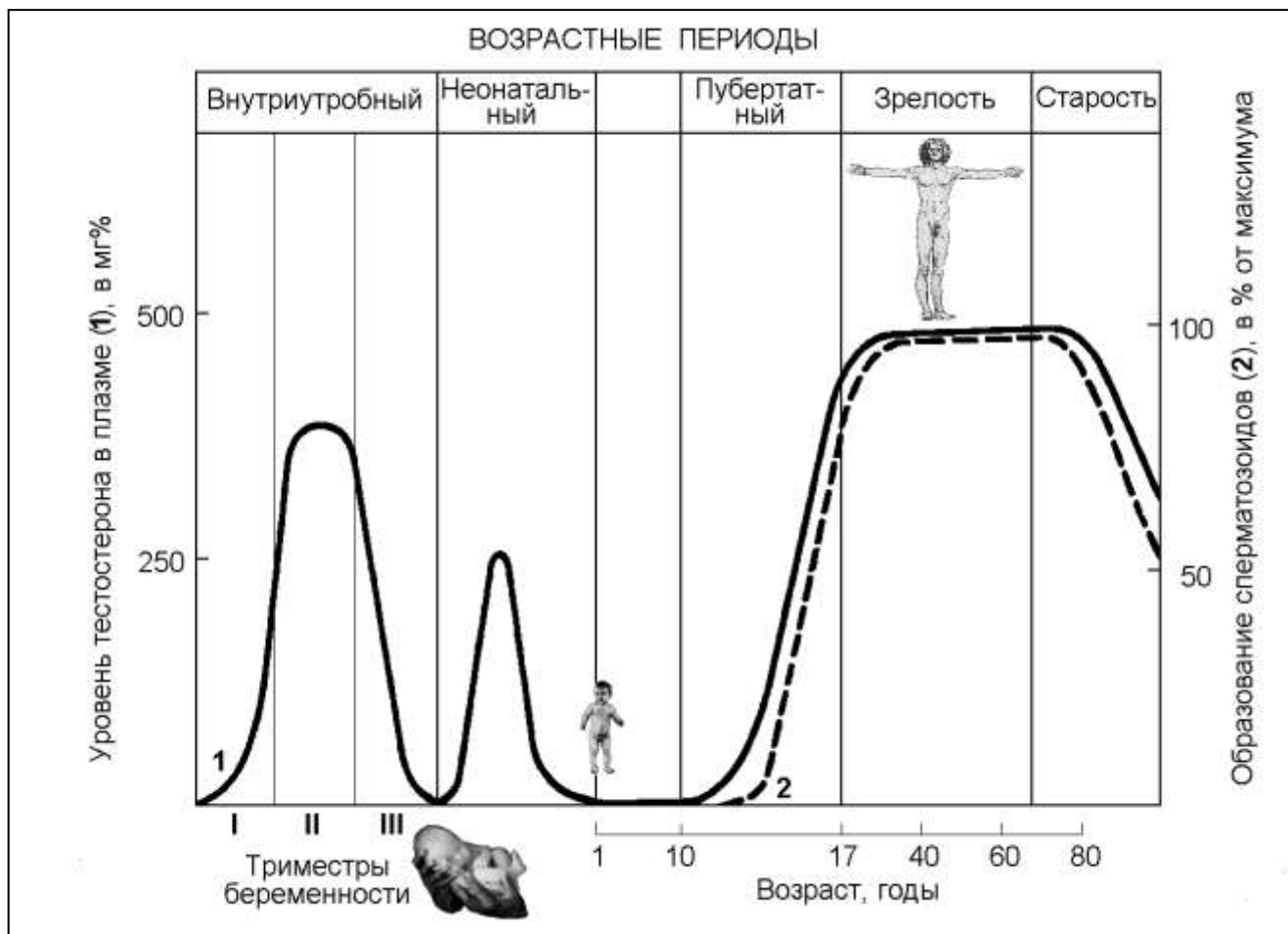


Рис. 4.8. Стадии полового развития (жизни) мужчины [приведено по Griffin, Wilson, 1985] с совмещением (ред. авт.) с основными онтогенетическими этапами относительных изменений влияния земной гравитации и организменной адаптации к ним в процессе развития и жизнедеятельности человека (см. рис. 4.4).

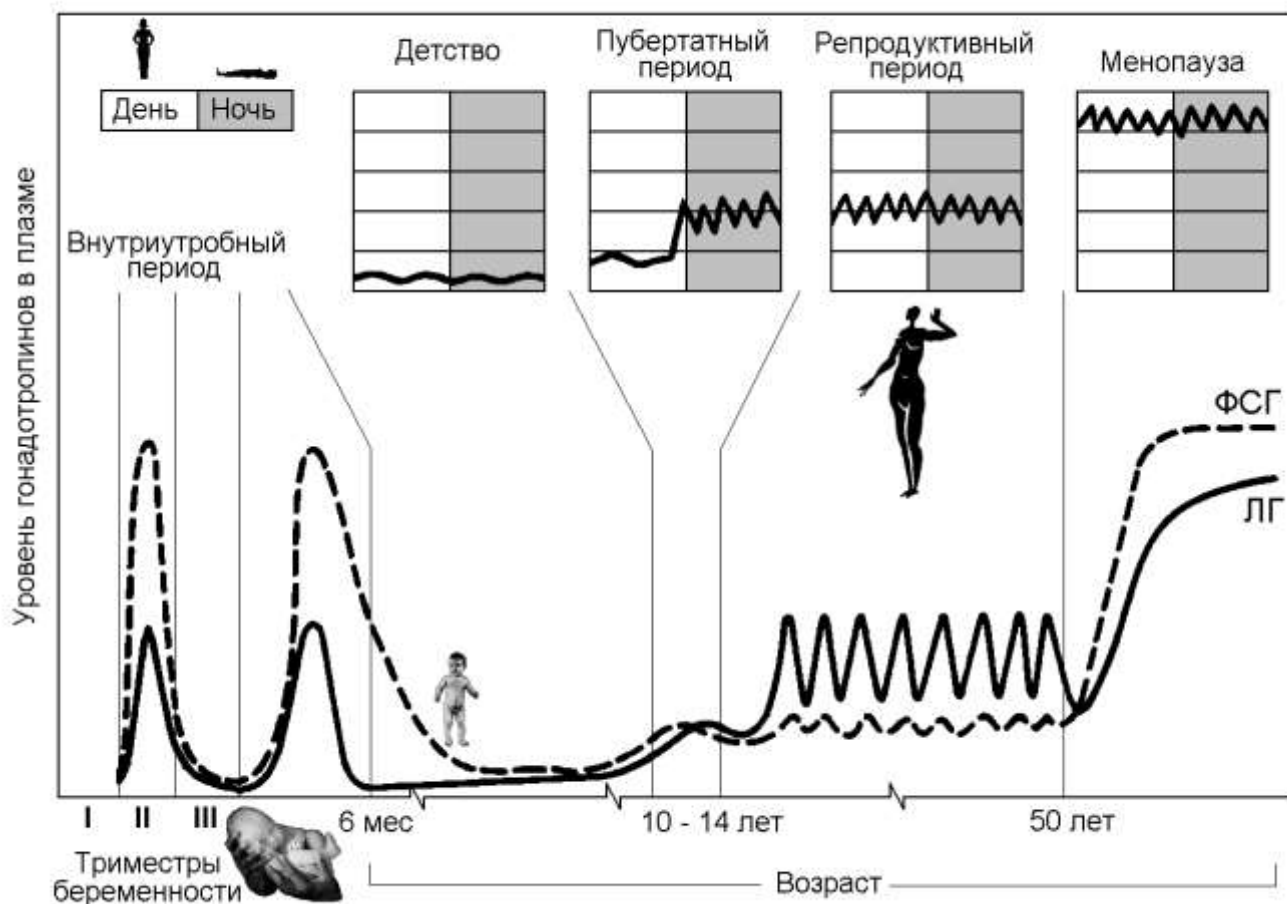


Рис. 4.9. Характер секреции гонадотропинов в разные периоды жизни женщины. ФСГ – фолликулостимулирующий гормон, ЛГ – лютеинизирующий гормон. На верхней части рисунка – характер секреции ЛГ в часы бодрствования (светлая зона) и ночью (затемненная зона), соответственно в дневное время в тех или иных условиях прямохождения (стоя, сидя, при ходьбе), а в ночное время в горизонтальном положении лежа (обозначено фигурками). Приводится с дополнениями (ред. авт.) по Faiman et al. (1976)/

Общей особенностью такой динамики, не зависящей от пола, являются совершенно синхронные во времени и три пика секреции половых гормонов. Первый приходится на второй триместр беременности, второй пик - на середину первого года жизни и третий – на период зрелости. Первый и третий пик традиционно рассматривается как проявление половой дифференциации, но с этих позиций становится неясной, как это и определяется в литературе, роль неонатального всплеска тестостерона у мальчиков и гонадотропинов у девочек в течение первого года жизни. Представляется, что такое повышение секреции тестостерона (1) у мужчин (рис. 4.8), фолликулостимулирующего (ФСГ) и лютеинизирующего (ЛГ) гормонов у женщин (рис. 4.9) направлено на гормональное обеспечение пластического обмена ростового пика (по структуре и функции) на ключевом этапе организменной адаптации к земной гравитации – переход от промежуточных форм локомоции к прямостоянию и прямохождению.

Значимость гормонального обеспечения пластического обмена хорошо проявляется и в том, что и повышение секреции тестостерона в обеспечении достижения физической зрелости опережает остановку роста. И что особенно важно, опережает по времени начало образования сперматозоидов (рис. 4.8, 2). Это можно расценивать как проявление следующей последовательности взаимоотношений между развитием репродуктивной

системы и ростовым процессом – сначала гормональное обеспечение обмена, затем пластические преобразования в структуре и закрепление этих преобразований в функции.

Еще одним проявлением взаимосвязи между гормональным обеспечением ростового процесса и адаптацией к земной гравитации является весьма определенная возрастная динамика суточного профиля секреции лютеинизирующего гормона (рис. 4.9, вверху). При этом следует иметь в виду, что суточная динамика ЛГ – это не просто «день – ночь», а, прежде всего, смена положения тела (стоя – лежа). Поэтому подавление пульсирующего характера ЛГ днем, а это жизнедеятельность в условиях вертикального положения тела – стоя, сидя, при ходьбе, может отражать особую напряженность состояния, связанную с наиболее активным этапом онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения. Проявлением завершенности такой адаптации – в положении стоя пульсирующий характер секреции ЛГ не подавляется. Причем, хорошо видно, что это проявляется не только в репродуктивном возрасте, но и в менопаузе.

Таким образом, вырисовывается достаточно четкая картина совпадения всех фаз ускорения роста с соответствующим пиковым повышением образования половых гормонов. Причем, эти изменения весьма проявляются как в четком фазовом сопровождении ростового процесса, так и по динамике общего уровня секреции половых гормонов. Особое значение такого гормонального обеспечения организменной адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения четко проявляется, как это рассмотрено выше, и при формировании биоритмологической составляющей такой адаптации.

Проведенное сопоставление демонстрирует хорошо известную конструктивность онтогенетического подхода в анализе как фенотипических проявлений, так и внутренней структуры ростового процесса. Поэтому дальнейшее рассмотрение и анализ основных проявлений и значения адаптации к земной гравитации для организма человека проводился с использованием онтогенетической модели. Эта модель воспроизводилась на основе имеющихся достаточно полных и систематизированных данных по различным соматическим и функциональным характеристикам роста и физического развития у человека. Описанная на основе этих данных динамика ростового процесса совмещалась с обоснованными выше этапами онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения (см. рис. 4.4).

Анализ возрастной динамики проводился нами по феноменологически уже ставшими классическими кривым роста по различным соматическим и функциональным, а также и клиническим (нозологическим) характеристикам состояния организма. Однако, вся динамика рассматривалась не в координатах традиционной возрастной группировки данных и периодизации ростового процесса, а с наложением на описанную выше онтогенетическую этапность адаптации человека к земной гравитации (см. рис. 4.4). Для усиления аналитической чувствительности онтогенетического подхода в раскрытии внутренней динамики ростового процесса кривые роста дополнялись расчетом скорости роста.

Аналитические возможности использованной онтогенетической модели хорошо демонстрируются при рассмотрении основных типов роста (рис. 4.10). Как известно, ростовой потенциал по-разному реализуется для основных тканевых систем организма на протяжении предефинитивной стадии развития. Это и позволило выделить (по Харрисону и др., 1979) четыре основных типа роста: ткани всего тела (скелет, мышцы, жир и другие) – Т, нервная система – НС, лимфатическая ткань (кровь, лимфатические узлы, тимус) – ЛТ и половые органы – ПО. И даже по рассматриваемым общим кривым роста, совмещенных с выделенными этапами адаптации к земной гравитации на протяжении постнатального онтогенеза, хорошо видно, что наиболее активным ростовой процесс по большинству органов и тела в целом является в первые годы жизни человека – от рождения и до 7 лет.

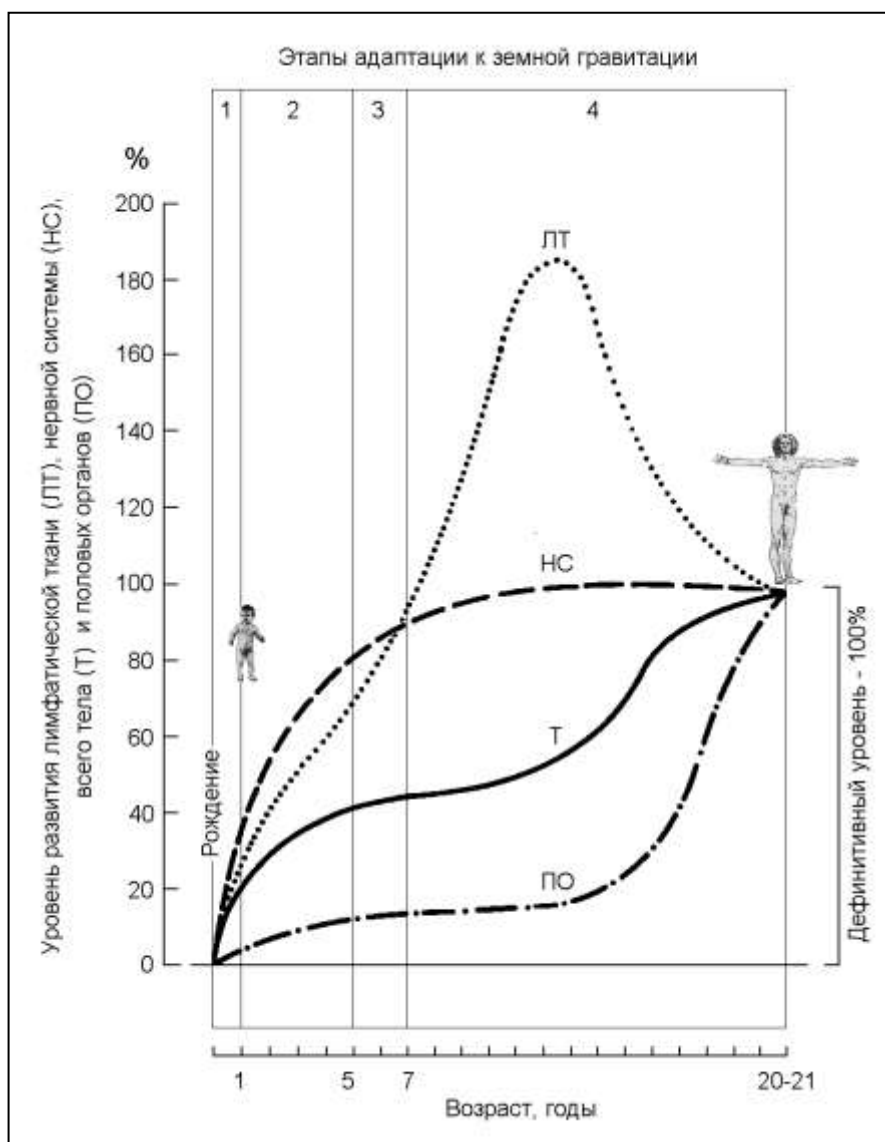
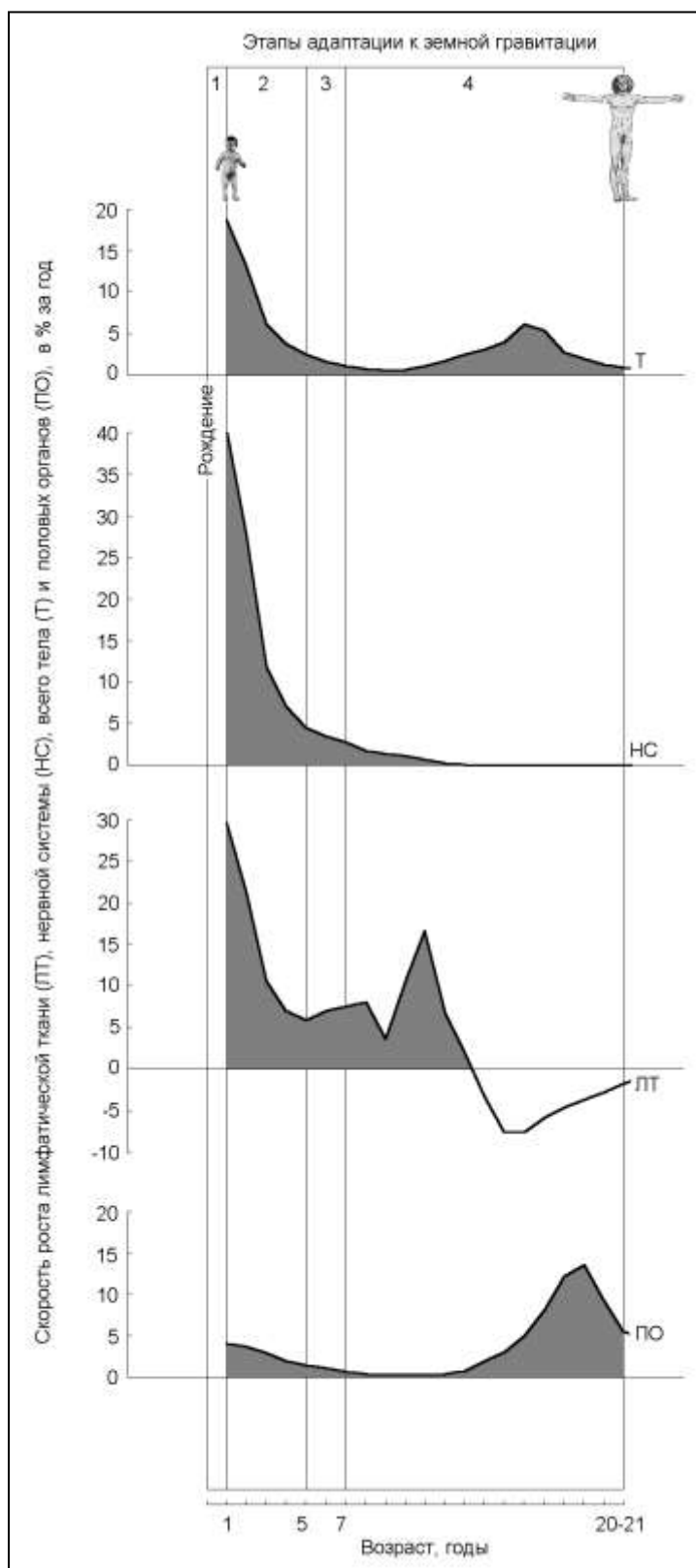


Рис. 4.10. Основные типы кривых роста органов человека (приведено по Харрисону и др. 1979), экстраполированные (ред. авт.) на этапы адаптации к земной гравитации в процессе онтогенетического становления прямохождения у человека. Дефинитивные параметры взрослого человека приняты за 100%.

Особенно рельефно этапные особенности проявляются по кривым скорости роста (рис. 4.11). Хорошо видно, что опережающими темпами идет рост органов нервной системы. Этот хорошо совпадает и с другим показателем развития и созревания нервной системы – сроками миелинизации проводящих систем мозга человека [Yakovlev, Lecours, 1967]. Совмещение этих сроков с этапной системой онтогенетической адаптации человека к земной гравитации в процессе формирования прямохождения демонстрирует четкую приуроченность созревания большинства нервных структур к моменту формирования прямостояния и основных локомоторных форм прямохождения на протяжении первого и второго этапа такой адаптации. Причем, использованная этапная периодизация постнатального онтогенеза очень четко проявляет топическую последовательность созревания нервных структур, необходимых, прежде всего, для обеспечения этапного формирования соответствующих позно-локомоторных форм на пути становления прямостояния и прямохождения, которые

являются необходимой базой для параллельной и последующей сапиенизации. Поэтому, не случайно, этот процесс завершается именно к 5 годам, а на протяжении последующего времени до завершения процесса роста заканчивают созревание системы, обеспечивающие тоническую и ассоциативную поддержку, включая формирование и закрепление половой дифференциации, двигательного и интеллектуального поведения. Представляется, что такой взгляд на динамику развития может представить интерес для более подробного и специального рассмотрения данного вопроса.

Рис. 4.11. Соотношение между основными типами кривых роста органов человека по скорости изменений (в % за год) в соответствии с периодами адаптации к земной гравитации в процессе онтогенетического становления прямохождения. Т – всего тела, НС – нервной системы, ЛТ – лимфатической ткани, ПО – половых органов.



По данным, приведенным на рис. 4.11, видно четкое соответствие характера общей кривой скорости роста органов и тканей нервной системы основным этапам становления прямохождения и прямохождения. Такое соответствие определяется и по динамике роста головного мозга (рис. 4.12). И не просто соответствие, а фактически полное совпадение с этими этапами. Самая высокая скорость роста органов нервной системы совпадает с первым годом, когда ребенок через всегда определенную последовательность позно-локомоторных форм, наконец-то самостоятельно встает на ноги.

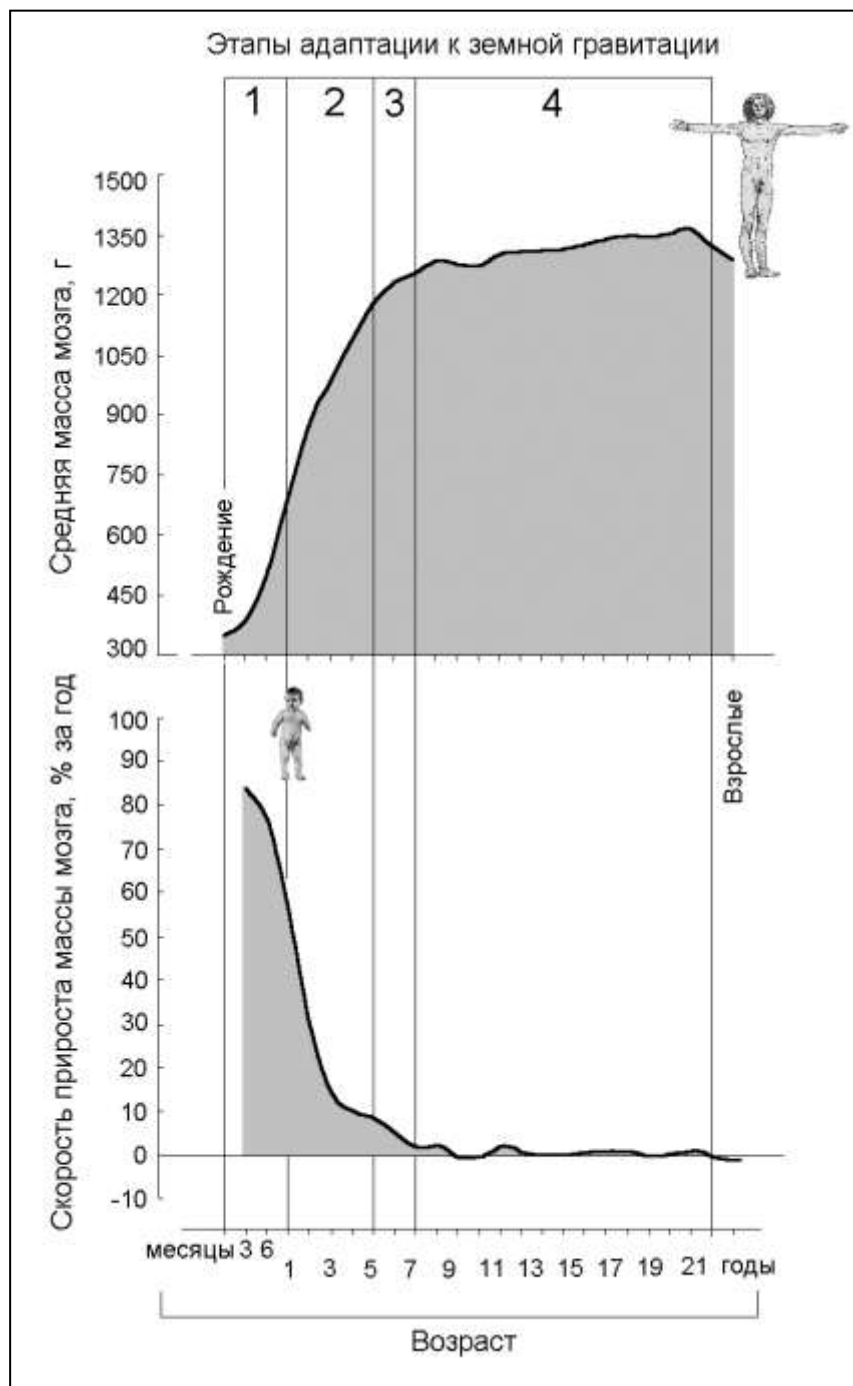


Рис. 4.12. Рост головного мозга в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе онтогенетического становления прямохождения у человека.

Именно к этому времени в целом завершается и процесс миелинизации проводящих систем мозга человека (рис.4.13). Скорость роста органов нервной системы остается достаточно высокой и на протяжении последующих 3-4 лет, на протяжении которых ребенок самостоятельно осваивает все основные позно-локомоторные формы прямохождения.

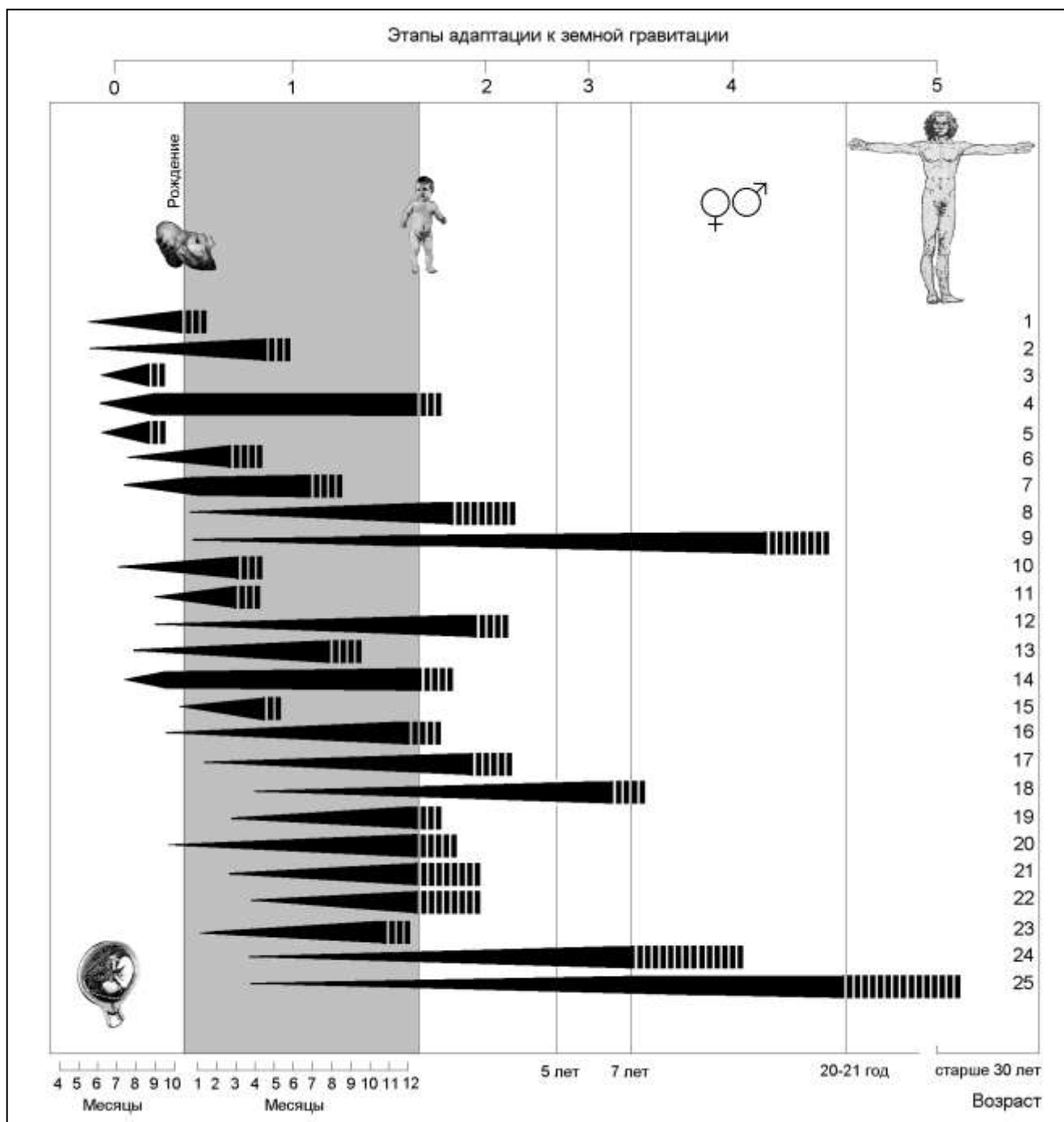


Рис. 4.13. Миелинизация проводящих систем мозга человека [Yakovlev, Lecours, 1967]. Авт. ред.

1 – вентральные и 2 – дорсальные корешки спинного мозга, 3 – вестибуло-акустический тракт покрышки, 4 – медиальные лемниски, 5 – внутренняя и 6 – наружная часть нижних ножек мозжечка, 7 – верхние и 8 – средние ножки мозжечка, 9 – ретикулярная формация, 10 – ножки нижнего и 11 – верхнего двухолмия, зрительный нерв и тракт, 12 – таламический пучок Фареля H_1 и пучок Викдазира, 13 – лентикулярная петля, 14 – лентикулярный пучок Фареля H_2 , 15 – зрительная радиация, 16 – соматосенсорная радиация, 17 – акустическая радиация, 18 – неспецифическая таламическая радиация, 19 – стриатум, 20 – пирамидный тракт, 21 – люмбо-мостовой тракт, 22 – свод, 23 – цингулум, 24 – длинные комиссуриальные пучки мозга, 25 – внутрикорковые связи ассоциативных областей.

Ширина и длина граф – увеличение степени миелинизации по интенсивности окрашиваемости и плотности волокон.

Следует иметь в виду и то, что именно в этот период, уже после состоявшегося перехода к прямохождению, идет формирование речи – сложнейшего психомоторного выражения процесса сапиенизации ребенка. Поэтому становится понятной необходимость определенного уровня зрелости нервной системы для успешного психомоторного развития ребенка. И, безусловно, основу этого развития закладывает успешное становление, прежде всего, видоспецифического и первого из гоминидной триады признака – прямохождения.

В этом отношении несомненный интерес представляют сведения о "детях-волчатах", найденных в 1920 году в джунглях Индии [Ламонт, 1984]. Девочки в возрасте - одна полутора, а другая около восьми лет, смогли выжить в лесу благодаря приобретению характерных волчьих привычек. Они ходили и бегали на четвереньках, хватали пищу ртом, не хотели одеваться, предпочитали темноту дневному свету и по ночам выли, издавая пронзительные полуживотные, получеловеческие вопли, не знали ни одного человеческого обычая, ни одного слова. И после помещения их в человеческую среду у них сохранялись приобретенные волчьи привычки (рис. 4.14 и 4.15). Младшая из девочек смогла прожить только один год, что касается старшей Камалы, то ее долго и с большим трудом удалось научить стоять прямо и ходить.

Рис. 4.14. Камала принимает пищу, используя свой «волчий способ» (по Gesell, 1940).



Рис. 4.15. Камала ползала только на коленях и добивалась того, чтобы ее впустили в помещение, царапаясь в дверь (по Gesell, 1940).

Спустя четыре года она научилась произносить шесть слов (а это в возрасте 12 лет), а еще спустя три года, т.е. за семь лет общения с людьми, ее словарный запас составлял лишь 45 слов. Умерла Камала в возрасте семнадцати лет - через девять лет после того, как оставила волчье логово.

Касаясь того поразительного факта, что волчий образ жизни и соответствующее окружение помешали Камиле ходить прямо, и, анализируя его значение для монистической психологии, Gesell [1940] совершенно точно, на мой взгляд, подчеркивает, что "...основным остовом системы действий всех позвоночных является поза. Даже у человека более тонкие и высокие типы поведения связаны с определенными позами при покое и действии. Камала приобрела свои коренные привычки сидения на корточках, облокачивания, осматривания, обнюхивания, слушания и передвижения в волчий период ее развития. Эти моторные навыки составляли ядро ее системы действий и оказали влияние на организацию ее личности. Даже после нескольких лет пребывания вместе с ходящими на двух ногах человеческими существами она прибегала к передвижению на четвереньках, как только ей нужно было двигаться быстро. Бегать на двух ногах она вообще не научилась: на четвереньках же она бегала так быстро, что было трудно ее перегнать".

Следует, конечно, согласиться с положением, что даже нормальное человеческое тело не может автоматически создать человеческую личность - это происходит только тогда, когда тело подвергается определенным влияниям среды и общества [Ламонт, 1984]. Однако следует учесть и то обстоятельство, что психическая ограниченность Камалы в дальнейшем проявлялась на фоне достаточно полного освоения характерных для человека ортоградной статики и прямохождения. Это обстоятельство может свидетельствовать о более сложных взаимоотношениях между морфологическими и психологическими составляющими антропогенетического процесса, как в эволюции, так и в онтогенезе. В случае с "девочкой-волком" следует учесть и тот момент, что ее "антропонизация" началась в возрасте после восьми лет, т.е. в том периоде постнатального онтогенеза, когда у нормальных детей практически полностью формируется и закрепляется весь антропоморфный комплекс поз и локомоций, включая главную составляющую этого комплекса - ортоградную позную статику и прямохождение. Именно этот комплекс и является необходимой основой для онтогенетической сапиенизации, которая проявляется в развитии речи. При этом ключевое значение для прогрессивного психического развития ребенка имеет поэтапное становление основных поз и движений, характерных для человека.

Не случайно в гоминидной триаде признаков антропологи называют прямохождение, мозг и речь. И именно в той последовательности, в какой они формировались в эволюции *Homo sapiens*. Сначала несколько миллионов лет назад - это прямоходящее существо, мозг которого по своим относительным размерам не отличался от остальных животных. Но владельцем этого мозга было существо, которое перемещалось на двух ногах (бипед) и при полностью разогнутом туловище, длинная ось которого по гравитационной вертикали совпадала с длинной осью нижних конечностей (ортоградная поза).

Прямостояние и прямохождение явились биологической базой для прогрессивного развития, прежде всего двигательных возможностей Человека прямоходящего. Это и усложнившаяся система ориентации в пространстве и поддержания равновесия в условиях относительного повышения центра тяжести и резкого уменьшения площади опоры при бипедии. Это и освобождение пары передних (верхних) конечностей от примитивной функции опоры и возможность развития хватательной функции, а на ее основе формирование и прогрессивное развитие тонких дифференцированных движений кистью и пальцами. Все это и обеспечило исключительные двигательные возможности Человека. В животном мире нет другого существа с таким многообразием поз и форм движений. Начиная от естественного поведения, бытовой и хозяйственной деятельности и заканчивая спортом, искусством и наукой. Руками человеческими созданы и продолжают создаваться шедевры во всех сферах жизни.

Именно исключительные двигательные возможности Человека прямоходящего явились основой для прогрессивного развития нервной и мышечной систем, а на их основе и прогрессивного развития мозга. Такое эволюционное накопление и привело к увеличению относительной массы мозга, выдающейся функцией которого стала речь. Особо следует подчеркнуть, что выразителем интеллектуальной составляющей речи является опять-таки двигательные возможности. Это тонкая и сложнокоординированная работа нескольких десятков мимических мышц и не только их, учитывая экспрессивность человеческой речи. И носителем уже такого мозга в придачу к уникальному прямохождению, во всяком случае, не позже 40-60 тысяч лет и не раньше 150-200 тысяч лет назад стал Человек разумный.

Не менее четко описанная эволюционная последовательность становления сначала Человека Прямоходящего, а затем Человека Разумного проявляется и в определенной этапности физического и психического развития ребенка на первых годах жизни [Велитченко, 1989; Берман, Воган (ред.), 1991]. И проявляется она, прежде всего, в стереотипном формировании характерных поз и движений, подготавливающих ребенка к становлению у него стояния и прямохождения - по сути первого признака гоминидной триады (см. рис. 4.2, табл. 4.1 и 4.2).

Таблица 4.1. Психомоторное развитие детей первого года жизни (диапазон «наиболее раннее – наиболее позднее» освоение основных поз и движений выделен серым фоном).

Виды освоенных поз и движений	Месяцы 1-го года жизни											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Недлительное удержание головы лежа на животе												
1. Длительное удержание головы лежа на животе												
Удержание головы с упором на предплечья												
Удержание головы с упором на кисти												
Повороты на бок												
Повороты на живот												
Поднимание плечевого пояса лежа на животе												
Приподнимание плечевого пояса лежа на спине												
Повороты на спину из положения лежа на животе												
2. Ползание на животе												
Присаживание при поддержке за предмет												
3. Ползание на четвереньках												
4. Присаживание с опорой и без опоры												

Залезание на предмет													
5. Стояние с малой опорой и без опоры													
Переступание с опорой и без опоры													
Вставание из любого положения (лежа, сидя)													
6. Самостоятельная ходьба													

Примечание. Усиленным шрифтом выделены основные этапы (1, 2, 3, 4, 5, 6) развития основных поз и локомоторных форм в процессе становления прямохождения. В этой и последующих таблицах затемненное поле – диапазон сроков появления признаков.

Таблица 4.2. Сопоставление развития хватания и основных этапов становления прямохождения (1, 2, 3, 4, 5, 6) у детей первого года жизни (наиболее раннее – наиболее позднее проявление основных форм хватания и связанных с ним движений).

Основные этапы развития хватания	Месяцы 1-го года жизни												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Рефлекторное обхватывание игрушки	■	■											
1. Длительное удержание головы лежа на животе		■	■										
Захватывание игрушек выпрямленными руками		■	■	■									
Целенаправленное хватание игрушек				■	■	■							
2. Ползание на животе					■	■	■	■					
Бросание игрушки						■	■	■					
3. Ползание на четвереньках						■	■	■	■				
4. Присаживание с опорой и без опоры							■	■	■				
Сложноактивные движения (размахивание, перекладывание, вкладывание)							■	■	■	■	■		
5. Стояние с малой опорой и без опоры								■	■	■	■		
6. Самостоятельная ходьба									■	■	■	■	

Произношение слогов (редкое)																									
Долгое повторение слогов и произношение простых слов (мама, баба)																									
6. Самостоятельная ходьба																									
Первые слова (от 8 до 12 слов)																									

В процессе психосоматического развития наиболее рано созревают хватание, зрение и слух (табл. 4.3 и 4.4). Что же касается речи, то этапные формы ее формирования никогда не опережают, а четко следуют за определенными этапами в процессе становления у ребенка стояния и ходьбы (рис. 4.16, табл. 4.5). Как и в эволюции - сначала прямохождение и прямохождение, а затем речь. Или более конкретно – сначала необходимая этапная поза и соответствующие двигательные возможности, а затем и соответствующая речевая форма, а стало быть и психического развития. Нарушения такого соотношения деформирует нормальное психосоматическое развитие ребенка.

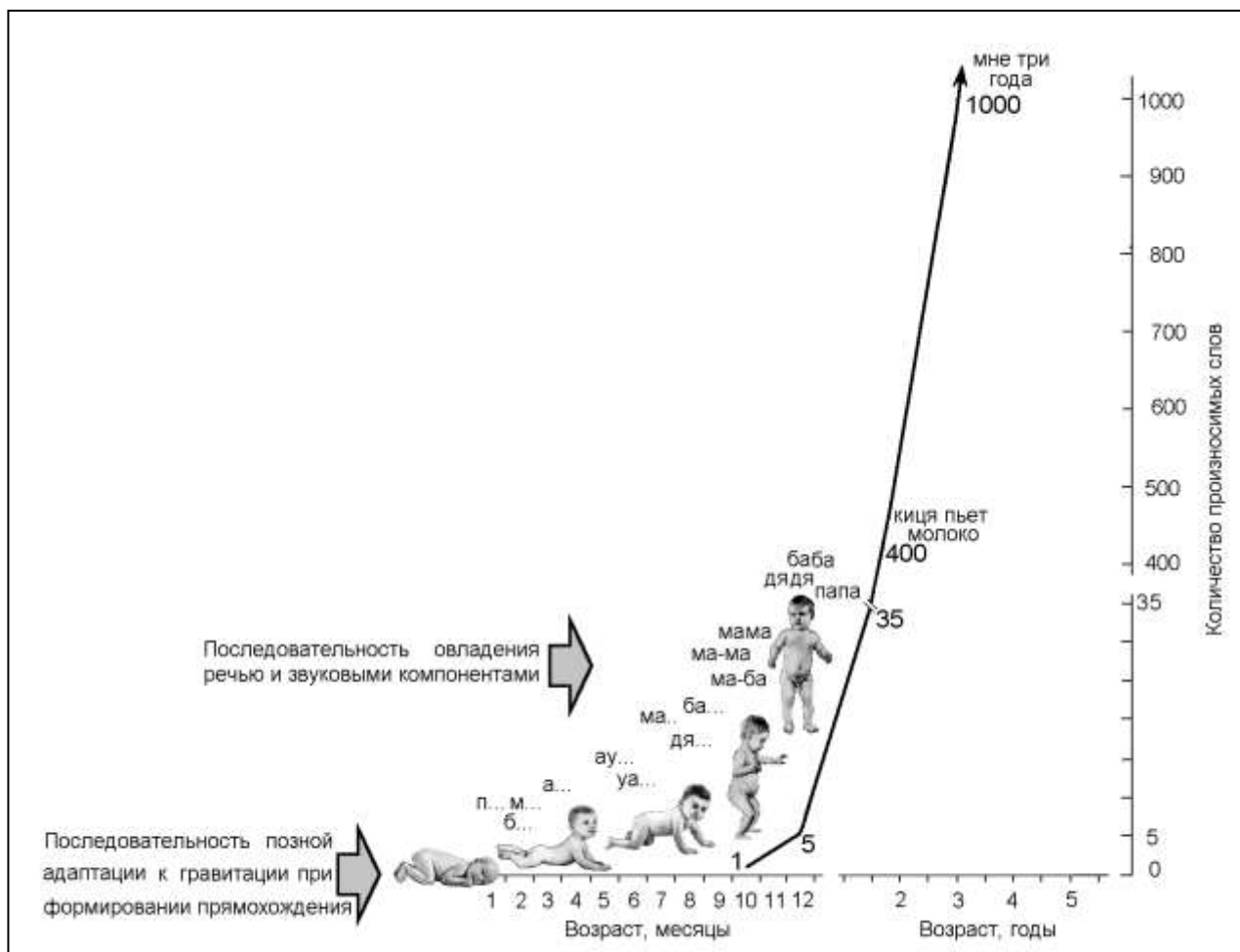


Рис. 4.16. Последовательность позной адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения и последующего развития речи у ребенка первых лет жизни [по сводным данным – Красногорский, 1958; Берман, Воган (ред.), 1991; Иллингворт, 1998]: 3 месяца – отдельные звуки, 6-7 месяцев – сочетание гласных звуков, 8 месяцев – отдельные слоги, 10 месяцев – складывание повторяющихся слогов и первое осмысленное слово, 1 год –

несколько осмысленных слов, 1,5 года – около 10 слов, 2 года – около 400 слов, повторение произнесенных слов, составление предложений из двух-трех слов, говорит непрерывно; 2,5 года – использование слов «Я», «ты», «меня», называет предметы; 3 года – счет до трех, 4 года – счет до четырех, 5 лет – счет до 10.

В этом отношении можно снова напомнить о физических и психических особенностях т.н. «детей-волков». Выращенные в волчьей стае они не могли стоять и передвигаться на ногах, отсутствовала у них и речь. И дело не в том, что они развивались вне социальной среды и языкового общения. Все это они потом получали среди людей, но, тем не менее, и спустя много лет словарный запас их ограничивался несколькими десятками слов. Важно, что при этом они так и не научались прямохождению. Другими словами у них отсутствовала необходимая двигательная база для формирования речи, как дифференцированной двигательной и интеллектуальной настройки. Причем, такая база должна формироваться в определенный период жизни человека. В этом отношении критическим являются первые годы жизни, когда человек в процессе своей уже индивидуальной эволюции на протяжении постнатального онтогенеза становится сначала Человеком прямоходящим, а затем и параллельно Человеком разумным.

Взрослый человек, вынужденный по разным причинам, включая эксперименты с гипокинезией, длительно находиться в позе лежачего или космонавт после длительного пребывания в невесомости, также вынужден в периоде реадаптации учиться стоять и ходить. Однако, как правило, этот процесс завершается результативно, так как срабатывает онтогенетически закрепленный механизм памяти морфофункционального и психофизиологического сопровождения характерного для человека позно-локомоторного комплекса, уникальную видовую биологическую основу которого составляет прямохождение.

Учитывая рельефно выраженную и четкую последовательность онтогенетической этапности в формировании прямохождения, следует обратить особое внимание на значение определенных этапов в постнатальном онтогенезе, на протяжении которых происходит закрепление основных антропогенетических свойств морфофункционального комплекса организма, связанных с характерной для человека позной формой адаптации к силе тяжести.

Не случайно, дети, которые по той или иной причине, отстают и не просто в своем физическом развитии, а, прежде всего, в формировании прямохождения и прямохождения отстают и в развитии речи и в интеллектуальном развитии в целом. Причем, это не обязательно по причине болезней или повреждений скелета, мышечной или нервной системы. Весьма впечатлительной в этом отношении является и приведенная выше история «девочки-волка», а также аналогичные истории жизни детей, выросших в животной среде [Лангмейер Й., Матейчек З., 1984; Якобашвили А., 1991]. Такое отставание «навсегда» отмечается и у детей, которые росли среди людей, но подвергались жестокому обращению с содержанием их в ограниченном пространстве – в ящике комода, в загоне для животных, на привязи [Лангмейер Й., Матейчек З., 1984]. Такая психическая и социальная депривация препятствовала этапному формированию в критические возрастные периоды прямохождения и прямохождения как базовой фенотипической реализации генотипа *Homo sapiens*.

Все подобные драматические истории в полной мере демонстрируют, чтобы быть животным можно родиться животным и человеком, но чтобы стать человеком - мало только родиться им. В этом отношении особый интерес представляют данные о развитии двух близнецов, дискордантных по росту: у одного был нормальный рост, у другого брата-близнеца было неспецифическое прогрессивное нарушение скелета (рис. 4.17), которое проявилось не просто в карликовости, а и в том, что к 10 годам он не мог самостоятельно стоять и ходить. Если присмотреться, то на заднем плане рисунка виден темный контур фигуры человека, поддерживающего подмышками брата-карлика. Но особенно важно, что при этом этот ребенок никогда не мог и говорить.

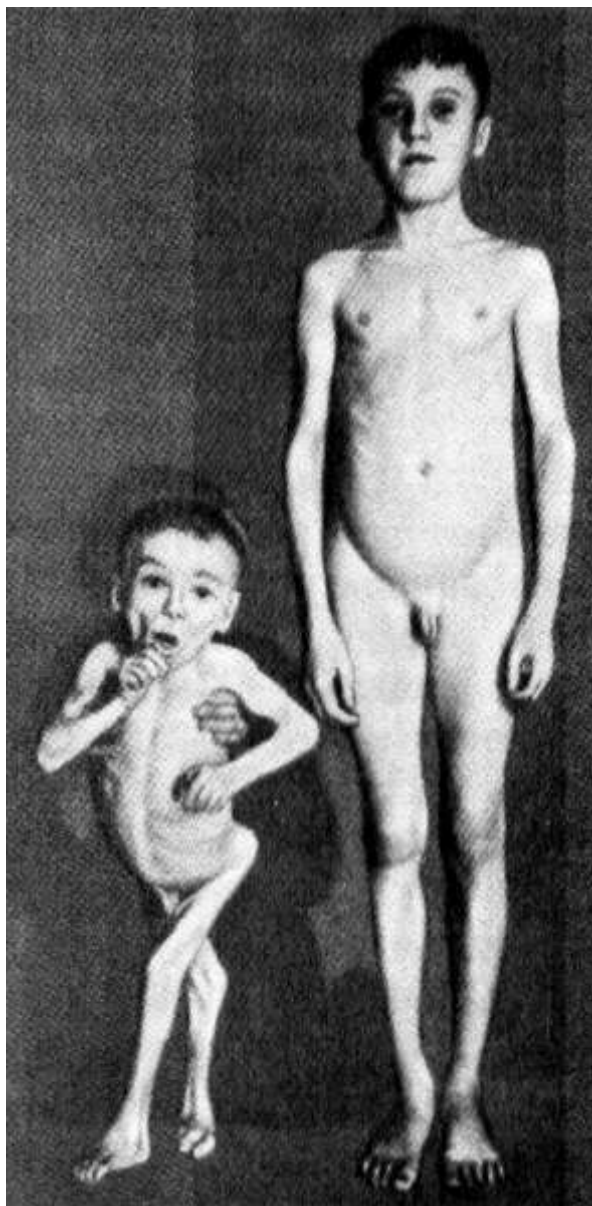


Рис. 4.17. Монозиготные близнецы в возрасте 10 лет.

Дискордантность по росту (по карликовости): низкорослый близнец, рожденный вторым, никогда не умел ходить и говорить. У него обнаружено неспецифированное прогрессирующее нарушение скелета. Он умер вскоре после обследования. У его брата-близнеца нормальный рост, но наблюдается билатеральное расщепление радужной оболочки глаза, которое отсутствует у близнеца-карлика [Grebe, 1959; приведено по: Фогель, Мотульски, 1990].

В этом случае демонстративна зависимость между не состоявшимся становлением основного биологического качества человека – прямохождения и отсутствием его сапиенизации, выдающимся проявлением которой является речь. Несмотря на идентичность генетической основы и социальной среды существования, дискордантность развития монозиготных братьев-близнецов, и не просто по росту, а по формированию прямохождения, явилось определяющим фактором и в дискордантности психического развития.

И в эволюционном и онтогенетическом процессе сапиенизация без формирования наипервейшего гоминидного признака – прямохождения не могла бы осуществиться. Сначала *Homo erectus* и только затем *Homo sapiens*! Это и есть формула антропогенеза, все остальное – производное. Безусловно, генотипическая способность к освоению прямохождения сама по себе не реализуется, и в этом отношении трудно переоценить

инстинктивное обучение на основе подражания ребенком окружающим его прямоходящим существам. Невозможно недооценивать и активное родительское обучение жизни в условиях прямохождения. И я подчеркиваю - обучение жизни, так как всему чему человек научается за всю свою жизнь, в отличие от всех остальных животных, реализуется им как прямоходящим существом и в процессе типичной для человека жизнедеятельности, основным условием которой является опять таки прямохождение. В этом смысле прямохождение как генетически детерминированное основное биологическое качество человека становится и определяющим социальным условием его жизнедеятельности.

В этой связи следует упомянуть о людях с синдромом Юнера Тана (Uner Tan Syndrome), ходящих на четвереньках [Tan, 2010; <https://www.youtube.com/watch?v=x73ZIAoRNjs>]. Первичная характеристика синдрома – проноградное положение тела и передвижение на четвереньках. Некоторые из них могли стоять и оставаться в вертикальном положении, хотя и с проявлениями атаксии. Некоторые с большим трудом поддерживали вертикальное положение тела. Однако, как только они начинали передвигаться, они сразу же теряли равновесие. Хотя при использовании передвижения на четвереньках все пострадавшие могли ходить и даже бегать с большой легкостью и без дисбаланса (рис. 4.18).



Рис. 4.18. Характер передвижения людей с синдромом Юнера Тана.

Не вдаваясь в спекуляции о т.н. «обратной» эволюции человека на примере людей с синдромом Юнера Тана, в контексте рассматриваемых материалов о значении формирования определяющего биологического качества человека – прямохождения с его многообразными формами позно-двигательного поведения, как необходимой основы формирования мозговых структур и психомоторного развития, важен факт, что у людей с синдромом Юнера Тана обнаруживалась мозговая недостаточность. При этом отмечались выраженные нарушения в психическом развитии людей, так и не ставшими прямоходящими существами. Эти нарушения выражались в отсутствии речи, слабом интеллекте и в примитивном образе жизни, который они вели. Это согласуется с психомоторной теорией, которая подчеркивает важность двигательной системы в возникновении человеческого разума как выразительной характеристики языка [Тан, 2005], а от себя добавим – важность последовательного поэтапного формирования прямохождения и на его основе становление уникального базового двигательного поведения человека

Следует заметить, что практически, во всех случаях нарушения психического и интеллектуального развития детей [Власова, Певзнер, 1973; Шванцара и др., 1978; Кервель-Фрониус, 1981; Лангмейер, Матейчик, 1984; Решмидт, 2001; Шпек, 2003] отмечается не просто задержка общего физического развития, а, прежде всего, формирования прямохождения и прямохождения. В какой мере могут отличаться средние показатели развития у нормальных детей и, например, с синдромом Дауна показывают данные, приведенные в таблице 3.8 [Pueschel, 1987]:

Таблица 4.6

Сопоставительный анализ ступеней развития детей

Возрастные проявления развития	Показатели возрастного развития, месяцы жизни			
	Нормальные дети		Дети с синдромом Дауна	
	Средний показатель	Диапазон вариаций	Средний показатель	Диапазон вариаций
Улыбка	1	0.5 – 3	2	1.25 – 4
Проворачивание	5	2 – 10	8	4 – 22
Сидение	7	5 – 9	10	6 – 28
Ползание	10	7 – 13	15	9 – 27
Стояние	11	8 – 16	20	11 – 42
Ходьба	13	8 – 18	24	12 – 65
Говорение (слова)	10	6 – 14	16	9 – 31
Говорение (фразы)	21	14 – 32	28	18 – 96

Следует отметить, что параллельно формированию прямохождения и прямохождения в первые годы жизни ребенка окончательно устанавливается лево- или праворукость. И стабильность предпочтения пользования той или иной рукой является основой для успешного развития речи. При окончательно не установившейся к 4 годам лево- или праворукости отмечаются и трудности с речью и чтением [Иллингворт, 1997]. Праворукость обычно стабильна, тогда как большинство леворуких детей при случае используют и правую руку. Именно у таких детей по сравнению со «стабильными» правшами и левшами, отмечается задержка речи.

В соотношении физического и психического в ростовом развитии трудно переоценить важность следующего заключения - если младенец с опозданием учится стоять и ходить, т.е. дольше пребывает в лежачем или сидячем положении, то для него утрачиваются определенные возможности созревания, характерные именно для этой возрастной фазы [Шпек О., 2003]. И если такой ребенок в дальнейшем все же станет на ноги, то он все же не реализует всех тех возможностей развития, которые должен и мог бы реализовать в соответствующий период своего развития. Наглядное пояснение этих упущенных возможностей дает сравнение (König, 1959) с опозданием на вокзал: в пространственном отношении цель достигается, но поезд уже ушел. Причем, подчеркивается, что такая, во

времени, адресованность развития тем большая, чем младше ребенок [Шпек, 2003]. Поэтому дети с умственной отсталостью по сравнению с нормальными детьми существенно отличаются по развитию моторики [Steppacher, 1987], которая является важнейшей функциональной основой для развития интеллекта. Есть основания полагать, что особенности двигательного поведения детей с аутизмом являются не вторичными, а первичны в проявлениях и психических особенностей у них.

Именно с этим обстоятельством связаны неудачи в воспитании детей, «опоздавших на поезд». Потому, что критическими в формировании необходимой двигательной базы для становления речи, как особо дифференцированной двигательной и интеллектуальной настройки, являются первые годы жизни, когда человек становится сначала *Homo erectus*, а затем и параллельно *Homo sapiens*.

Определенная этапность психосоматического развития человека проявляется не только в характерной возрастной динамике ростового процесса и физического развития, а и в соответствующих клинических проявлениях онтогенетической адаптации к земной гравитации. Это хорошо видно, например, по возрастной динамике проявления основных форм диагностируемой инвалидности [ВОЗ, 1990]. За исключением психических нарушений, по всем остальным формам инвалидности на основных этапах формирования прямохождения (1 и 2 этапы) отмечается четкое увеличение возрастной доли инвалидов (рис. 4.19).

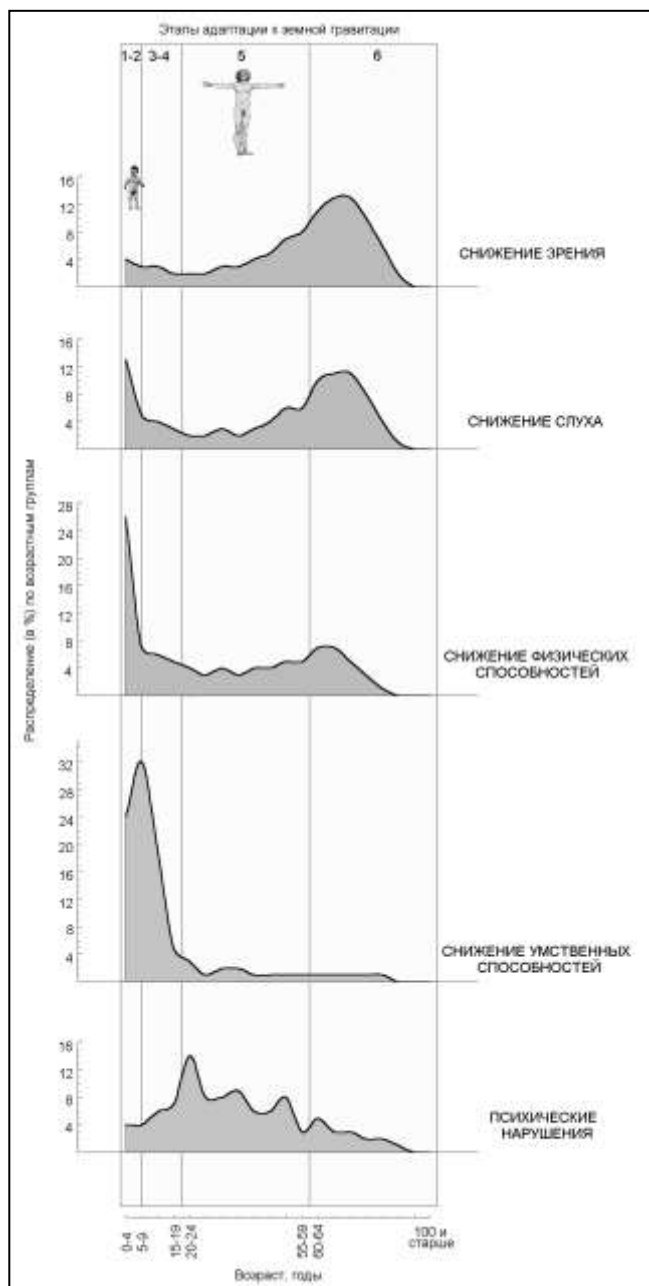


Рис.4.19 Возрастная динамика проявления основных форм диагностируемой инвалидности на протяжении онтогенетической адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека. Представлено с дополнениями (авт. ред.) по данным национального обследования инвалидов в Китае (1987 г.), опубликованных в Ежегоднике мировой санитарной статистики [ВОЗ, 1990].

Причем, наиболее выражено это проявляется по параллельному снижению физических и особенно психических способностей. С одной стороны, это свидетельствует о критичности этих этапов для физического развития человека, а с другой стороны, об актуальности достаточности развития основного биологического качества человека – прямохождения как основы сапиенизации. Исходя из этих отношений для нормального психического развития человека, вполне закономерно смещение пика и наиболее высокого уровня инвалидности по психическим нарушениям на зрелый возраст. Не случайно миелинизация нервных путей, обеспечивающих внутрикортикальные связи ассоциативных областей мозга, затягивается до взрослого состояния (см. рис. 4.13). Возрастное распределение инвалидности по зрению и слуху, наряду с актуальностью раннего становления этих анализаторных систем, четко отражает и иволютивное нарастание уровня этих форм инвалидности в пожилом и старом возрасте.

Рассмотренная возрастная динамика основных форм первичной инвалидности четко демонстрирует особую актуальность именно начальных этапов становления прямохождения для психосоматического развития. Как было показано выше, на этих этапах закладывается основа физического и психофизиологического развития человека, поэтому именно на этих этапах и наиболее рельефно проявляются нарушения такого развития. Базой такого развития является не только уникальное многообразие видоспецифических для прямоходящего человека форм двигательного поведения, а формирующиеся сложные нейромоторные, психомоторные регуляции и нейрональные механизмы, прежде всего моторной памяти, а на этой основе ассоциативные связи и механизмы психической памяти.

Такая формула имеет ключевое значение для понимания всей важности оптимального обеспечения не просто роста ребенка, а его физического развития в поэтапном и последовательном формировании характерных для него поз, движений и психики. Особую актуальность это приобретает для детей с отклонениями и нарушениями в развитии. Это могут быть и недоношенные дети, дети с врожденными нарушениями и дети, ослабленные болезнями или недостаточным уходом.

Есть реальная опасность проглядеть отклонения в развитии, учитывая, что период становления характерных форм двигательного поведения у человека, в отличие от остальных животных, значительно затягивается. У ослабленных детей или с отклонениями в развитии его вообще можно проглядеть. Классический пример – это дети с детским церебральным параличом (ДЦП), у которых отклонения могут проявиться только с 5 года жизни. Эти годы могут оказаться решающими в отношении возможности реабилитации такого ребенка. Если таким ребенком начнут заниматься после семи или в более старшем возрасте, то речь может идти только о социальной адаптации такого ребенка-инвалида. Но если ребенком заниматься сразу после рождения, то может быть достигнут весьма высокий уровень реабилитации. Именно такие дети в старшем возрасте будут иметь наименьшие потери в интеллектуальном развитии.

Отсюда, всеми детьми по полной программе их двигательного развития с ориентацией на онтогенетическую последовательность этапов позно-локомоторной адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения необходимо заниматься с рождения. Для здоровых детей это будет, безусловно, способствовать успешному формированию требуемой позно-локомоторной и интеллектуальной последовательности в фенотипической реализации генотипически детерминированной гоминидной триады признаков – прямохождение, мозг и речь. Для детей же со скрытыми дефектами развития такой последовательности – это все же будет шанс для максимально возможной компенсации этих дефектов. Для реализации же этого шанса необходимы специальные программы поддержки физического развития ребенка, прицельно ориентированные на поэтапное формирование подготовительных позно-локомоторных форм и, собственно становление прямохождения.

Возможно, в этом отношении полезными могут оказаться принципы и подходы, которые используются в йоге [Эберт, 1999]. Исходя из представления что психическая установка

определяет структурное содержание соматосенсорной системы и качество соматических функций и, наоборот, для функционального улучшения баланса этих функций используются приемы сосредоточения психической деятельности и концентрации внимания. При этом обращается внимание, что асаны, которые считаются позами равновесия и, стало быть, антигравитационными по регуляции, наиболее эффективно тренируют психическую концентрацию, а поэтому и используются как обучающие [Ananda, 1980]. На рис. 4.20 дается изображение наиболее часто используемых с этой целью асан (поз). Уже даже при таком схематическом приближении хорошо видно насколько уникальны позыные возможности человека, что стало возможным только благодаря его базовой позо-локомоторной уникальности – способности к прямостоянию и прямохождению. Поэтому в практике йоги ввиду сознательного и сосредоточенного выполнения таких поз (асан) предполагается и более интенсивное запечатление следов соматической памяти, что в свою очередь приводит к формированию более точного и более объемного кортикального представления афферентной информации.



Рис. 4.20. Некоторые из наиболее часто используемых асан (поз) в практике йоги [Эберт, 1999].

1 – поза трупа (покоя), 2 – поза лотоса, 3 – прочная поза (на пятках), 4 – легкая поза (портного), 5 – полускрученная поза, 6 – перевернутая поза (полустойка на лопатках), 7 – свечи (стойка на лопатках), 8 – стойка на голове, 9 – поза дерева, 10 – вращение спины, 11 – поза крестообразного наклона, 12 – скрученная поза, 13 – поза горы, 14 – символ йоги, 15 – поза кузнечика, 16 – поза ворона, 17 – поза для сна, 18 – поза плуга, 19 – поза петуха, 20 – поза рыбы, 21 – поза лука, 22 – поза колеса, 23 – поза скорпиона, 24 – поза кобры, 25 – поза павлина.

При этом следует иметь в виду афферентацию не только проприоцептивной модальности, но и вестибулярную, зрительную и интероцептивную. Причем, в комплексной психофизиологической реализации видоспецифической для прямоходящего Человека схемы тела в условиях разнообразных поз. Основу такой специфичности, например, для формирования интероцептивной афферентации хорошо демонстрирует рассмотренное выше принципиальное отличие от четвероногих животных проявления гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения у человека (см. рис. 4.3). Понятно, насколько эффективным может оказаться использование рассмотренного подхода у детей с ДЦП и другими нарушениями, если программа такого обучения и подбор асан (поз равновесия) будет совмещены с этапной последовательностью необходимых позно-локомоторных форм онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения.

Рассмотренные выше данные свидетельствуют о том, что между требуемым развитием нервной системы и формированием поэтапной адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека устанавливаются весьма интимные в пространстве и во времени отношения. Именно в этих отношениях весьма четко проявляется значение планетной гравитации как внутреннего фактора развития, определяющего известную последовательность формирования признаков гоминидной триады – прямохождение, мозг, речь.

Отсюда такое четкое совмещение формирования и других основных биологических характеристик организма человека с рассматриваемой антропогенетической этапностью онтогенетической адаптации к планетной силе тяжести в процессе становления и закрепления прямохождения. Причем, такое совмещение проявляется как на всех уровнях морфофункционального обеспечения этой адаптации – организменном, системном, органном и тканевом, так и по полному диапазону ее проявления – от состояния здоровья до болезни. Поэтому, и при дальнейшем рассмотрении использованной онтогенетической модели, т.н. нормативные сведения будут дополняться и сопоставляться с соответствующими данными по клиническим проявлениям адаптации к земной гравитации в процессе этапного формирования прямохождения. Это представляется важнейшим дополнением к характеристике роста и физического развития, так как нозологические проявления, безусловно, являются органической составляющей онтогенеза и видовых проявлений адаптации к абиогенным и биогенным средовым факторам, вообще, и к земной силе тяжести, в частности. И без рассмотрения такой «нозологической» модели представление об онтогенетической адаптации к планетной гравитации в процессе формирования прямохождения не может быть полным. Для реализации такой характеристики возможные для использования собственные и в литературе данные систематизировались в соответствии с описанной выше этапностью онтогенетической модели.

Итак, продолжим рассмотрение характеристик динамики ростового процесса. По данным, представленным на рис. 4.10 и рис. 4.11, четко выраженный фазовый характер онтогенетической динамики определяется и по общесоматической кривой скорости роста (Т). Это две фазы: первая характеризуется самой высокой скоростью роста на протяжении всего постнатального онтогенеза и захватывает период от момента освоения стояния и до освоения основных локомоторных форм прямохождения (до 5 лет) и вторая – повторное увеличение скорости роста соответственно пубертатному скачку. Понятно, что первая фаза, помимо отражения развития органов нервной системы, отражает соответствующий рост и формирование скелетно-мышечной системы. К сожалению, отсутствие в литературе достаточно полных данных по динамике роста мышц не позволяет в полном объеме реконструировать онтогенетическую модель развития мускулатуры человека в рассматриваемой этапности адаптации к земной гравитации. Однако, даже имеющиеся фрагментарные сведения (Веселова Н.А., 1954) в полной мере демонстрируют критичность в динамике онтогенетического развития момента перехода к прямостоянию и прямохождению (рис. 4.21). Хорошо видно, что на фоне прогрессирующего увеличения функционального поперечника (суммы мышечных волокон) камбаловидной, икроножной и передней

большеберцовой мышц скорость роста является наибольшей в момент перехода к прямохождению (к 1 году). Она остается достаточно высокой на протяжении периода освоения прямохождения (с 2 и до 5 лет), существенно снижаясь к моменту формирования способности длительного поддержания позы в условиях вертикальной позы (к 7 годам).

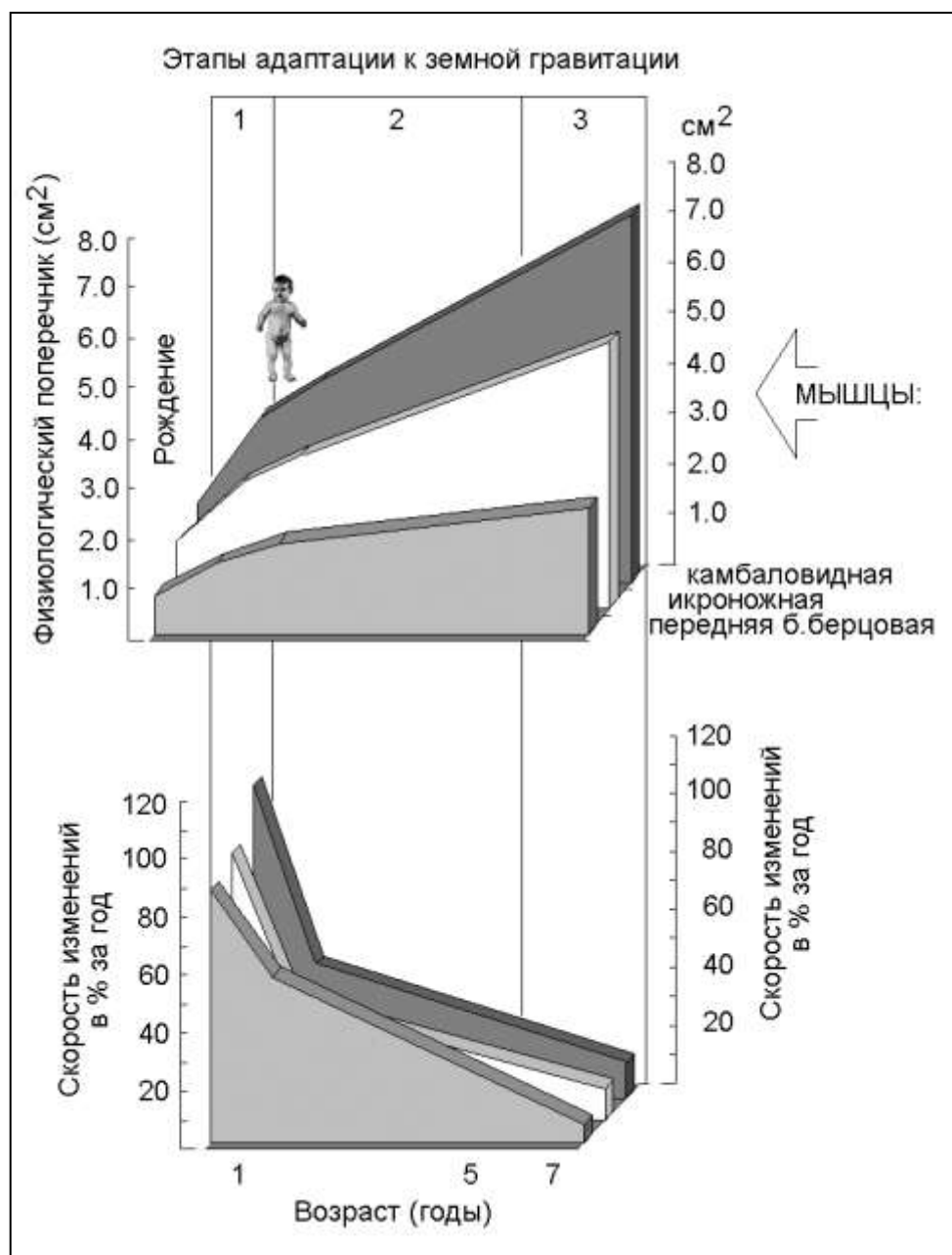


Рис. 4.21. Онтогенетическая динамика изменения суммы всех мышечных волокон камбаловидной, икроножной и передней большеберцовой мышц в соответствии с ранними этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения [по данным Веселовой, 1954; приведено (авт. ред.) по Нагорному, Никитину, Буланкину с дополнениями].

В полном соответствии с общесоматическим типом роста проявляется и онтогенетическая динамика содержания кальция (Ca) в скелете человека (рис. 4.22). С одной стороны, это отражение общего роста скелета как базовой составляющей линейных размеров

и массы тела, а, с другой стороны, как специализированной опорной структуры в обеспечении локомоторного поведения в условиях прямохождения. Отсюда, необходимость обогащения кальцием, прежде всего, опорного скелета, включая и обеспечение и мышечной массы. Поэтому онтогенетическое накопление Са в скелете является перманентным, в общем, соответствует динамике изменения массы всего тела и происходит на протяжении всего ростового процесса (до 20-21 года). Однако, даже при таком общем рассмотрении в динамике такого накопления определяется две фазы. И первая из них характеризуется очень высокой скоростью изменений Са (рис. 4.21 вверху, в % за год - 2) и припадает на первый и второй этап адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения. После этого скорость накопления Са, хотя и резко падает, но продолжает оставаться положительной, несколько увеличиваясь в пубертатный период.

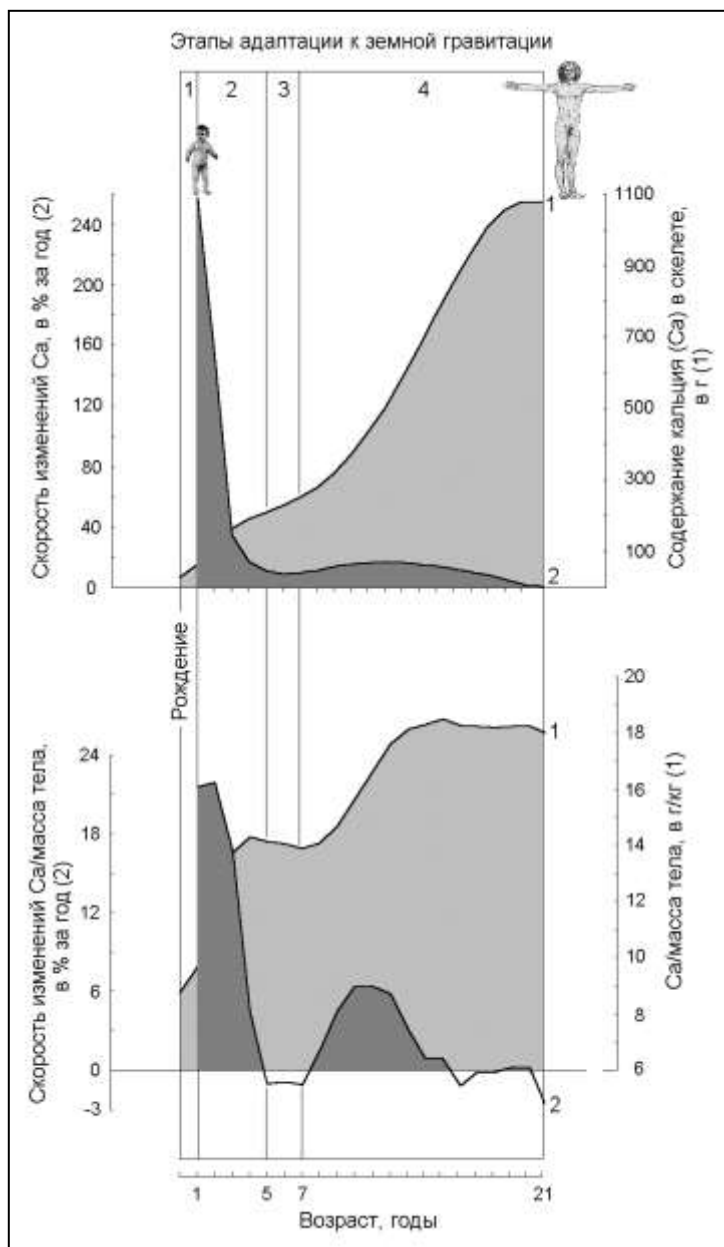


Рис. 4.22. Онтогенетическая динамика содержания кальция (Са) в скелете по этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

Более определенно вторая фаза повышения накопления Са в скелете идентифицируется при рассмотрении динамики удельного содержания Са на кг массы тела (рис. 4.22, внизу - 2). Выделенные обе фазы накопления Са очень рельефно проявляются по кривой изменения удельной массы (Са, г/кг массы тела), но, особенно, по кривой скорости изменения этого показателя (внизу - 2, в % за год). Использование удельного показателя позволило более

дифференцировано оценить динамику накопления Са в обеспечении растущей общей массы тела, основу которой составляет скелет и мускулатура. И, прежде всего, следует отметить, что очень рельефно выраженные по удельной скорости такого накопления фазы четко совмещаются с этапами рассматриваемой онтогенетической модели адаптации к земной гравитации. Первая фаза, захватывает этапы становления прямохождения и формирования основных локомоторных форм прямохождения. Закрепление способности к длительному поддержанию вертикальной позы (5-7 лет) характеризуется относительно большим приростом общей массы тела, поэтому скорость удельного накопления Са в г/кг массы тела становится отрицательной. После этого на протяжении препубертатного и начала пубертатного периода следует выраженная фаза увеличения относительного прироста накопления Са.

Учитывая значения планетной гравитации как формообразующего фактора, отмеченные фазовые особенности накопления Са в организме можно расценивать как проявление определенного адаптационного напряжения и необходимого пластического обеспечения на критических этапах онтогенетического становления прямохождения. В этой связи, не случайно с описанными фазами накопления Са хорошо совмещаются имеющиеся сведения по заболеваемости рахитом [Тур, 1966].

До сих пор дискутируется вопрос о патогенетической и нозологической самостоятельности или единстве так называемых раннего и позднего рахита. Во всяком случае, можно констатировать, что проявляемость заболеваемости ранним рахитом четко совпадает с периодом освоения прямохождения и формирования прямохождения. Безусловно, на этом этапе адаптации к планетной гравитации требуется интенсификации пластического обеспечения организма, в том числе и по обмену Са, что и отражается выраженной фазой ускорения накопления Са. Именно в условиях такого адаптационного напряжения особенно может проявиться абсолютный или относительный дефицит поступления Са с пищей или нарушение в тех или иных звеньях обеспечения собственно кальциевого обмена.

Не менее определенно заболеваемость поздним рахитом совмещается с четко выраженной второй фазой относительного усиления накопления Са и также совпадает с важной датой онтогенетической адаптации к планетной гравитации. Это завершение формирования способности длительного поддержания вертикальной позы и перехода к социально детерминированному временному расширению жизненной экспозиции использования вертикальной позы. Напряженность такой адаптации усиливается вступлением организма в половое созревание и интенсификацией общего ростового процесса. Поэтому и на этом этапе постнатального онтогенеза, аналогично первым этапам, а также в условиях организменного повышения требований к пластическому обмену, в том числе и по Са, реальны отмеченные нарушения.

В этом отношении и ранний и поздний рахит можно рассматривать как единое проявление несоответствия организменного запроса в связи с требованиями роста и его обеспечения. Основой такого запроса является этапная напряженность адаптации к земной гравитации в процессе ростового формирования прямохождения, а несоответствие обеспечения требуемого обмена по Са может быть обусловлено внешними и внутренними факторами. С рассмотренных позиций вполне допустимо представление о патогенетическом единстве раннего и позднего рахита. И клинически обе формы диабета проявляются, прежде всего, в ограничении морфологических или функциональных возможностей прямохождения. Только ранний рахит сопровождается вообще задержкой этапного развития позно-локомоторных форм прямохождения, а поздний диабет характеризуется нарушениями и затруднениями уже в функциональной реализации жизнедеятельности человека в условиях прямохождения.

В определенной мере, в патогенетическую цепочку раннего и позднего диабета, в принципе, можно включить и остеопороз (идиопатический, постменопаузный и инволюционный). При всех клинических вариантах этого состояния также реально

несоответствие организменной нагрузки в вертикальном положении и возможностям ее обменного обеспечения, в частности, и по обмену кальция. Не случайно и клинические проявления остеопороза в большей мере адресуются к осевому скелету и костям таза и нижних конечностей [Беркоу, Флетче, 1997а], т.е. к частям скелета, несущих наибольшую весовую (гравитационную) нагрузку. В этом отношении весьма интересны наблюдения об аналогичной адресованности и остеоартроза у человека, который не встречается у двух видов млекопитающих, отличающихся тем, что они часто висят вниз головой – у летучих мышей и ленивцев.

Что же касается, в целом, дегенеративных заболеваний скелета, да и не только них, то у человека они наиболее часто проявляются со стороны позвоночника и крупных суставов таза и нижних конечностей. Уже давно дегенеративные проявления со стороны позвоночника и люмбагию, которые после 40 лет очень распространены у человека, определили как плату за прямохождение. И для этого есть весьма веские основания. Ортоградная позная статика и чрезвычайно сложная и многообразная локомоция в условиях прямохождения у человека создает беспрецедентные, как по силе, так и по направленности осевые нагрузки на скелет с четким градиентом нарастания их сверху-вниз. Отсюда и соответствующий градиент распределения частоты проявления, как дегенеративных заболеваний, так и заболеваний другого характера (воспалительные, травмы и др.). Кости скелета и суставы, находящиеся постоянно под осевой гравитационной нагрузкой, становятся слабым местом, а сама нагрузка – первичной или вторичной основой костно-суставных изменений. Более того, и я постараюсь это показать, перечень нозологических состояний, так или иначе связанных с прямохождением, значительно шире и захватывает и более ранние этапы адаптации организма к земной гравитации в процессе становления и формирования прямохождения.

Значение состояния опорного скелета в формировании прямохождения, а затем и в реализации жизнедеятельности человека в условиях вертикальной позы очевидно. В ограничении реализации этих возможностей безусловное значение имеют рахит и основные дегенеративные состояния скелетно-мышечной системы. Поэтому клиническая характеристика (проявляемость) этих состояний определено и совмещается с онтогенетической этапностью адаптации к земной гравитации. Однако, не только эти состояния составляют нозологическую (клиническую) составляющую онтогенетической адаптации организма человека к земной гравитации. Можно, конечно, дискутировать вопрос о первичности или вторичности этих состояний, но, безусловно, все они являются органической составляющей постнатального онтогенеза и отражают полный диапазон проявлений этой адаптации – от нормативных характеристик ростового процесса до нозологических проявлений.

Это созвучно представлению о том, что болезнь представляет собой особую форму адаптации организма к соответствующим внешним и внутренним факторам [Давыдовский, 1962] и является по сути фенотипическим (нозологическим) отражением видового генотипа реактивности и резистентности организма. Отсюда столь характерный нозологический профиль человека, который в отличие от других животных, который напрямую связан с основным генотипическим качеством – прямохождением. И более того, определено совмещается с онтогенетической этапностью формирования прямохождения как видоспецифической формы адаптации к земной гравитации. Поэтому организменный и системный характер такой адаптации отражается не только в определенной этапности ростовых изменений по всем тканям и органам, а и в четко совмещенной с этой этапностью и заболеваемостью, адресованной к соответствующим системам и органам. Отсюда полнота анализа онтогенетической динамики роста и физического развития невозможна без рассмотрения ее нозологической составляющей.

Весьма своеобразной является динамика по типологической кривой роста лимфоидной ткани (см. рис. 4.10, ЛТ). Отличительной особенностью роста этого типа ткани является очень выраженная фаза гипертрофического роста на протяжении препубертатного и пубертатного периода с пиком на 12-13 лет с последующей инволютивной фазой. На рисунке

хорошо видно почти двукратное превышение лимфоидными органами дефинитивного уровня. Что касается инволютивных проявлений развития лимфоидной системы по мере завершения ростовых процессов, то особенно четко это проявляется по динамике роста тимуса относительно массы тела у человека, мыши и овцы (рис. 4.23). При сравнении обращает внимание смещение фазы гипертрофического роста по динамике пренатального и постнатального развития у человека и мыши. У человека фаза гипертрофического роста заканчивается к рождению, тогда как у мыши и после рождения отмечается выраженный гипертрофический рост.

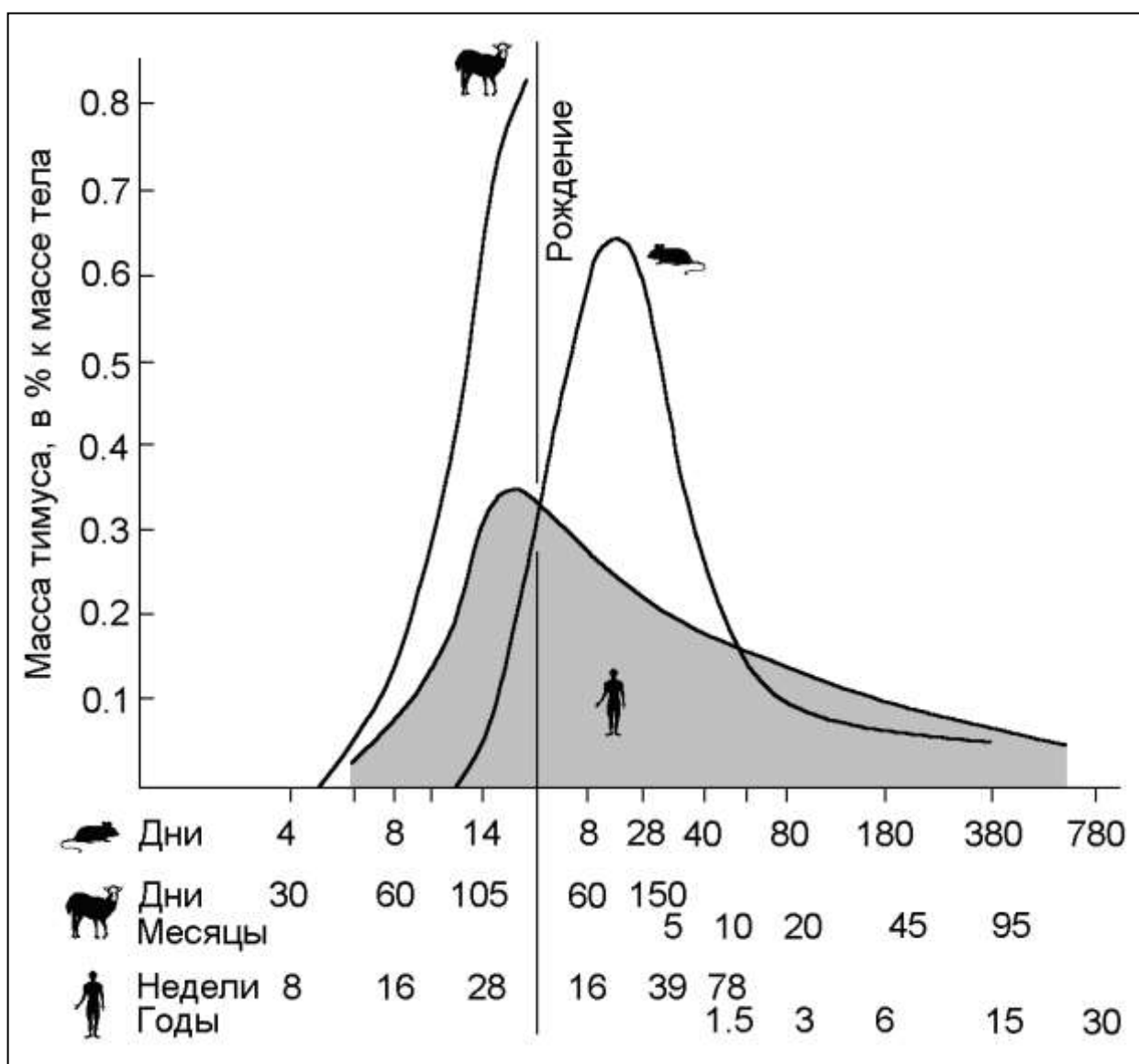


Рис. 4.23. Сравнительная динамика роста тимуса (зобной железы) у человека, мыши и овцы. Приведено по Kay, Playfair, Wolfendale и Hopper (1962).

К сожалению, ограниченность приведенных данных по полной кривой роста только двумя видами (человек и мышь) и одним органом (тимус) не позволяет с определенностью интерпретировать сравнительные особенности, в данном случае вилочковой железы, в связи с характером поздней статикой. Однако выявляемые различия интересны и обнадеживают в отношении установления такой связи при проведении специальных исследований.

Особенно выражено фазовый характер развития лимфатической ткани проявляется по кривой скорости роста (см. рис. 4.11, ЛТ). Это четкая фаза ускоренного роста на протяжении с рождения и до начала пубертатного скачка, а в периоде полового созревания четкое проявление инволютивных процессов лимфоидной ткани – выраженная фаза отрицательной скорости роста. Как отмечалось выше, характерный пик по общему уровню развития лимфоидной ткани приходится на 12-13 лет, ему соответствует и увеличение скорости роста. Однако все же по скорости наибольшая интенсивность развития лимфатической системы припадает на первые 2-3 года, особенно высокой по скорости она является к 1 году. Примечательно, что именно к этой дате достигает практически взрослого состояния уровень созревания иммуноглобулинов М, обеспечивающих первичный иммунный ответ, а к 5 годам подтягивается и к этому же уровню созревания наиболее представительной составляющей гуморального иммунитета – гамма-глобулинов (рис. 4.24).

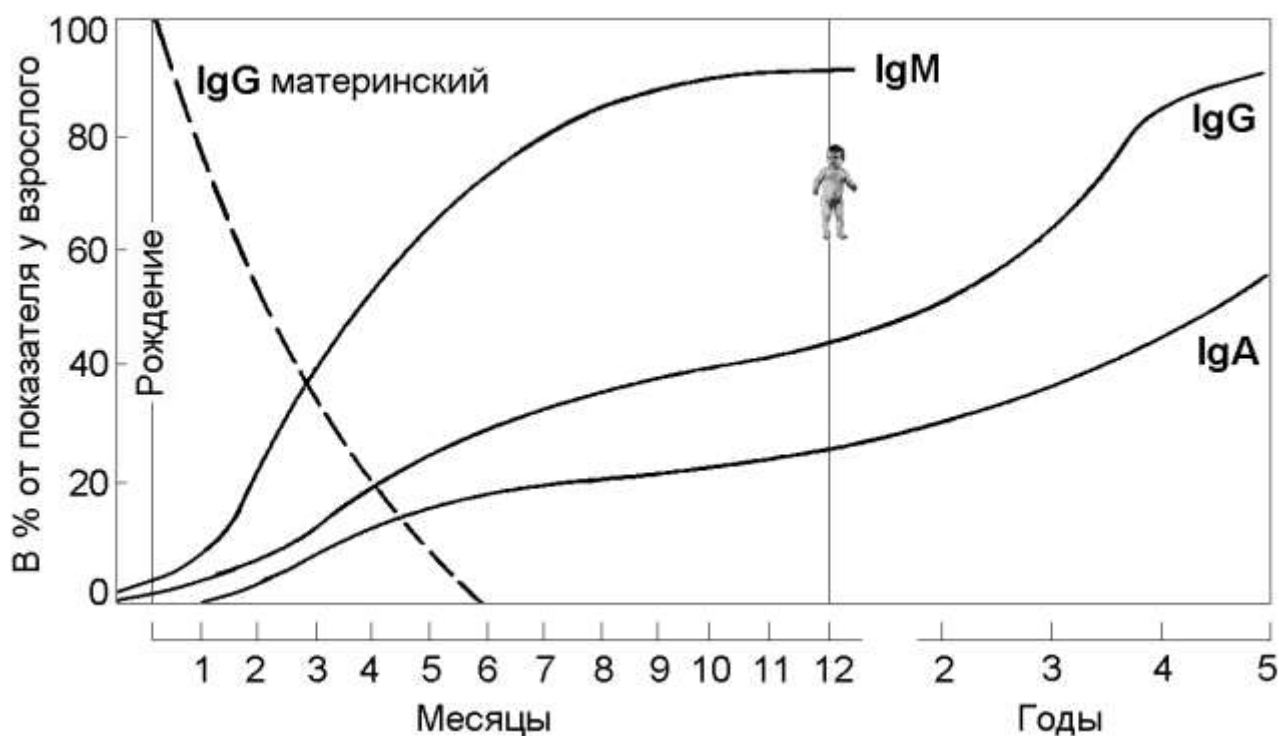


Рис. 4.24. Кривая созревания иммуноглобулинов (IgM, IgG, IgA) и постепенное исчезновение материнских IgG из крови плода [Керпель-Фрониус, 1981].

И по остальным группам иммуноглобулинов наибольшая скорость их созревания приходится именно на этот период [Берман, Воган (ред.), 1989]. Это хорошо видно и из представленных на рис. 4.25 данных по онтогенетической динамике сывороточных антител типа IgE. Общий уровень этих антител достаточно четко соответствует общему типу роста лимфатической ткани (см. рис. 4.10, ЛТ) с максимумом примерно в 10 лет. При этом на кривой скорости изменения уровня IgG определяются два пика ее повышения, припадающие именно на первую пятилетку после рождения. Однако и на протяжении последующих 6-7 лет скорость нарастания уровня остается положительной, сопровождая достижение максимального уровня сывороточного IgG.

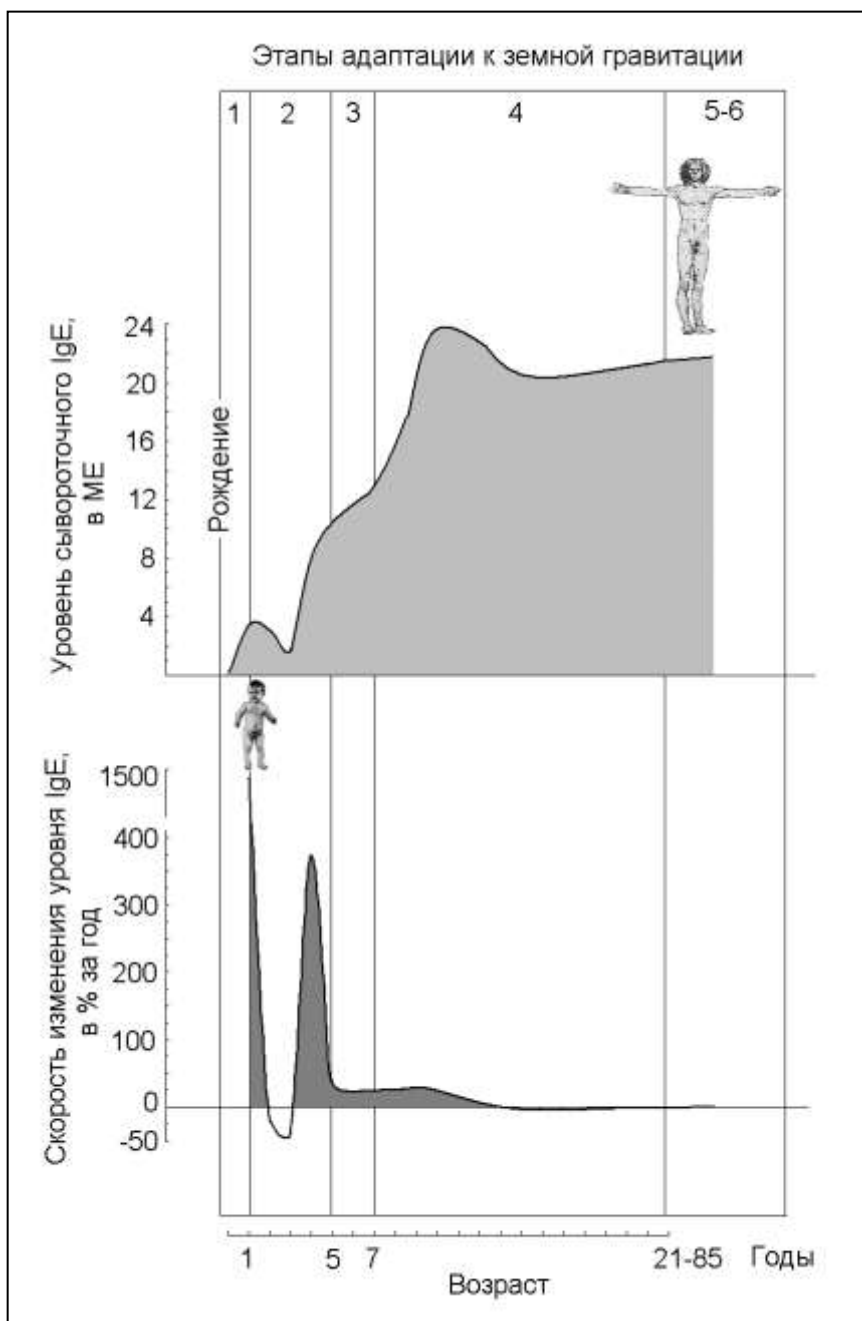


Рис. 4.25. Онтогенетическая динамика изменения уровня сывороточного иммуноглобулина Е в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека [Берман, Воган (ред.), 1989].

В целом система гуморального иммунитета завершает свое формирование к пубертатному периоду, но при этом следует констатировать, что наиболее активные процессы формирования лимфатической системы, особенно по скорости ростовых процессов, совмещаются и с наиболее активными этапами онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения. И в этом отношении безусловный интерес представляют данные по онтогенетической динамике заболеваемости основными инфекциями.

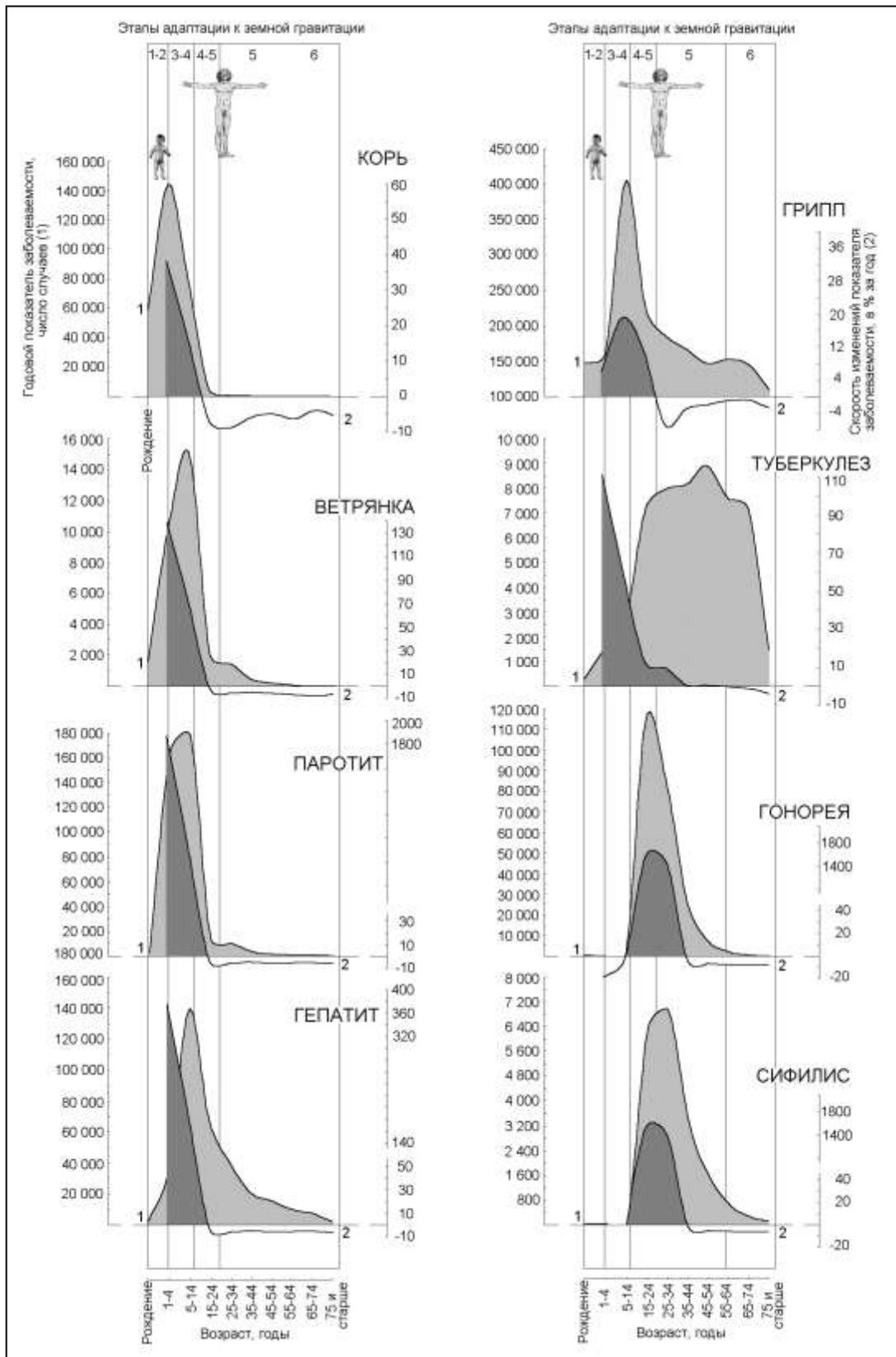


Рис. 4.26. Динамика инфекционной заболеваемости на протяжении онтогенетической адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека.

1 – суммарное число случаев заболевания за год по случайной выборке стран, представляющих все географические регионы мира; 2 – скорость изменения суммарного числа случаев заболеваний в % за год. Представлено (авт. ред.) по сводным данным ВОЗ (2012).

Динамика накопленного (по странам) годового показателя заболеваемости на протяжении пяти лет ежегодники мировой статистики [ВОЗ, 2012] анализировалась в соответствии с онтогенетической моделью адаптации к земной гравитации (рис. 4.26). Оценивался общий уровень по годовому суммарному показателю первично заболевших (число случаев - 1) и скорость изменения показателя заболеваемости (2 – % за год). На рисунке представлены данные по трем основным группам инфекций. Это классические «детские инфекции» - корь, ветряная оспа и паротит. Общие инфекции межвозрастного характера – гепатит, грипп и туберкулез. И, наконец, инфекции, передающиеся половым путем.

Следует обратить внимание на следующие моменты. Пики заболеваемости «детскими инфекциями» попадают на 1-7 лет. Это может отражать то, что именно в этот момент на фоне адаптационного антигравитационного напряжения повышена чувствительность к инфекции (ослаблен организм) или понижена резистентность к инфекции на фоне незавершившегося формирования лимфоидной системы. Дополнительным подтверждением такого положения являются пики заболеваемости в этом же периоде и общих инфекций. Особенно такое сопряжение определяется по пикам скорости роста. Даже по туберкулезу, если годовой показатель максимум проявляется к 15-24 годам, то по скорости роста это 1-4 года.

Совпадение наивысших уровней заболеваемости и пиков скорости ее по детским и общим инфекциям с периодом гипертрофического развития органов и тканей лимфоидной системы (см. рис. 4.10 и 4.11, ЛТ) могут интерпретироваться и как результат стимуляции их развития (иммунитета) в результате перенесенных инфекций. В отличие от этого заболеваемость по половым инфекциям и пики нарастания ее очень четко смещаются к периоду начала половой жизни на фоне инволютивных процессов лимфоидной ткани (см. рис. 4.11, ЛТ).

Особо следует подчеркнуть вообще адресованность т.н. «детских инфекций» к наиболее критическим периодам становления прямохождения у человека. Это отражается четким максимумом общего уровня первично заболевших в 1-7 лет, причем пик скорости припадает на период 1-4 года. По кори, вообще, оба пика - и по общему уровню и по годичной скорости изменения показателя заболеваемости совпадают с 1-2 периодом онтогенетической модели адаптации к земной гравитации. В этом отношении весьма показательным является и построенное на основе имеющихся данных [Бредфорд Хилл А., 1958] возрастное распределение умерших от скарлатины (рис. 4.27). Пик этого распределения также как по общему уровню (1), так и по скорости его изменения (2) приходится именно на эти этапы рассматриваемой онтогенетической модели.

Традиционно такая ранняя по возрасту приуроченность «детских инфекций» рассматривается как отсутствие соответствующего иммунитета у детей, хотя, в принципе, это относится и к другим инфекциям, в частности и к другим вирусным. Поэтому, не случайно, очень сходной с «детскими инфекциями» оказывается и возрастная заболеваемость по гепатиту и гриппу. Да, и по туберкулезу, несмотря на то, что общий уровень заболеваемости (1) достигает максимального к 24 годам, пик нарастания заболеваемости (2) четко совмещается с более ранним возрастом и припадает на периоды 1-4 и 5-14 лет.

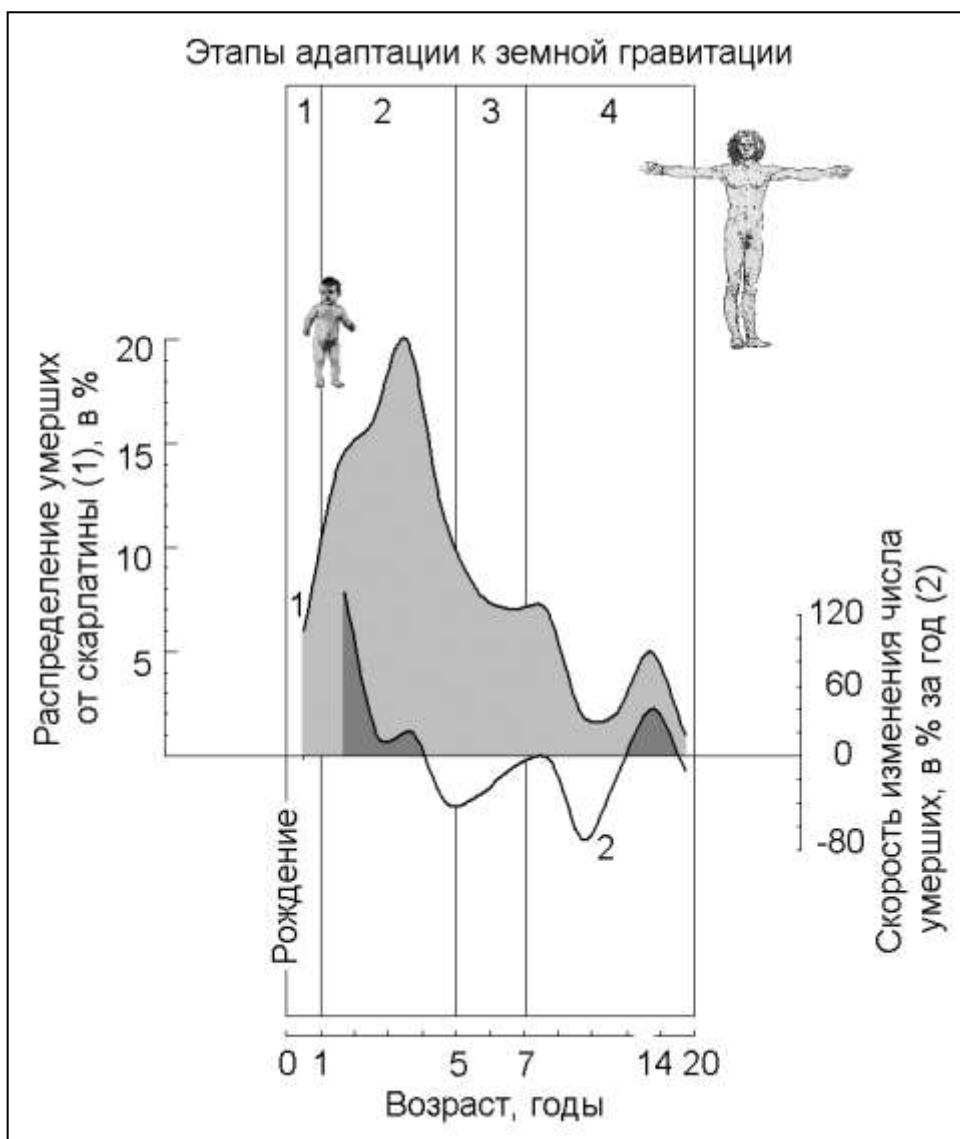


Рис. 4.27. Возрастное распределение числа умерших от скарлатины (по данным [Бредфорд Хилл А., 1958] на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека (авт. ред.).

1 – доля умерших по возрастным группам, 2 – годовая скорость изменения числа умерших.

Отмеченные возрастные соотношения, действительно, позволяют связать инфекционный «опыт» организма на возрастном отрезке до 14 лет с пиком по общей динамике развития лимфоидной ткани (см. рис. 4.10, ЛТ). Отсюда понятно и значение этого «опыта» в формировании морфофункциональной основы иммунной защиты организма. Определенным отражением этого процесса являются рассмотренные выше (см. рис. 4.10) изменения возрастного уровня иммуноглобулинов [Керпель-Фрониус Э., 1981]. Хорошо видно, что материнский гамма-глобулин (IgG) к 6 месяцам после рождения исчезает из крови. В это же время начинает продуцирование собственных антител. Наиболее быстро происходит синтез макроглобулина (IgM), содержание которого в крови достигает почти уровня взрослого человека к 1 году. Не так быстро нарастает концентрация собственного IgG, но и она достигает почти уровня взрослого состояния уже к 5-7 годам. К 10 годам взрослому состоянию соответствует и концентрация сывороточного IgE [Берман, Воган (ред.), 1989]. И только по иммуноглобулину А заметно затягивается достижение уровня взрослого состояния.

Важно, что по основной группе иммуноглобулинов достижение дефинитивного уровня завершается на основных этапах онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе становления собственно прямохождения, и именно на этих же этапах развития отмечается и максимум заболеваемости не только детскими, но и другими инфекциями. Это может отражать то, что на фоне адаптационного антигравитационного напряжения, особенно в условиях ростового процесса, повышается вероятность ослабления организма, что в свою очередь может повышать чувствительность к инфекции или сопровождаться снижением резистентности к ней. Отсюда, помимо иммунной незрелости, возможно и такое обоснование ранней возрастной адресованности «детских инфекций» и те только их.

В этом отношении представляют интерес данные по психологической адаптивности детей к больничной обстановке (Hausan L., 1958 – приведено по Лангмейер Й., Матейчик З., 1984). При сопоставлении периода времени, необходимого для приспособления детей к больничной среде, с возрастом (рис. 4.28) установлено, что дольше всего ребенок адаптируется в возрасте до трех лет – время адаптации колеблется от 3 до 15 дней (медиана составляет 6 дней). По мере увеличения возраста отмечается четкая тенденция к уменьшению времени адаптации. Следующая возрастная дата совпадает с возрастом 4-6 лет (время адаптации от 3 до 5 дней, медиана – 4 дня). И наиболее быстро адаптация к больничной среде проходит в возрасте 12-13 лет (до 3 дней, медиана – 2 дня), достоверно отличаясь от адаптационных возможностей детей в возрасте 4-6 лет, но особенно до 3 лет.

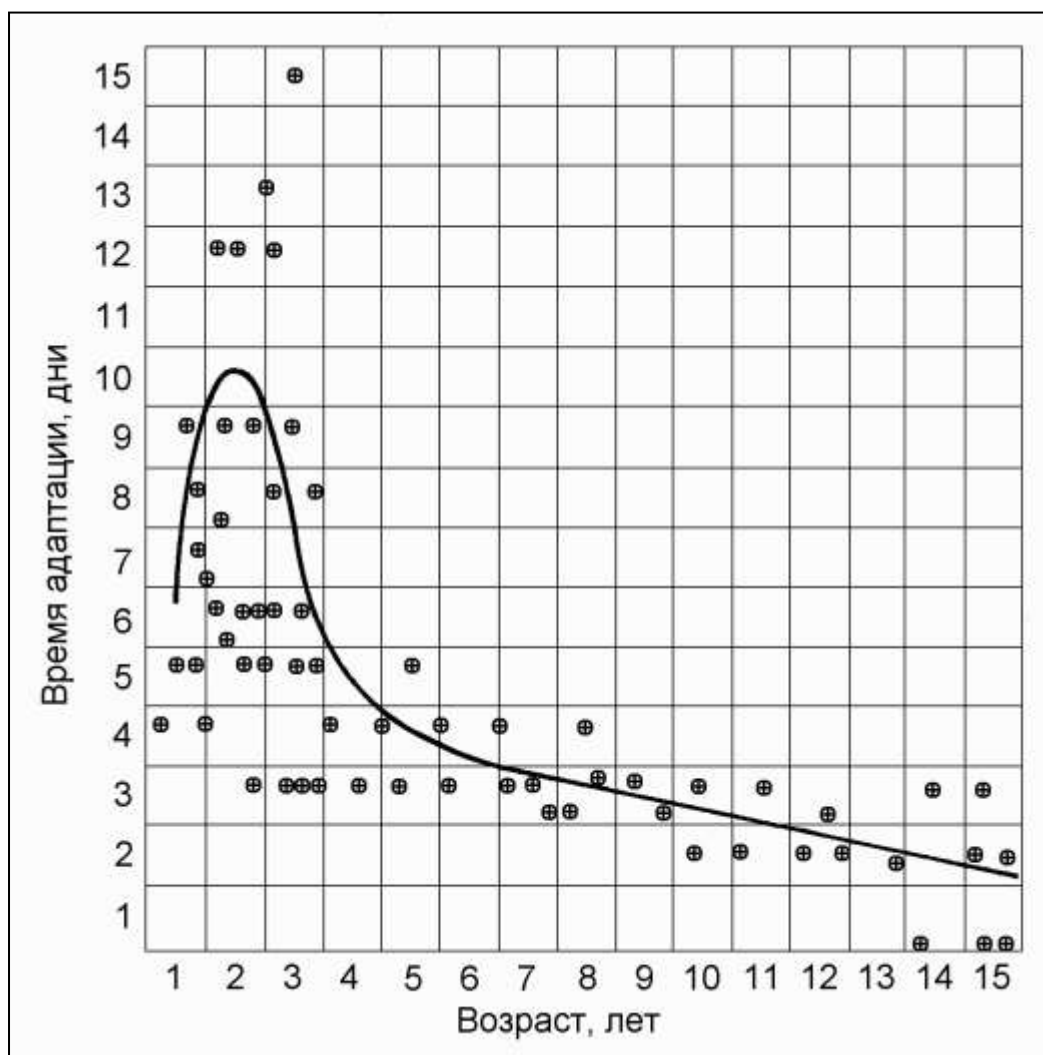


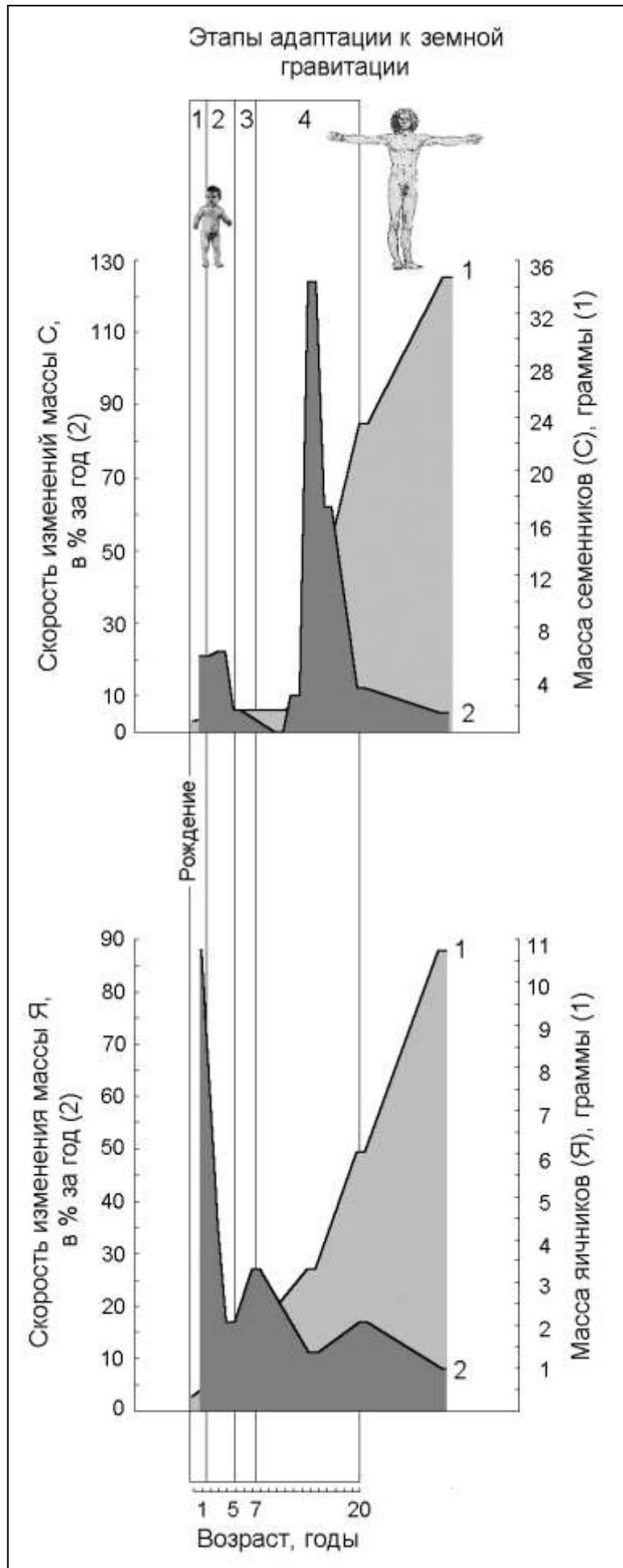
Рис. 4.28. Период времени, необходимый для приспособления детей к больничной среде в зависимости от возраста [по данным Hausan, 1958; приведено по Лангмейер, Матейчик].

Что обращает на себя внимание? Это достаточно четкое совмещение возрастной динамики психофизиологической адаптации с этапами позно-локомоторной адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения. Чем увереннее двигательная жизнь в условиях прямохождения, тем больше и свобода поведения ребенка, а стало быть, и его психофизиологические возможности. Все это закладывает основу базовых адаптаций организма, так необходимых для дальнейшей жизни – сначала в условиях продолжающихся ростовых процессов, полового созревания и завершения физического развития, а затем в реализации репродуктивного этапа зрелого организма. И другие исследования свидетельствуют о зависимости адаптивных возможностей организма от формирования базовой адаптации к земной гравитации в процессе формирования у человека прямохождения, а у животных позы стояния на четырех конечностях. (Аршавский И.А., 1968).

Возвращаясь к рассмотрению онтогенетической модели инфекционной заболеваемости, следует отметить, что, пожалуй, для инфекций, передающихся половым путем, доминантной основой становится опыт собственно половой жизни. Поэтому, если не учитывать случаи врожденного сифилиса и заражения гонореей при рождении, заболеваемость этими инфекциями нарастает с подросткового периода (отсутствие требуемого опыта и навыков ухода за своим здоровьем), достигает пика к 25-34 годам (интенсивная половая жизнь и половая свобода), а затем после 35 лет практически перестает нарастать (упорядочивание половой жизни, большее внимания к своему здоровью). Поэтому при сопоставлении с динамикой роста половых органов возрастная адресованность заболеваемости гонореей и сифилисом (см. рис. 4.26) четко смещается на период завершения полового созревания (см. рис. 4.10 и 4.11, ПО).

В отличие от кривой роста всего тела пик скорости роста половых органов отмечается четко в периоде завершения полового созревания. Однако достаточно выраженная фаза увеличения роста половых органов отмечается и к моменту самостоятельного стояния ребенка. Очень четко эти две фазы – ранняя и поздняя определяются по увеличению скорости роста семенников (рис. 4.29, вверху).

Рис. 4.29. Динамика изменений массы яичников (обоих) и семенников (обоих) по онтогенетическим этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.



С ранней фазой ускоренного роста семенников согласуются данные по проявлению крипторхизма. Именно к моменту самостоятельного стояния у родившихся доношенными детей частота неопущения яичек в мошонку устанавливается практически на том же уровне (0.7-0.8%), что определяется и у взрослых [Scorer, Farrington, 1971; Ерохин, Воложин, 1995]. Поэтому акцентируется особое внимание на 1-й год после рождения, как критическую дату феномена тестикулярного опускания [Bevan a. Donahue, 1981]. Из родившихся с неопущенными яичками в 75% яички опускаются в мошонку в первый год жизни, а в 10% - во второй. При этом обращается внимание на четкую зависимость частоты крипторхизма со степенью физической зрелости при рождении (рис. 4.30). Чем больше степень недоношенности (по массе тела при рождении) и меньше масса тела у доношенных новорожденных, тем более высокая частота крипторхизма. И не только крипторхизма, но и гипоспадии [Вайднер, Мюллер, Йенсен, Скаккебэк, 1999]. При выравнивании физического развития, что, прежде всего, характеризуется способностью к самостоятельному стоянию к году после рождения, частота крипторхизма становится минимальной и, по-видимому, отражает уровень врожденных дефектов или влияния средовых или организменных факторов, которые задерживают рост и физическое развитие.

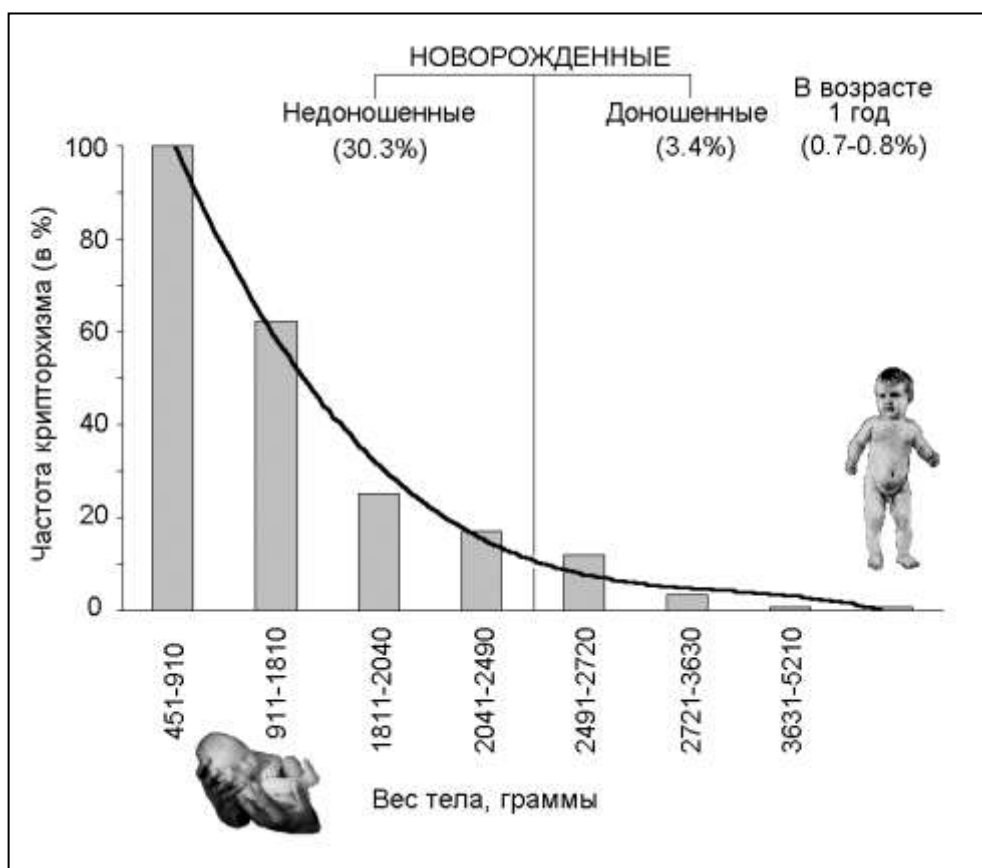


Рис. 4.30. Частота крипторхизма у новорожденных в зависимости от массы тела и у детей 1 года жизни [по данным Scorer, Farrington, 1971].

В этой связи не случайно младенцы с анэнцефалией и задержкой в физическом развитии имеют намного более чаще неопущенные яички, чем здоровые новорожденные [Ерохин, Воложин, 1995]. Крипторхизм отмечается у 44-54% больных с детским церебральным параличом [Ankerhold a. Grossmann, 1969; Rundle, Primrose a. Carachi, 1982]. Что является характерным проявлением церебрального паралича у детей? Прежде всего, задержка становления прямохождения и прямохождения, а в дальнейшем очевидные трудности в

поддержании вертикальной позы, в освоения и реализации характерных для человека локомоторных форм в условиях прямохождения.

С позиции используемой антропогенетически ориентированной онтогенетической модели понятно, что речь идет не просто о формальном временном интервале, а важнейшем этапе адаптации к земной гравитации – формировании прямостояния и прямохождения как основного биологического качества человека. И, конечно же, дело не в прямом механическом благоприствании вертикального положения тела на опущение в мошонку яичек, хотя и это имеет место. Имеется в виду весь комплекс системных ростовых изменений в организме, обеспечивающих достаточный уровень физического развития и зрелости. Определенным отражением включения в этот процесс гормональной регуляции является и рассмотренная выше динамика секреции тестостерона (см. рис. 4.8), особенно второго пика повышения его секреции после рождения на 1-ом году жизни в преддверии перехода ребенка к самостоятельному стоянию.

Среди специалистов также утвердилось мнение, что независимо от верности тех или иных теорий, финальная стадия тестикулярного опускания находится под гормональным управлением [Ерохин, Воложин, 1995]. Однако следует отметить, что аналогичный мальчикам пик секреции гонадотропинов определяется на 1-ом году и у девочек (см. рис. 4.9). И если феномен тестикулярного опущения является четким проявлением полового диморфизма, то отмеченные у мальчиков и девочек синхронные пики секреции половых гормонов все же являются отражением глубинных и общих для обоих полов изменений в организме. Выше я связал это с гормональным обеспечением усилением уровня пластического обмена, необходимого для успешной реализации главной этапной даты физического развития – формирования к 1-го года после рождения самостоятельного стояния. Другой вопрос, что это является основой для успешной реализации и полодифференцированных составляющих физического развития, во всяком случае, для мальчиков – это обязательное опущение в мошонку яичек.

Поэтому отражением достаточности физического развития является, прежде всего, поэтапное формирование позно-локомоторной адаптации к земной гравитации, а с ней и всего комплекса изменений в других системах организма, в том числе, и вовремя состоявшийся феномен опущения семенников. А это значит – не позже становления прямостояния и прямохождения. Если позже, то это и есть истинный крипторхизм, и чаще всего он сочетается и с задержкой физического развития, определяющим критерием уровня которого является отсутствие у ребенка самостоятельного стояния, объем и качество локомоторных возможностей в условиях прямохождения.

Что же касается значения механических факторов в вертикальном положении тела, то это не только собственная тяжесть яичка, но и определенный градиент внутрибрюшного и тканевого давления по пути опущения яичка. Уместно напомнить очевидное значение этих факторов для формирования вентральных и паховых грыж не травматического происхождения, опущений и выпадений матки и прямой кишки, которые являются характерной составляющей нозологического профиля человека (антропопатология). То же можно отнести и к истинному крипторхизму. Хотя опускание яичка из брюшного положения определяется феноменом млекопитающих [Albert, 1961], но только у человека и шимпанзе яички постоянно остаются в мошонке [Wislocki, 1933]. Это, по-видимому, относится и ко всем антропоидам и, безусловно, связано с одним из определяющих тасономических признаков – полу- и вертикальной позной статикой.

Еще более выраженной, по сравнению с семенниками, является ранняя фаза увеличения скорости роста яичников (рис. 4.29), тогда как рост матки становится наиболее интенсивным к концу периода роста (рис. 4.30). В этом есть и определенная логика – сначала формируется орган эндокринного обеспечения, а затем орган-мишень этого обеспечения. Поэтому, естественно, что кривая роста (по скорости) половых органов очень четко совмещается и с рассмотренной выше общей онтогенетической динамикой половых гормонов как у мужчин (см. рис. 4.8), так и женщин (см. рис. 4.9). Важно, что даже по такой специализированной

системе как репродуктивные органы очень четко проявляется фаза высокой ростовой активности на первых этапах формирования прямохождения. И то, что она не случайна и не является расчетным биометрическим артефактом, свидетельствует совмещение этой фазы со вторым возрастным пиком усиления секреции половых гормонов на 1-ом году жизни.

Выше уже отмечалась высокая энергетическая стоимость прямохождения как основного позного условиях жизнедеятельности человека. Настолько высокой, что с учетом этого условия общий уровень основного обмена у человека как в условиях покоя стоя (см. Очерк 1, рис. 1.7), так и при беге (см. Очерк 1, рис. 1.8) существенно выделяется из распределения по другим животным. Энергетическим эквивалентом наиболее напряженной онтогенетической адаптации к земной гравитации именно на первых этапах становления и формирования прямохождения является повышение удельного основного обмена (калории/м²) на протяжении первых 1-2 года после рождения (рис. 4.31, вверху). Этому состоянию соответствует и пик по скорости изменений основного обмена. В дальнейшем его уровень, за исключением небольшого относительного повышения (по общему уровню и скорости изменения), в начале пубертатного периода перманентно снижается. Особо рельефно рассмотренная динамика метаболического обеспечения роста и физического развития отражается по показателю скорости возрастных изменений (рис. 4.32, внизу).

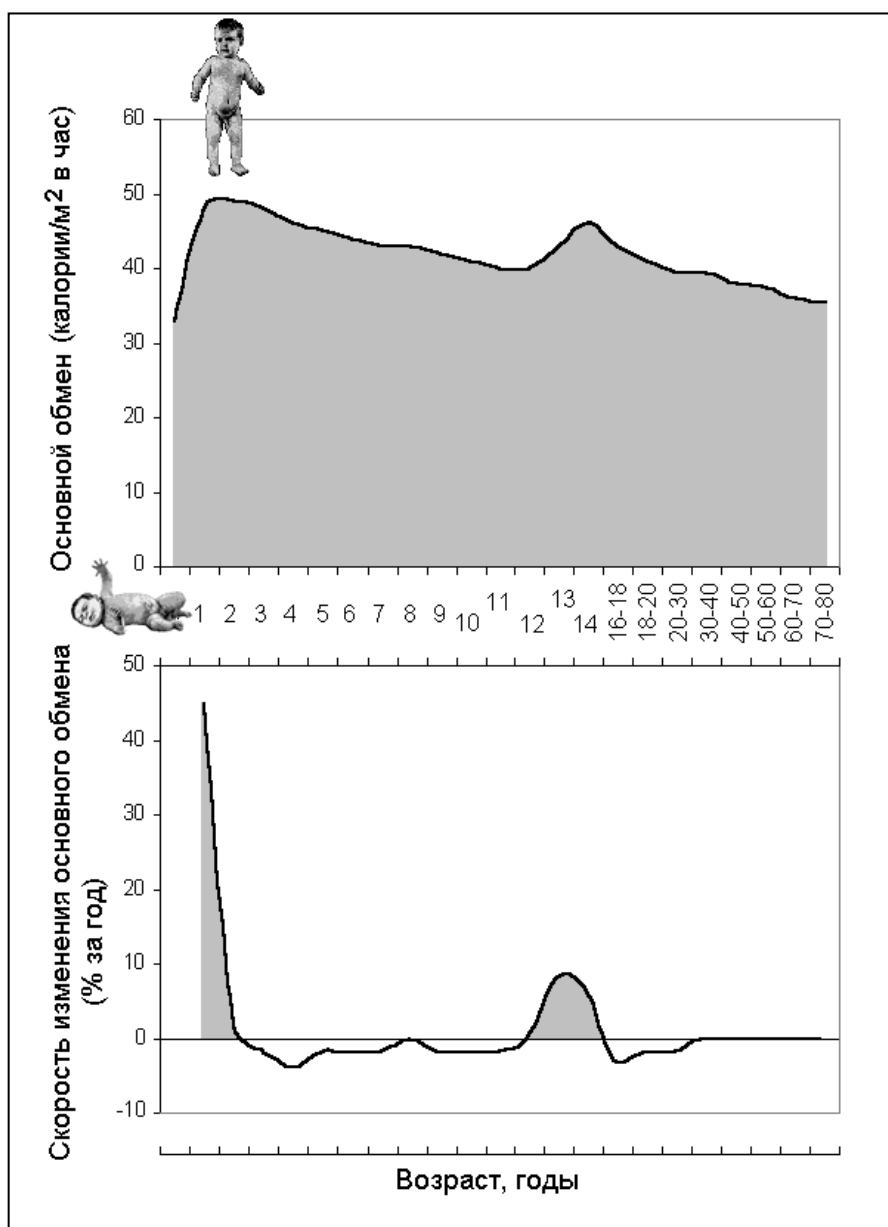


Рис. 4.31. Возрастные изменения основного обмена (ОО) у человека (в калориях за час на 1 м²). Вверху – верхний край затемненного профиля отражает уровень ОО, внизу – скорость изменений ОО (в % за год).

Приведено (ред. авт.) на основе сводных данных [Talbot, 1924; Aub a. DuBois, 1917].

В процессе ростовой динамики соответственно увеличению линейных размеров и массы тела у человека прогрессивно растут и энергозатраты. Это хорошо видно по использованным возрастным данным (Моисеев (ред.), 1977), полученным в условиях покоя в положении лежа (рис. 2.34). По завершению роста на протяжении последующих возрастных периодов энергозатраты в состоянии покоя стабилизируются на относительно постоянном уровне и только с пожилым возрастом (старше 65 лет) несколько снижаются. Совершенно иной выглядит возрастная динамика энергозатрат, измеренных у человека в условиях стояния. Такая динамика по имеющимся данным была реконструирована за исключением, по понятным причинам, 1 года жизни после рождения. И что бросается в глаза – это в несколько крат более высокие энергозатраты в положении стоя. Причем, и по абсолютному уровню, но особенно выражено по отношению к энергозатратам в положении лежа (на 200-300%).

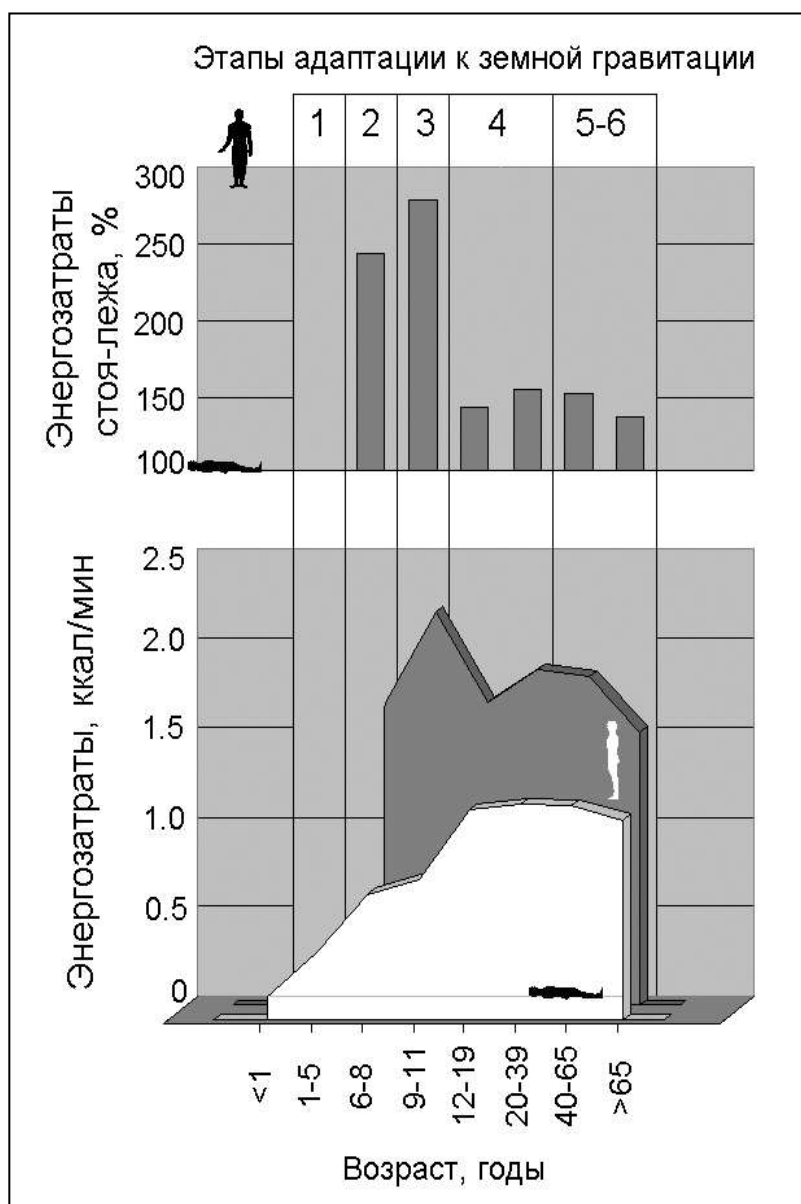


Рис. 4.32. Затраты энергии для людей разных возрастных групп в состоянии покоя в положении лежа и стоя (обозначено фигурками).

Внизу – в ккал/мин, вверху – в положении стоя относительно положения лежа, энергозатраты в котором приняты за 100%.

Данные использованы (авт. ред.) из материалов ВОЗ-семинара: Человек. Медико-биологические данные [Моисеев (ред.), 1977].

Именно такое сопоставлению и четко проявляет особенно высокую энергоемкость основных этапов становления прямохождения – второго и третьего (рис. 4.32). Уместно напомнить, что на первом этапе (в возрасте 2-4 года) на фоне продолжающегося ростового процесса идет активное освоение основных позно-локомоторных форм прямохождения, а на третьем этапе (в возрасте до 7 лет) формируется способность длительно поддерживать позу в условиях ортоградной позной статики и прямохождения. Именно это и составляет основу максимального увеличения интенсивности основного обмена у детей в первые 3 года жизни. Обычно же увеличение основного обмена растущего организма связывается с увеличением метаболических трат на рост [Karlberg, 1952]. Однако такое представление не объясняет, почему к годовалому возрасту константа роста (0,4), максимальная в первые 6 месяцев жизни после рождения [Шмальгаузен, 1935], к годовалому возрасту резко, более чем на порядок, снижается – до 0,3, а интенсивность основного обмена, наоборот, становится самой высокой. При этом следует иметь в виду, что пластические процессы при таких относительно малых скоростях роста существенно не влияют на энергетический обмен, составляя по разным данным [Hommes et al., 1975; Spady et al., 1976; Козлова, Фарбер, 1983] от 2% до 8% от общей величины основного обмена, а у детей старше 1 года и того меньше – до 1%. В дальнейшем соответственно завершению формирования основных форм позно-локомоторной адаптации к земной гравитации в условиях прямохождения уже с начала препубертатного периода отмечается четкий переход (4-й этап) и на значительно более низкий уровень прироста энергозатрат стоя по отношению к положению лежа.

Уменьшение относительного прироста энергозатрат стоя на фоне продолжающегося ростового увеличения их в условиях покоя лежа можно расценить или как снижение энергозатрат в связи со стабилизацией уровня антигравитационного напряжения по завершению основных этапов формирования прямохождения или как переход к более экономичному энергообмену. В принципе, оба феномена отражают повышение устойчивости, по сути, к постоянной гравитационной нагрузке, что согласуется с имеющимся представлением о том, что основа такой устойчивости имеет метаболическую природу [Wagner, Mitchell, 1957].

Именно поэтому отмечается [Смитт, 1975], что двуногие переносят более интенсивные ускорения, чем четвероногие животные. Имеются основания полагать, что в эволюции механизм повышения устойчивости к гравитационной нагрузке связан не с мутантным развитием новых механизмов, а с увеличением числа генов, обеспечивающих адаптацию к этой нагрузке [Смитт, 1975]. Четкое совмещение с возрастными этапами адаптации к гравитационной нагрузке в процессе формирования прямохождения весьма выразительных и определенных изменений практически по всем системам и параметрам организма фактически отражает онтогенетическую рекапитуляцию эволюционно детерминированного механизма полигенного обеспечения жизнедеятельности организма в условиях планетной силы тяжести. Онтогенетическое формирование этого механизма в комплексной реализации антигравитационной функции организма по-особому проявляется у человека как прямоходящего существа [Белкания, 1982].

В определенной мере с возрастной динамикой изменений метаболизма организма (основной обмен, энергозатраты) согласуется и интенсивное по скорости увеличение массы щитовидной железы. Оно отмечается на протяжении всего ростового периода (до 20-21 года), но пики скорости роста приходятся на 1-2 этапы адаптации к условиям прямохождения и на период полового созревания (рис.4.33, вверху). Еще более

выразительно начальный пик скорости роста выглядит по увеличению массы паращитовидных желез (рис. 4.33, внизу). Следует отметить, что этот пик очень хорошо совмещается с возрастной динамикой скорости изменений общего содержания Са в скелете и его удельной величины (см. рис. 4.22). И в этом отношении имеется определенное соответствие развития органа гормонального обеспечения и ткани-мишени.

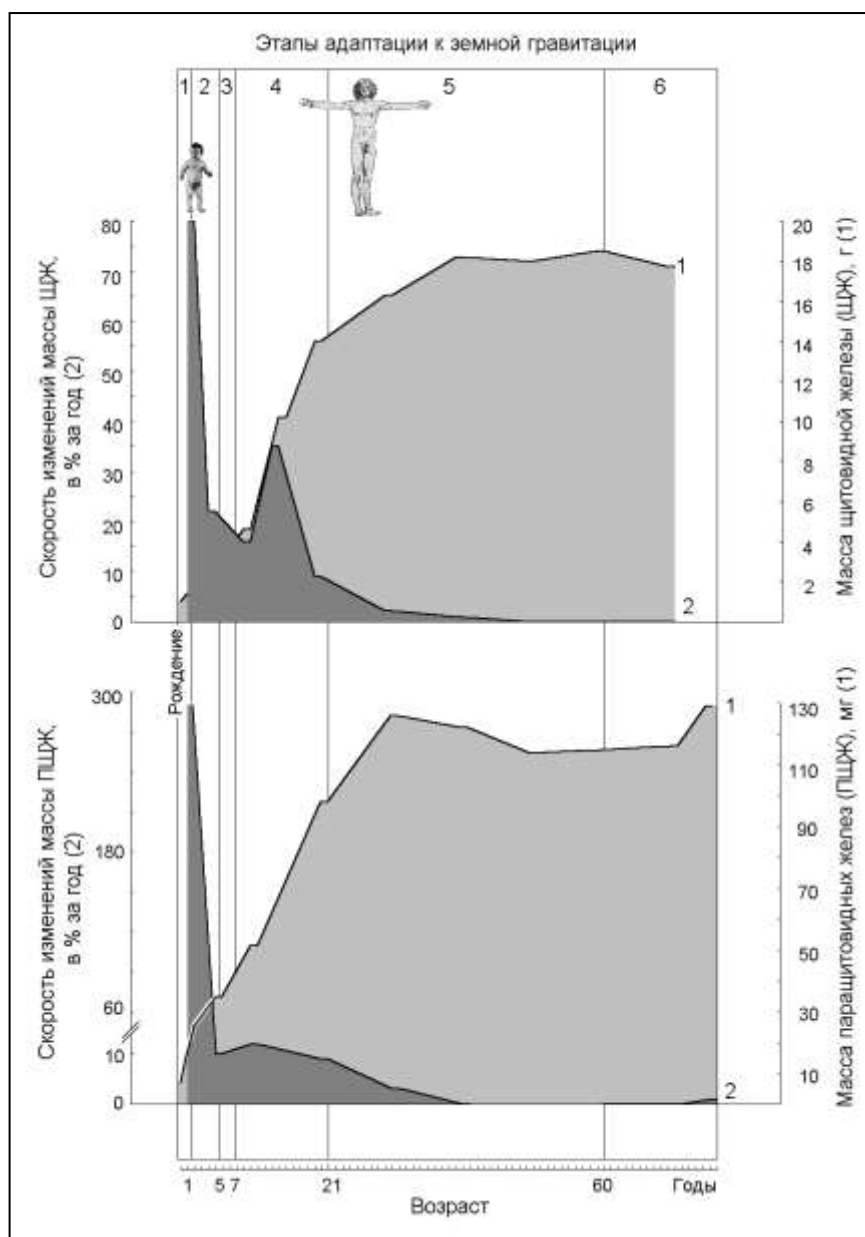


Рис. 4.33. Динамика изменений массы щитовидной и паращитовидных желез по онтогенетическим этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

Определенным отражением ростового и антигравитационного напряжения на первых этапах формирования прямохождения является наиболее высокая скорость гиперплазии надпочечников и сохранение достаточно высокой скорости прироста их массы, вплоть до завершения полового созревания (рис. 4.34, вверху). Весьма выраженными являются и возрастные изменения массы гипофиза. Причем, ранние изменения противоположны по направленности надпочечникам – масса гипофиза на протяжении первых лет уменьшается (рис. 4.34, внизу). Особенно рельефно эти различия подчеркиваются по кривым скорости роста.

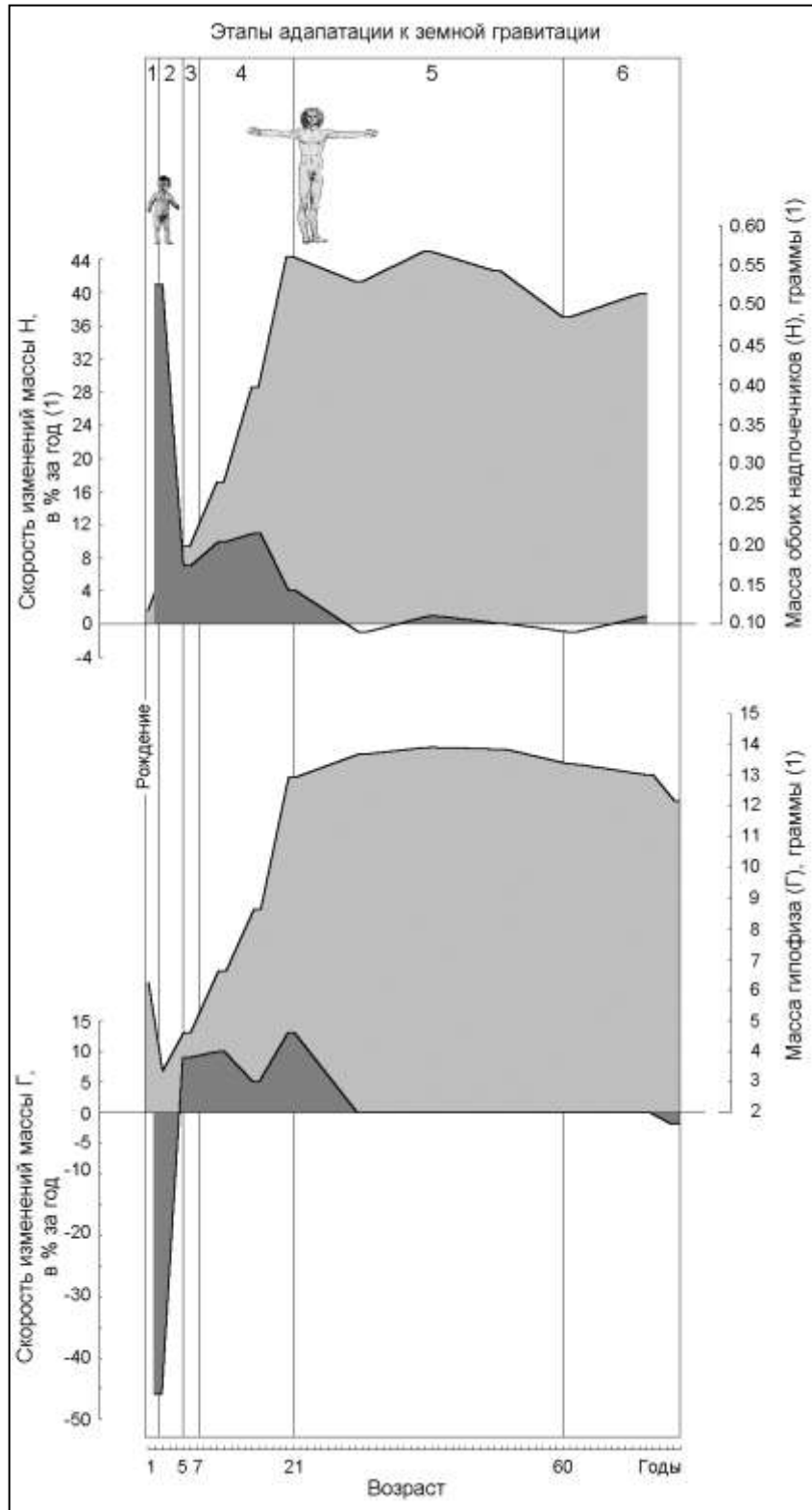


Рис. 4.34. Динамика изменений массы гипофиза и надпочечников (обоих) по онтогенетическим этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

Однако, в отличие от начальной задержки возрастной динамики по массе гипофиза, антидиуретическая активность нейрогипофиза у человека после рождения продолжает прогрессивно нарастать и достигает своего максимума к первому году постнатального онтогенеза (рис. 4.35), когда у ребенка формируется активное поддержание положения стоя - знаменательно критическая дата в постнатальном онтогенезе человека как прямоходящего существа. В отличие от человека пик повышения антидиуретической активности гипофиза у проноградных животных (на рисунке, например, у крупного рогатого скота) отмечается к рождению. При этом следует иметь в виду, что родившейся теленок или жеребенок уже через несколько часов могут уверенно стоять и передвигаться. У человека же формирование характерной для него позы прямостояния затягивается до года, соответственно затягивается и повышение антидиуретической активности гипофиза. В дальнейшем и у четвероногих проноградов и у человека гипофизарная активность снижается.

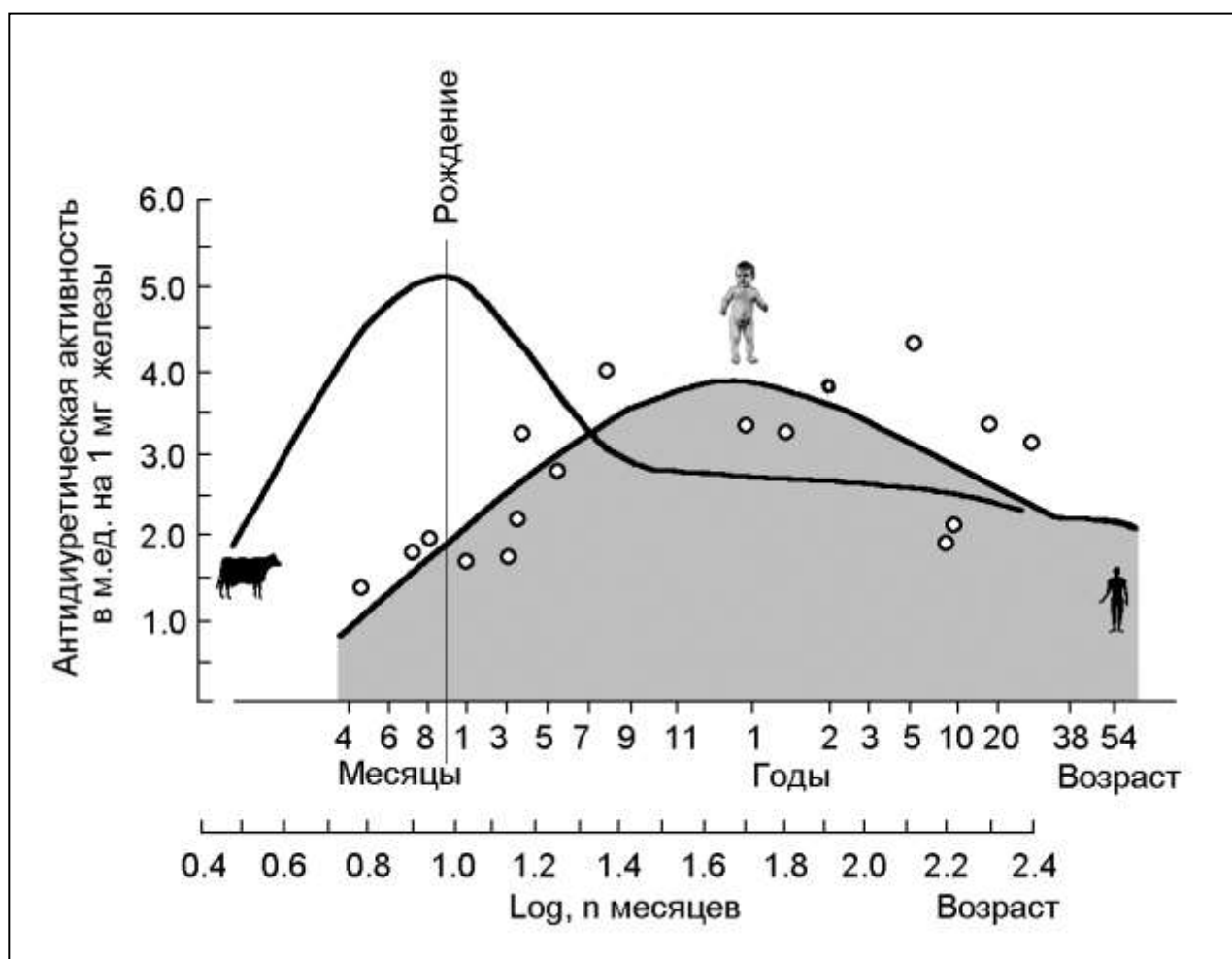


Рис. 4.35. Изменения антидиуретической активности нейрогипофиза у человека и крупного рогатого скота в онтогенезе.

По оси ординат – гормональная активность в международных единицах на 1 мг порошка железа, по оси абсцисс верхняя шкала – возраст человека (месяцы, годы), нижняя – животного (логарифмы числа месяцев).

Приведено по данным Нагорного с соавт. (1963), кривые совмещены (авт. ред.) по моменту рождения без изменений оригинальных шкал по активности гормона и возрасту.

Рассмотренные выше данные о выразительных отличительных особенностях метаболизма у человека от остальных животных и понимание особого значения гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения у человека в связи с его особенностями как прямоходящего существа обосновывают представление о двух основных энергетических составляющих адаптации к земной гравитации. Первая из них связана с антигравитационным тонусом мышц, обеспечивающих позно-локомоторную активность человека в условиях прямохождения. Понимание значения тонуса мышц в процессе становления позы стояния [Аршавский, 1966,1967, 1968; Розанова 1968] и терморегуляторного обеспечения организма [Слоним, 1964] позволило в качестве альтернативы энергетическому закону поверхности тела сформулировать представление об энергетическом правиле мышц [Аршавский, 1982].

Однако, принципиальные особенности проявления гидростатического фактора кровообращения у человека определяют актуальность и второй важнейшей энергетической составляющей его жизнедеятельности - антигравитационного напряжения сердечно-сосудистой системы. Отсюда и наиболее адекватным отражением жизнедеятельности человека в условиях прямохождения на всех этапах онтогенеза следует рассматривать энергетическое правило антигравитационной функции организма, включающей в себя как позно-локомоторную, так и циркуляторную составляющие.

В связи с этим безусловный интерес представляют этапные особенности ростовой адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения по сердечно-сосудистой системе. Это связано, во-первых, с выраженным проявлением гравитационного (гидростатического) фактора в кровообращении, а, во-вторых, в исключительном значении этой системы в циркуляторном обеспечении обмена веществ и жизнедеятельности организма. Отсюда выразительность и определенность возрастной динамики изменения по сердечно-сосудистой системе.

Начнем с уже много раз описанной и хорошо известной онтогенетической динамики частоты сердечных сокращений (ЧСС), возрастное уменьшение которой связывается со становлением тонуса вагуса. Как это видно из представленных на рис. 3.38 данных, на протяжении всего периода роста отмечается прогрессивное снижение ЧСС. Причем, самой высокой скоростью уменьшение ЧСС является на наиболее активных этапах онтогенетической адаптации к земной гравитации, на которых организм испытывает и наибольшее антигравитационное напряжение. При этом возрастные изменения ЧСС и энергозатрат противоположно направлены – на протяжении всего периода роста энергозатраты в положении лежа прогрессивно увеличиваются (см. рис. 4.32, внизу), а ЧСС, наоборот, снижается (см. рис. 4.36). Если учесть, что в положении стоя энергозатраты существенно увеличиваются в связи с антигравитационным напряжением, особенно на начальных этапах онтогенетической адаптации, то отмеченные изменения по ЧСС следует определить как переход к более экономичному режиму динамической функции сердца. Это и есть отражение оптимальности данной физиологической адаптации, которая напрямую связана с успешностью базовой онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе ростового формирования прямохождения. Хорошо известно, что у детей с задержкой физического развития, которое, прежде всего, проявляется в задержке становления самостоятельного стояния и прямохождения, сохраняется и более высокая частота сердечного ритма по сравнению с нормально развивающимися детьми [Аршавский, 1982; Козлова, Фарбер (ред.), 1983].

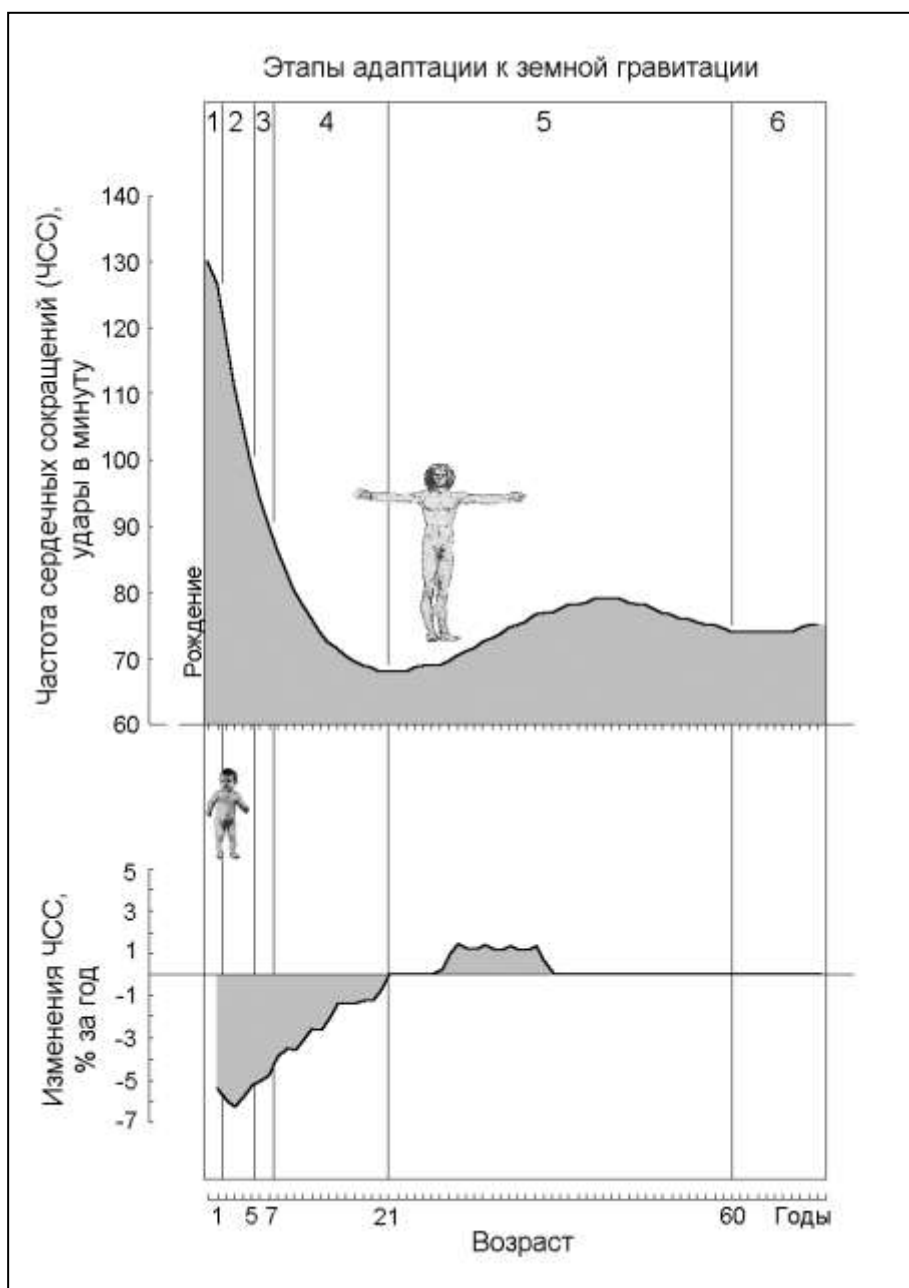


Рис. 4.36. Онтогенетическая динамика изменений частоты сердечных сокращений (ЧСС) в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

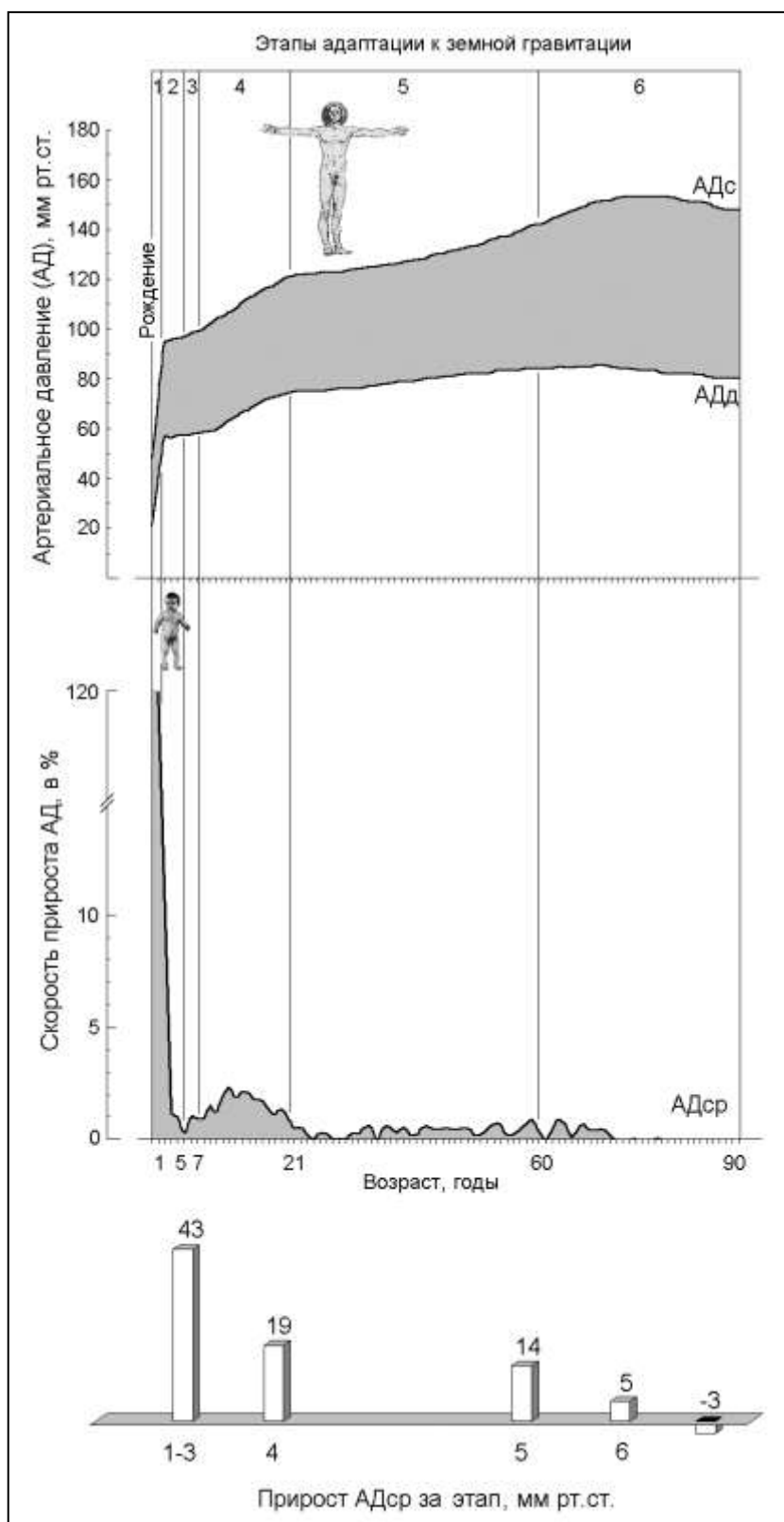
С завершением роста к 20-21 годам ЧСС стабилизируется на относительно постоянном уровне, а в дальнейшем в зрелом возрасте отмечается перманентное повышение ЧСС (рис. 4.36, сверху) с четко выраженной начальной фазой ускоренного перехода динамической функции сердца к более напряженному режиму функционирования (рис. 4.36, внизу), который соответствует периоду максимальной репродуктивной и социальной активности. Следует подчеркнуть, что именно в этот период жизнедеятельность человека происходит и увеличение экспозиции поздних условий прямохождения – по популяции в среднем 2/3 суток и стало быть, и жизни в целом. Реально же экспозиция этих условиях, соответственно урбанизации, увеличивается и более.

Все это определяет и более напряженную адаптацию к гравитационному фактору, как по экспозиции, так и по сочетанию с этим фактором других адаптационных напряжений,

характерных для периода взрослой жизни. Например, беременность, ночной двигательный режим (работа или развлечения), транспортные перемещения и другие социальные формы жизнедеятельности. Наконец, это и неуклонно повышающийся даже в развитых странах уровень заболеваемости по основным неинфекционным хроническим нозологиям, характерным для человеческой популяции. Жизнедеятельность же большинства болеющих, реализуется в условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе). Отсюда, становится понятным, что, в принципе, любое болезненное состояние дополнительно усиливает антигравитационное напряжение организма. Именно поэтому этот период взрослой жизни (по завершению роста и до пожилого возраста) определяется нами как этап репродуктивной и нозологической адаптации к земной гравитации (см. рис. 4.4, 5-й этап). Отмеченное в этом возрастном периоде повышение уровня ЧСС подчеркивает особенности адаптационного напряжения организма на этом этапе рассматриваемой онтогенетической модели.

При рассмотрении возрастной динамики артериального давления (АД) традиционно делается акцент на его значимом повышении после 35-40 лет. Однако для подобного акцента есть лишь только одно основание – это реальное нарастание именно на этом возрастном рубеже основных сердечно-сосудистых заболеваний человека. Вернее не нарастание, а социально значимое повышение общего уровня как вновь заболевших, так и накопленной с возрастом заболеваемости. Фактически же наиболее выраженное нарастание уровня АД приходится на период роста (до 21 года). Причем самый большой прирост уровня АД, как по общему уровню, так и по скорости (примерно вдвое) происходит у ребенка после перехода его к самостоятельному стоянию (рис. 4.37). По наиболее важным этапам становления прямохождения (1-3 этапы) прирост среднего АД (в среднем на 43 мм рт.ст.) в несколько раз превышает средний прирост АД по периоду завершения роста и полового созревания (на 19 мм рт.ст.) и еще больше по периоду взрослого (на 14 мм рт.ст.) и, особенно, пожилого (на 5 мм рт.ст.) возраста. А по популяции людей старческого возраста, вообще, отмечается тенденция снижения общего уровня АД (в среднем на 3 мм рт.ст.). Такая тенденция вероятнее всего связано не с реально более низким уровнем АД, а с элиминацией из этой возрастной популяции лиц с артериальной гипертонией и сопутствующими ей заболеваниями. Это, прежде всего, ишемическая болезнь сердца и ее осложнения (инфаркт миокарда, внезапная смерть и другие), нарушения мозгового и периферического кровообращения, сахарный диабет и другие заболевания.

Рис. 4.37. Онтогенетическая динамика изменений уровня систолического (с), диастолического (д) и среднего (ср) артериального давления (АД) в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека [представлено (авт. ред.) по сводным данным Власова, Окуновой (1992)].



Такой выразительный прирост АД на первых этапах становления прямохождения является, безусловно, эквивалентом напряженной и успешной реализации, прежде всего, базовой адаптации сердечно-сосудистой системы и организма в целом к земной гравитации. А, кроме того, отражает и дальнейшую направленность такой возрастной адаптации, которая по режиму регуляции АД после выдающегося прироста на начальных этапах в дальнейшем проявляется в перманентном постепенном повышении АД, вплоть до старческого возраста. В

этом возрасте наступают уже дизадаптивные процессы, которые в определенной мере могут также лежать в основе отмеченного выше снижения общего уровня АД.

Представление об отражении в возрастной динамике по АД напряженности адаптации организма к земной гравитации в процессе формирования прямохождения хорошо согласуется и с имеющимися данными по продолжительности жизни и динамике смертности больных с пороками сердца [Власов, 1985]. На рис. 4.38 хорошо видно, что больные с врожденными пороками сердца (ВПС) быстро элиминируются из популяции живущих, тогда как пик больных с приобретенным пороком сердца (ППС) отмечается примерно к 40 годам. Учитывая значение гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения для человека в условиях прямохождения, понятно, что именно адаптация сердечно-сосудистой системы к этому фактору становится критическим испытанием для сердца. Поэтому, независимо от пола, выраженная динамика уменьшения числа живущих с ВПС отражает затруднение или невозможность ростовой адаптации к условиям прямохождения. Точно также как нисходящее крыло кривой числа живущих больных с ППС можно рассматривать как проявление ограничения адаптивных возможностей, прежде всего, в условиях прямохождения, которые и в этом случае являются критическими и для этой категории больных.

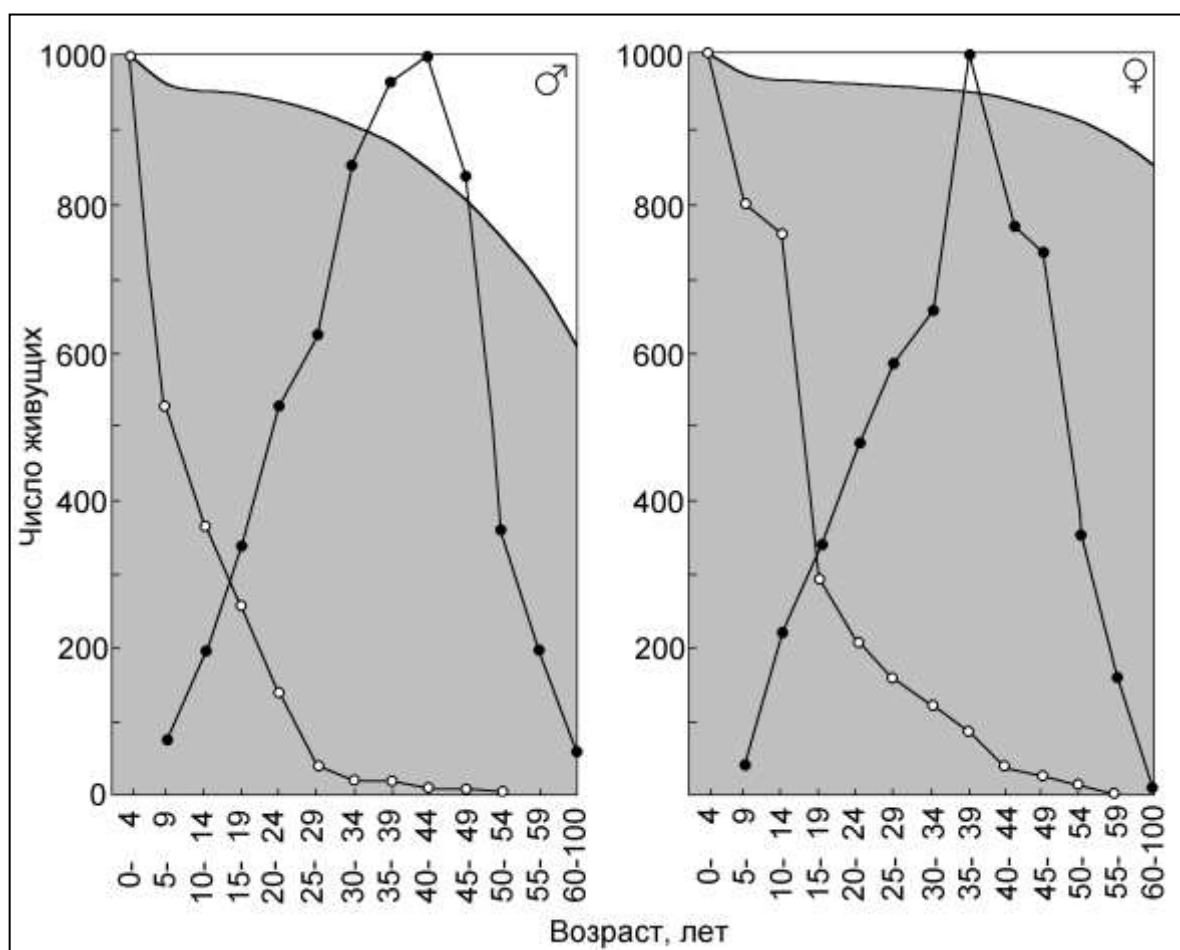
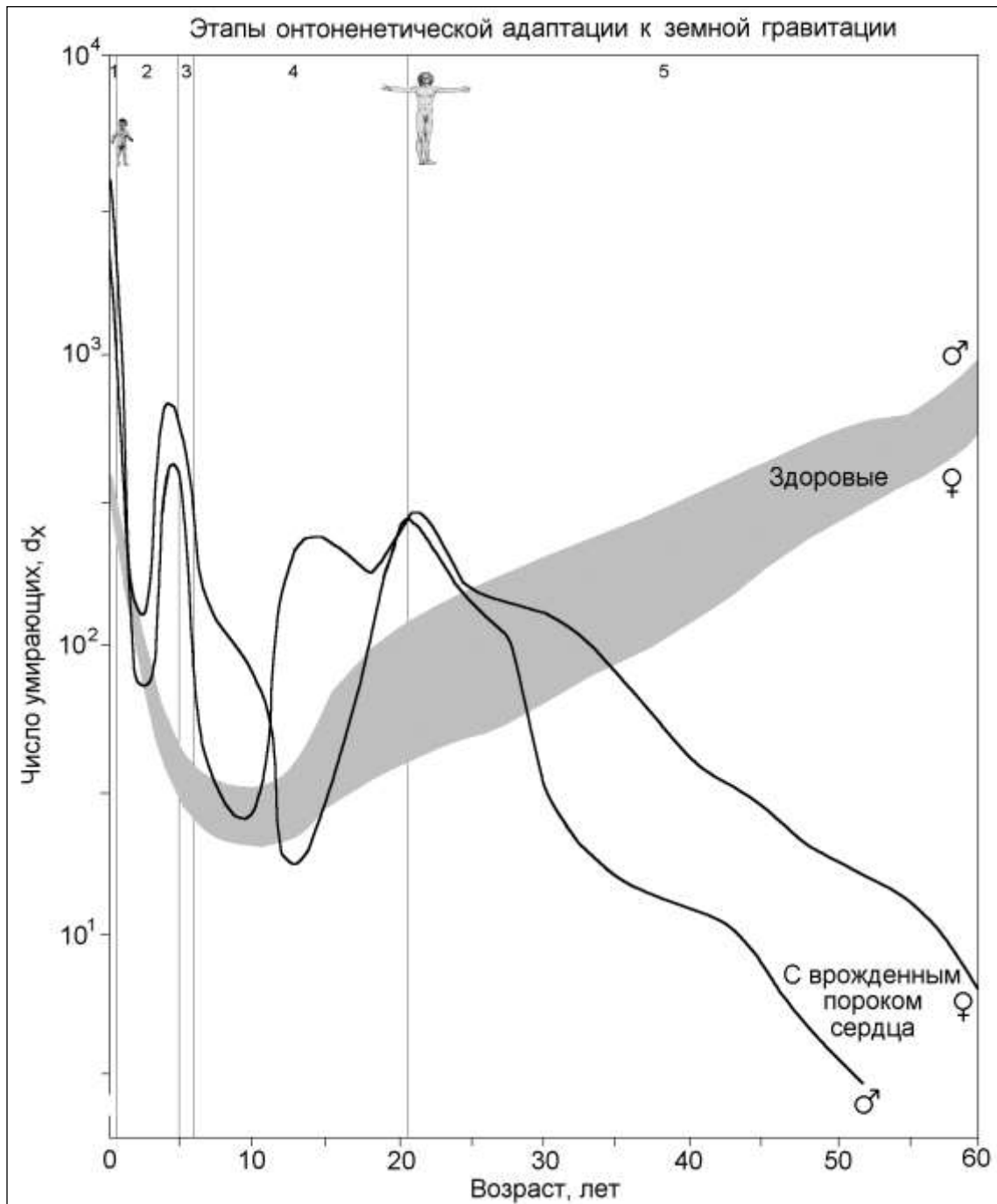


Рис. 4.38. Сравнительная динамика числа живущих в популяции (на 1000) здоровых (верхний контур затемненного профиля), больных с врожденным пороком сердца (кружки с белым просветом) и больных с приобретенным пороком сердца. Мужчины – слева, женщины – справа [Власов, 1985].

Представление об отражении в возрастной динамике по АД напряженности адаптации организма к земной гравитации в процессе формирования прямохождения хорошо согласуется и с имеющимися данными по продолжительности жизни и динамике смертности больных с пороками сердца [Власов, 1985]. На рис. 4.38 хорошо видно, что больные с врожденными пороками сердца (ВПС) быстро элиминируются из популяции живущих, тогда как пик больных с приобретенным пороком сердца (ППС) отмечается примерно к 40 годам. Учитывая значение гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения для человека в условиях прямохождения, понятно, что именно адаптация сердечно-сосудистой системы к этому фактору становится критическим испытанием для сердца. Поэтому, независимо от пола, выраженная динамика уменьшения числа живущих с ВПС отражает затруднение или невозможность ростовой адаптации к условиям прямохождения. Точно также как нисходящее крыло кривой числа живущих больных с ППС можно рассматривать как проявление ограничения адаптивных возможностей, прежде всего, в условиях прямохождения, которые и в этом случае являются критическими и для этой категории больных.

При экстраполяции динамики умирающих здоровых лиц и больных с врожденными пороками сердца (ВПС) на этапы онтогенетической адаптации к земной гравитации (см. рис. 3.7) хорошо видно, что смертность больных с ВПС на протяжении первых четырех и начала 5-го этапов значительно выше, чем по общей популяции (рис. 4.39). Причем, пики смертности приходятся на основные этапы ростовой адаптации в процессе формирования прямохождения. Так, первый пик приходится на период новорожденности и свидетельствует об общей несовместимости с жизнью сложных и тяжелых пороков сердца. Оставшиеся в популяции дети, проявившие тем самым достаточную общую жизнеспособность, вступают на следующие этапы физического развития. Важнейший из них – это формирование прямохождения и базовая адаптация организма к земной гравитации. Эта адаптация становится критическим испытанием для организма с ВПС, и эта критичность проявляется в выраженном пике смертности к 5 годам. При этом следует учитывать, что дети с ВПС отстают в своем физическом развитии, в том числе и в реализации позно-локомоторных форм адаптации в процессе становления прямохождения. Поэтому отмеченный пик смертности фактически отражает и невозможность адаптации к гидростатическому (гравитационному) фактору дефектного сердца и кровообращения, а вместе с тем и жизненно успешной реализации общей адаптации больного ребенка с ВПС.

Рис. 4.39 Экстраполяция динамики умирающих d_x в популяции здоровых мужчин и женщин (соответственно верхний и нижний край затемненного профиля) и в популяции больных с врожденным пороком сердца (ВПС) по этапам онтогенетической адаптации к земной гравитации. Приведено (авт. ред.) по Власову (1982).



Часть же выживших больных с ВСП переходит к следующему этапу ростовой адаптации в условиях прямохождения. Усиливающаяся гравитационная нагрузка на организм и на кровообращение в периоде ускоренного роста и полового созревания вновь становится критичной для детей с ВПС. Отражением этого является третий пик повышения смертности по популяции больных детей. При этом у девочек соответственно более раннему вхождению в период полового созревания и более сложной форме гормонального обеспечения циклического состояния организма, включая менструальные кровотечения, повышение смертности по времени наступает раньше и поддерживается на этом уровне дольше, чем у мальчиков. И только наиболее жизнеспособные особи из этой популяции переходят на следующий этап рассматриваемой мною модели онтогенетической адаптации к земной гравитации. Однако и тогда ограниченность их жизненного ресурса отражается значительно

меньшей, по сравнению с общей популяцией, продолжительностью жизни - для мужчин около 50-54 лет, женщин около – 55-59 лет (см. рис. 4.39).

Рассмотренные данные в полной мере демонстрируют, с одной стороны, нагрузочный характер антигравитационного напряжения организма в процессе ростового формирования прямохождения, а, с другой стороны, свидетельствуют о необходимости структурной и функциональной полноценности сердца и кровообращения для реализации базовой онтогенетической адаптации к планетной гравитации человека как прямоходящего существа. И динамика роста сердца в соответствии с этапами этой адаптации четко показывает, сколь энергичным является процесс становления такой структурной полноценности (рис. 4.40).

Самая высокая скорость прироста массы сердца отмечается к моменту перехода ребенка к самостоятельному стоянию (1-й этап), высокой эта скорость остается и на протяжении 2 и 3 этапов. После завершения формирования прямохождения (3 этап) нарастание массы сердца несколько снижается, однако в пубертатном периоде оно вновь повышается.

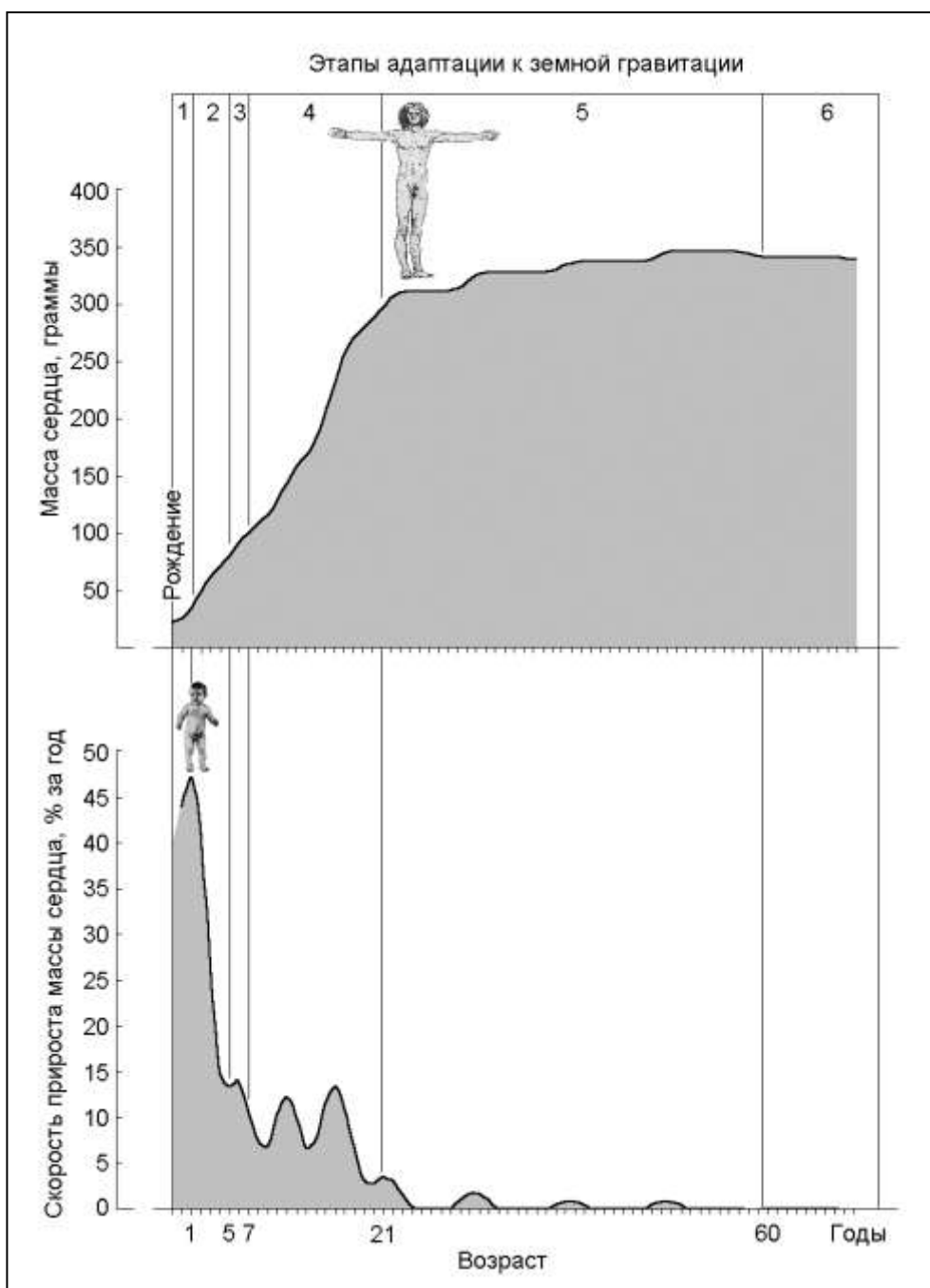


Рис. 4.40 Рост сердца в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе онтогенетического становления прямохождения у человека.

Приводится (авт. ред.) по сводным данным [Нагорный с соавт., 1963; Моисеев (ред.), 1977; Власов, Окунева, 1992].

Очень четко отмеченный фазовый характер прослеживается по возрастной динамике скорости изменения удельной массы сердца (рис. 3.43), проявляя этапные особенности соотношений между становлением прямохождения и структурным развитием собственно сердца. В целом динамика нарастания массы сердца отражает адаптационный запрос организма к системе кровообращения, который четко адресован, прежде всего, к определенным возрастным датам становления прямохождения. Значительно менее выражено такой запрос реализуется на 5-м этапе рассматриваемой онтогенетической модели, отражая, в отличие от ростового процесса на начальных этапах, проявления функциональной гипертрофии сердца.

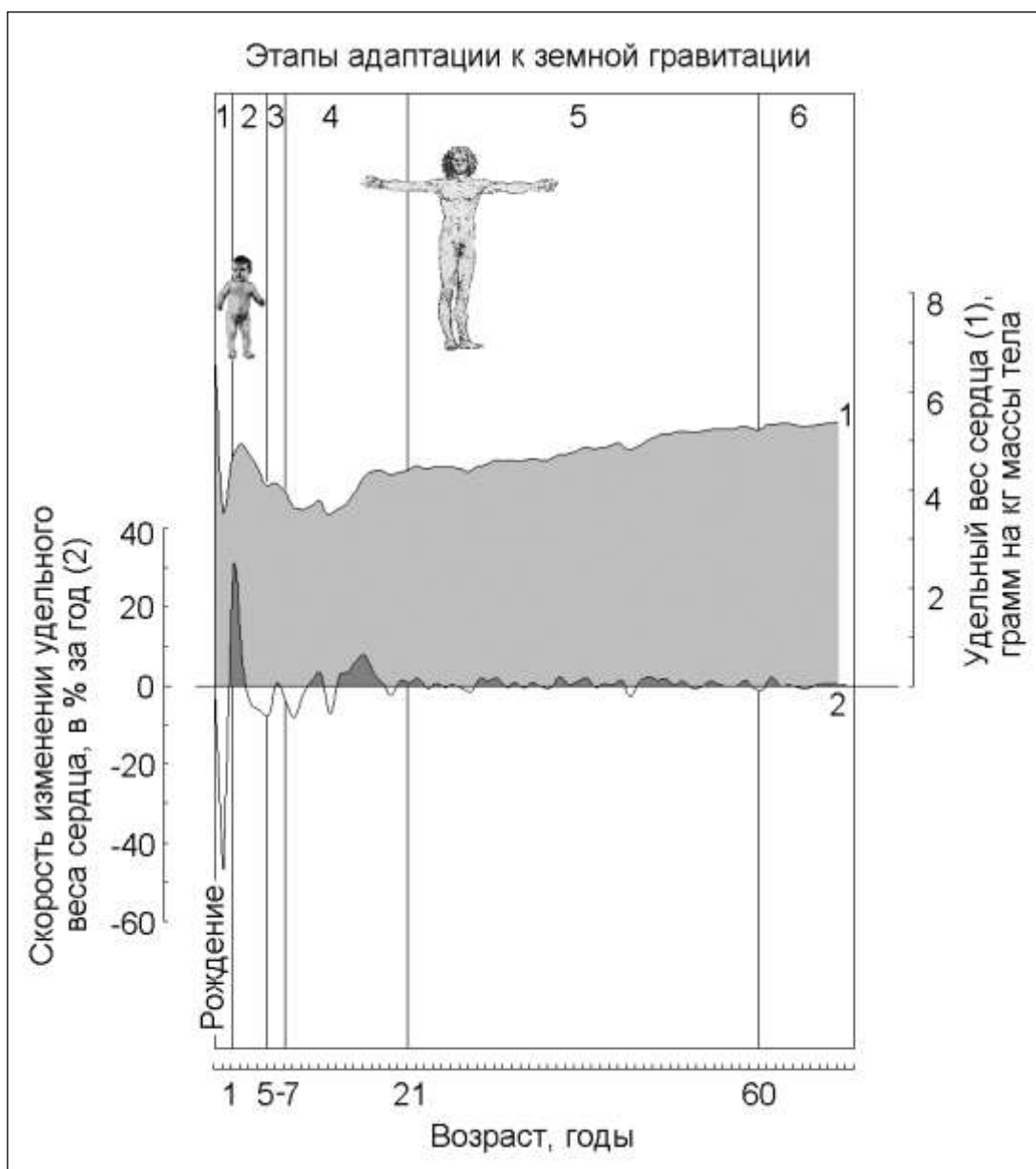


Рис. 4.41 Динамика изменений удельного веса сердца в соответствии с онтогенетическими этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека (авт. ред.).

Соответственно структурному становлению сердца формируются и его функциональные возможности. Так, увеличение массы сердца (рис. 4.41, вверху - 1) сопровождается и увеличением минутного объема сердца (рис. 4.41, вверху). Причем, наибольшей скоростью его прироста является на 1,2 и 3 этапах становления прямохождения (рис. 4.42, внизу - 1), после чего, в отличие от изменений массы сердца, скорость нарастание МОК уменьшается и мало изменяется в пубертатном периоде и в дальнейшем. Отставание увеличения МОК по сравнению с массой тела и, особенно, массой сердца отражается в четком уменьшении соответствующих удельных показателей – МОК на кг массы тела (2) и МОК на грамм массы сердца (3). И по этим показателям наиболее выраженные изменения как по их общему уровню (рис. 4.42, вверху), так и по скорости изменений (рис. 4.42, внизу) отмечаются на основных этапах становления прямохождения.

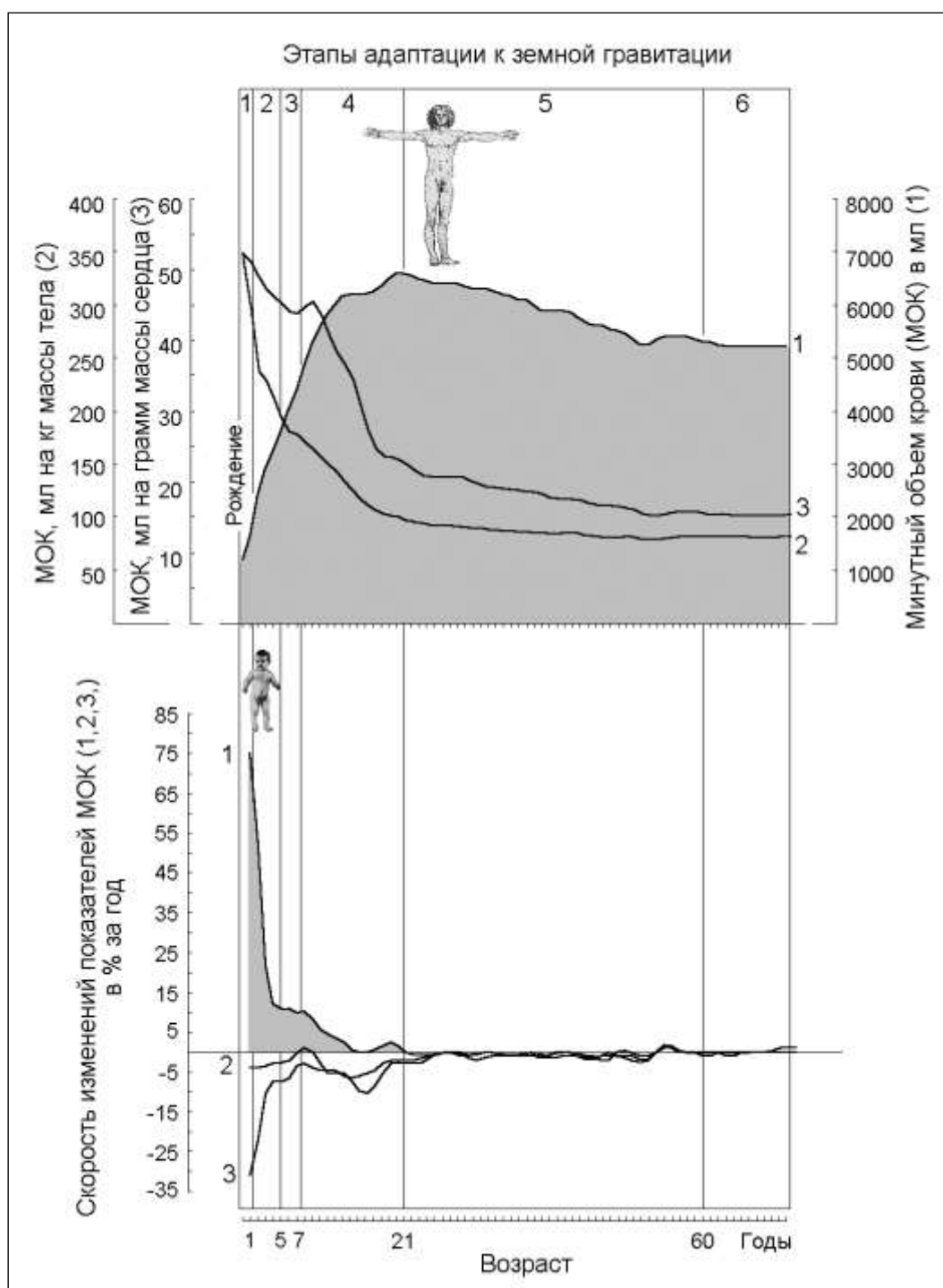


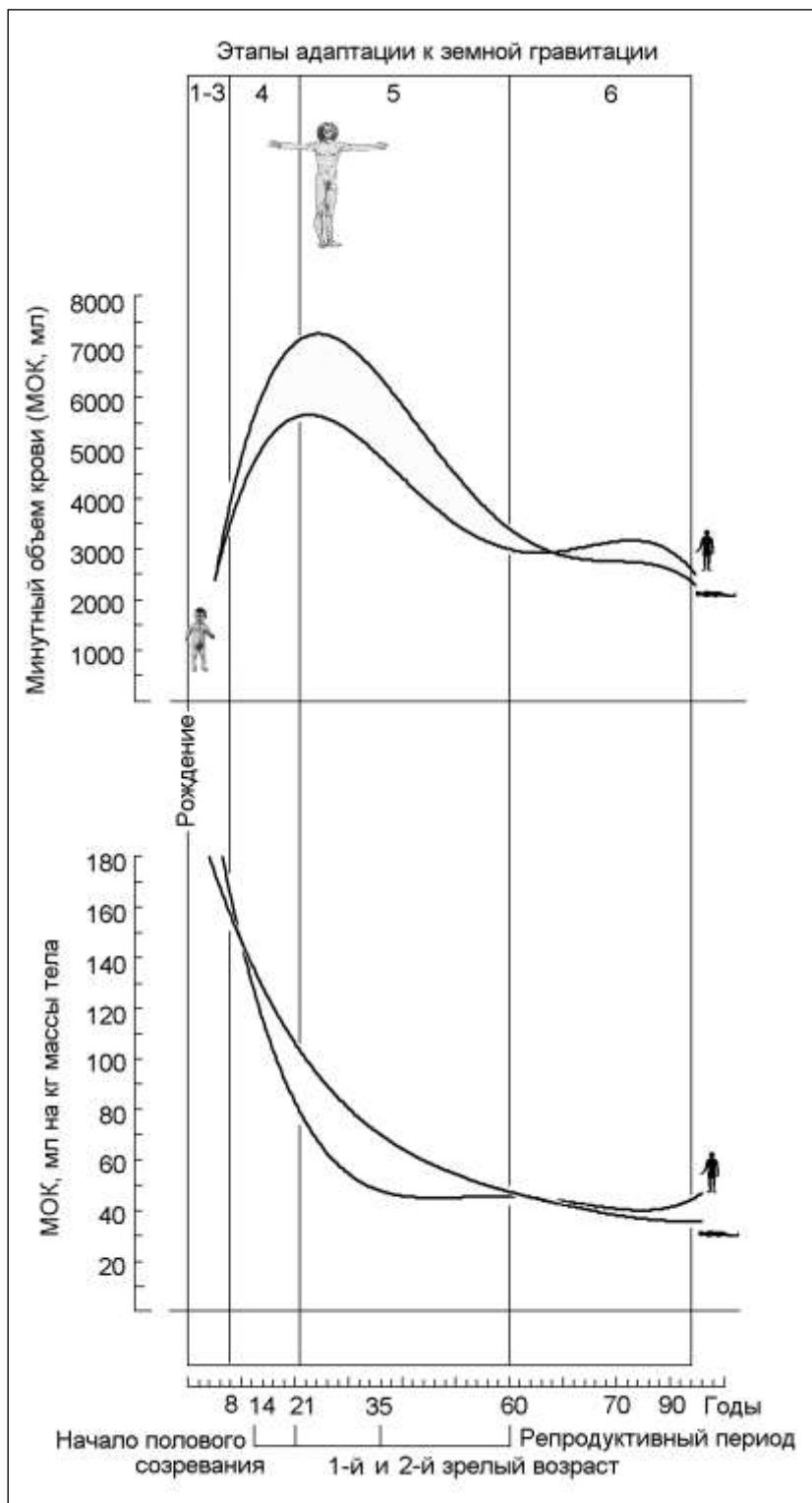
Рис. 4.42 Онтогенетическая динамика изменений показателей минутного объема крови (МОК) в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

Приводится (авт. ред.) по данным МОК [Власов, 1985; Власов, Окунева, 1992], совмещенных с периодизацией по «антропогенетической модели» (см. рис. 4.4) и дополненных расчетными данными по МОК (2,3) и по скорости изменений показателей МОК (1,2,3).

Следует отметить, что даже не большинство, а практически все данные в литературе, включая и использованные для проведенной выше характеристики возрастной динамики МОК, получены при традиционном измерении сердечного выброса в положении лежа. И даже при таком ограничении наиболее выразительные возрастные МОК совмещаются с основными этапами формирования прямохождения и соответствующими проявлениями адаптации ССС по гравитационному фактору кровообращения (по первой составляющей «антропогенетической модели»). Учитывая, что для человека наиболее актуальными условиями жизнедеятельности является те или иные формы прямохождения, с позиций антропофизиологического подхода представляется необходимой характеристика возрастной динамика состояния ССС, в том числе и по сердечному выбросу, и по условиям вертикального положения тела (по второй составляющей «антропогенетической модели»).

В соответствии с антропофизиологическим подходом проведен общий (суммарно мужчины и женщины) анализ возрастной динамики сердечного выброса при определении МОК по положению стоя и лежа. На рисунке 4.43 представлены собственные данные [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2017] по возрастной динамике прямой величины МОК (вверху) и индексированной (внизу) по массе тела - систолического индекса (СИ). Полиномиально сглаженные (нормированные) графики, построены на основании медианных (Me) значений МОК и СИ по возрастным группам: до 8 лет (n=55), 9-14 лет (n=99), 15-21 лет (n=358), 22-35 лет (n=496), 36-55 лет у женщин и 36-60 лет у мужчин (n=1021), до 70 лет (n=413), 71-80 (n=196), 81-90 (n=42) и старше 90 лет (n=5).

Рис. 4.43. Антропофизиологическая характеристика возрастной динамики минутного объема крови (МОК и СИ) по общей выборке (мужчины и женщины суммарно) стоя и лежа (обозначено фигурками).



При сопоставлении динамики абсолютных значений МОК (в мл) по собственным данным в положении лежа (рис. 4.43) и по данным литературы [Власов, 1985; Власов, Окунева, 1992], которые тоже получены в положении лежа (см. на рис. 4.42), отмечается практическое совпадение максимального увеличения сердечного выброса к моменту завершения роста (к 21 году). Принципиально схожей была и вся последующая динамика прогрессирующего снижения величин МОК. Особенно четко возрастное снижение сердечного выброса в положении лежа определяется по систолическому индексу (СИ, мл/кг).

Заметно более крутое снижение уровня МОК по нашим данным связано с тем обстоятельством, что имеющиеся данные [Власов, 1985; Власов, Окунева, 1992], которые использованы в настоящей работе, были получены на выборках практически здоровых людей. Нами же использовалась наблюдательная клинически нерафинированная выборка, в которой были и хронические заболевания в стадии ремиссии. И вполне закономерно, что с момента накопления таких лиц по старшим возрастным выборкам более выражено проявлялась соответствующая депрессия насосной функции сердца. Тогда как возрастные выборки предефинитивной стадии постнатального онтогенеза и по нашим, и по имеющимся данным [Власов, 1985; Власов, Окунева, 1992] были более однородными и менее нозологически отягощенными по своему составу.

Что касается величин МОК в положении стоя, то для анализа использованы собственные оригинальные данные. В первом приближении характер динамики кривой уровня МОК и СИ в положении стоя соответствует таковому в положении лежа. Однако при сопоставлении кривых проявляются принципиальные различия по возрастной динамике сердечного выброса стоя и лежа. Это видно по просвету между кривыми на разных этапах возрастной динамики и по перекресту кривых в пострепродуктивном возрасте (старше 60 лет), что свидетельствует об особой информативной значимости антропофизиологического соотношения по МОК (стоя/лежа) в характеристике динамической организации кровообращения (рис. 4.43).

Еще выразительнее антропофизиологическое соотношение по МОК подчеркивалось при анализе возрастной динамики «гидростатического индекса» сердечного выброса (рис. 4.44). Последний рассчитывался по отношению МОК к высоте гидростатического столба, которая условно принималась для положения лежа в 10 см, а стоя – 70% от длины роста.

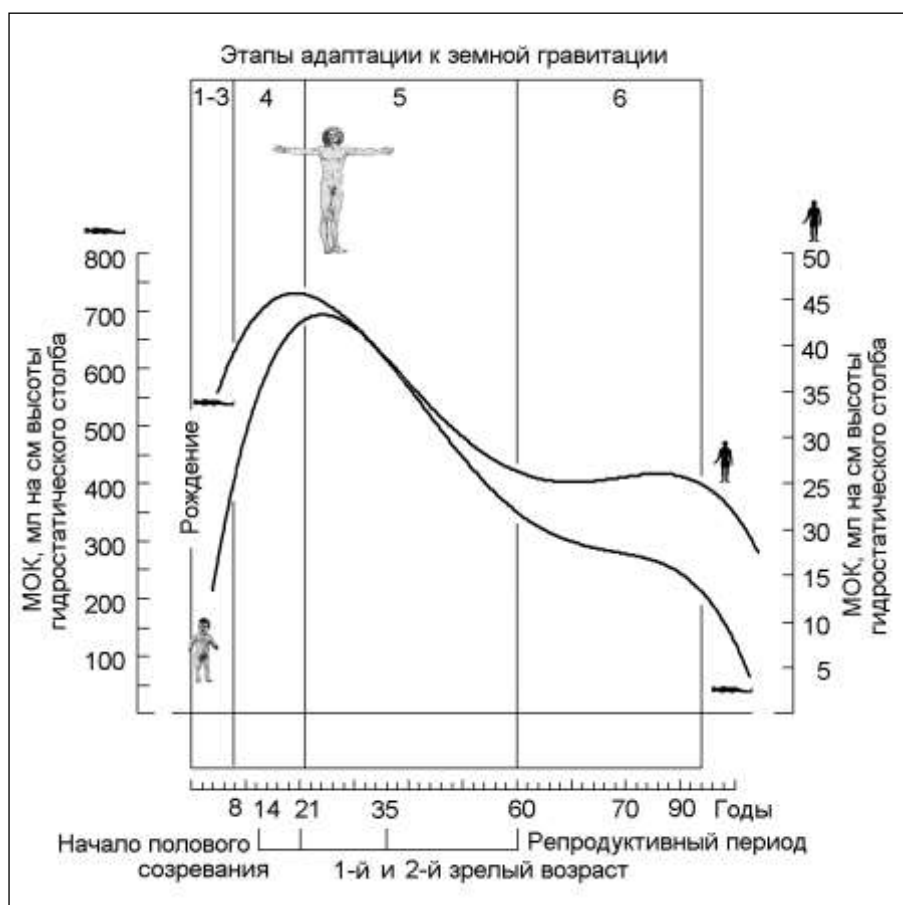


Рис. 4.44. Онтогенетическая динамика изменений «гидростатического индекса» сердечного выброса (МОК / 70% роста) у человека в положении стоя и лежа (МОК / 10 см) в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения. Положение тела обозначено фигурками.

При этом еще более четко определяется не просто изменение соотношения кривых возрастной динамики по «гидростатическому индексу» МОК лежа и стоя, а смена их на противоположные. Если в периоде роста вплоть до его окончания и вступления в период зрелости отмечается четкое превалирование индексированной величины МОК по положению лежа, то на протяжении 1 репродуктивного возраста это соотношение изменяется на противоположное. Причем, перманентно усиливаясь на протяжении 2 репродуктивного (36-60 лет) и пострепродуктивного (старше 60 лет) возраста.

Особое внимание к рассмотрению характеристик МОК связано не только с пониманием центрального значения сердечного выброса в перфузионных механизмах кровообращения, а с использованием антропофизиологического соотношения МОК (СТОЯ/ЛЕЖА) в идентификации типологической структуры динамической организации кровообращения (см. Очерк 3, рис. 3.5). Типологическая структура динамической организации ССС представлена тремя типами – гипокINETическим состоянием (I тип) с уменьшением МОК стоя по сравнению с лежа (меньше 94%), эукинетический или II тип (МОК стоя 94-106%) и гиперкинетическое состояние (III тип) при котором МОК стоя больше 106%. При этом следует иметь в виду, что тип определяет и направленность гемодинамической реактивности по сердечному выбросу на самые разнообразные воздействия, включая и медикаментозные [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013аб].

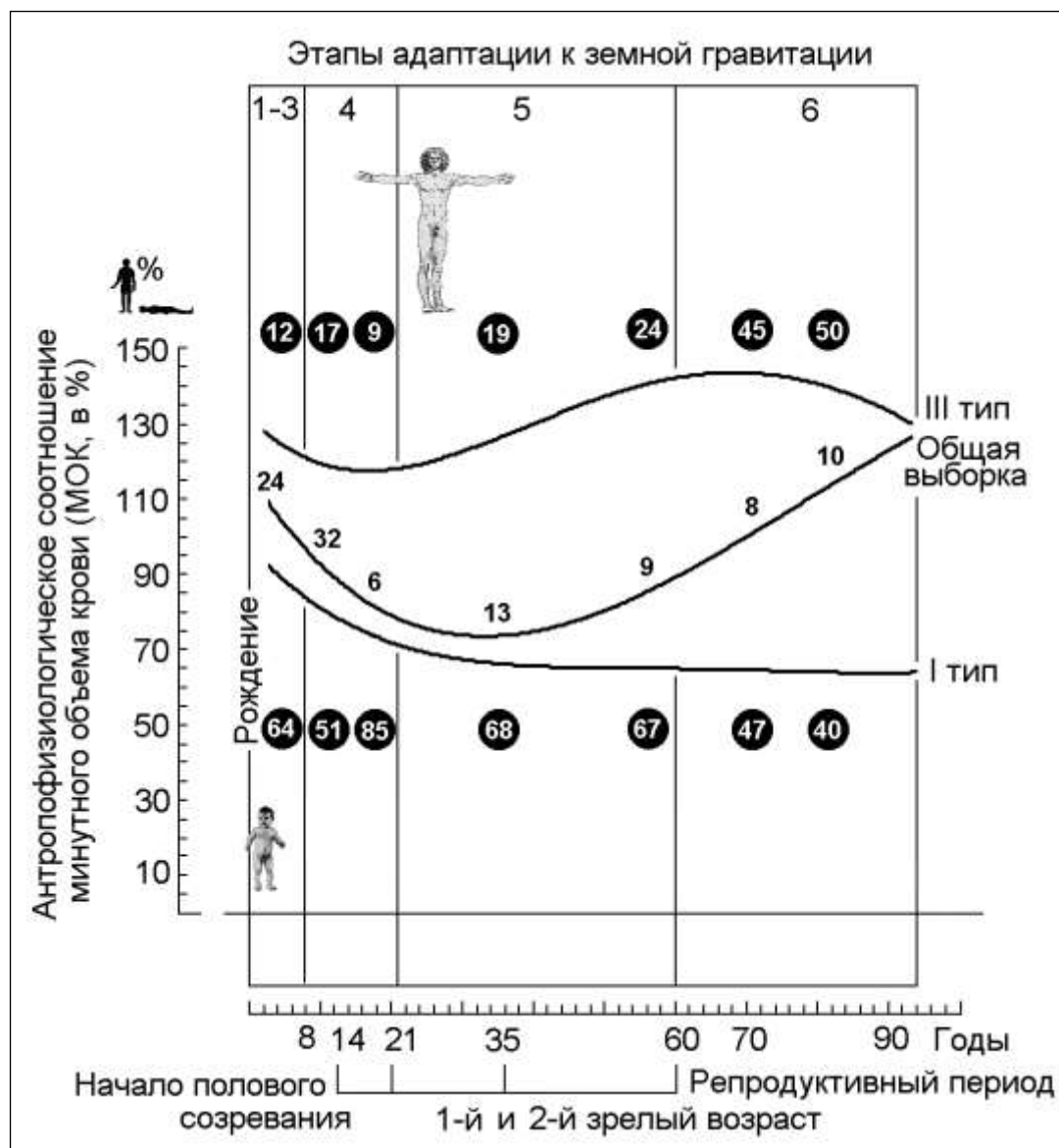


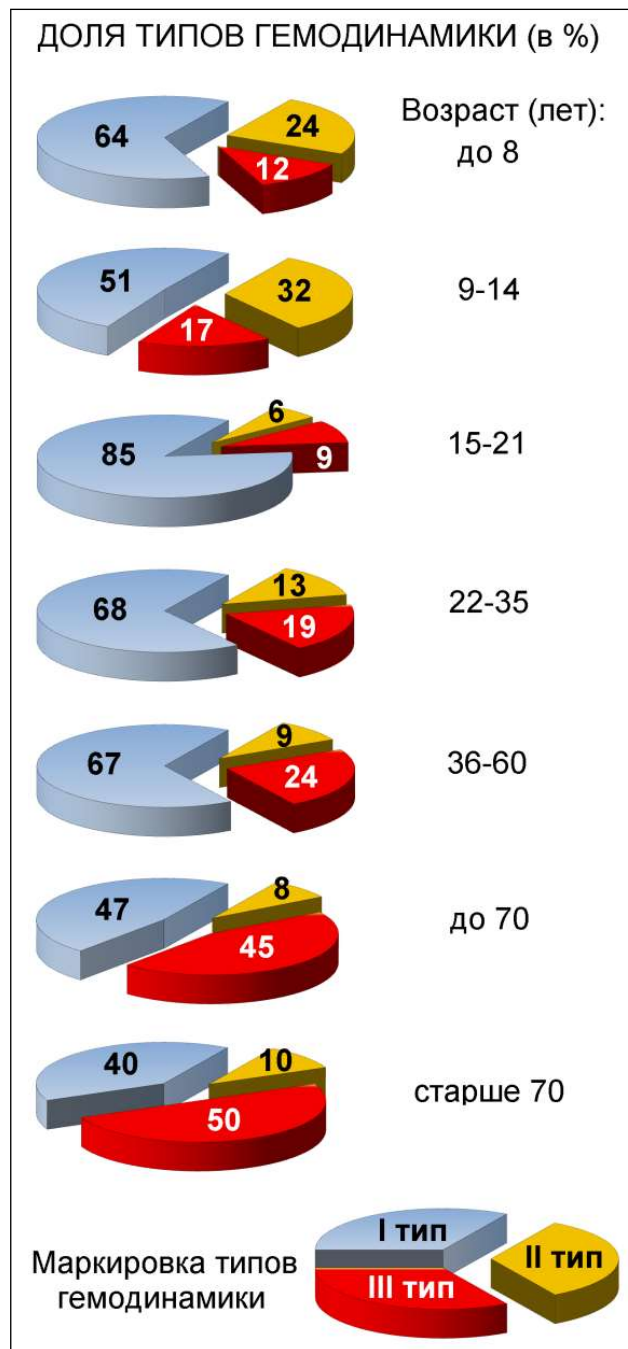
Рис. 4.45 Линии тренда возрастной динамики уровня антропофизиологического (типологического) соотношения по минутному объему крови (МОК в положении стоя в % относительно величины в положении лежа) у человека по общей выборке (средняя линия тренда) и крайних типах кровообращения (I и III) в соответствии с «антропогенетической моделью» возрастной динамики.

Цифровыми рядами, параллельными линиям тренда, представлены величины доли (в %) соответствующего типа по анализированным возрастным выборкам. Доля II типа по анализируемым выборкам дается вдоль линии тренда по общей выборке.

По представленным данным четко видно сколь принципиально различной по антропофизиологическому соотношению является динамика сердечного выброса как на разных возрастных этапах, так особенно при разных типах. В соответствии с выделенными онтогенетическими этапами организменной адаптации к гравитационному фактору (антропогенетической модели) у человека отмечается четкое нарастание представительства III типа гемодинамики или гиперкинетического состояния в ортостатике с параллельным уменьшением I типа или гипокинетического состояния в ортостатике (рис. 4.45). Такая динамика уровня типологического соотношения (МОК стоя/лежа, %) четко отражается онтогенетической направленностью линий тренда как по I и III типу, так особенно по общей выборке. Обращает на себя внимание выраженная нестабильность типологической структуры гемодинамики у детей до 8 лет и до начала полового созревания, что проявлялось в заметно более значимой доле промежуточного II-го или эукинетического типа гемодинамики, соответственно 24% и 32%, по сравнению с последующими возрастными периодами.

Приведенные на рисунке 4.46 данные демонстрируют четко выраженную возрастную динамику типологической структуры состояния кровообращения. Последняя у детей до 8 лет представлена преимущественно (64%, $P < 0.05$) I типом или гипокинетическим состоянием. В препубертатном возрасте (9-14 лет) увеличивается доля переходного II типа и нивелируется типологическая преимущественность по выборке какого-либо типа. Устойчиво стабильной типологической организацией кровообращения становится в периодах завершения роста (15–21 лет) и физической зрелости (22–35 и 36–60 лет). На этом этапе возрастной динамики доля состояний по I типу достигает, соответственно 85%, 68% и 67%, являясь достоверно ($P < 0.05$) специфической характеристикой соответствующих возрастных выборок. Постдефинитивный (пострепродуктивный) этап возрастной динамики характеризуется уменьшением доли I типа до 47% и 40% с параллельным нарастанием представительства III типа до 45-50%, как проявление неоптимальности типологической структуры кровообращения [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2014].

Рис. 4.46. Онтогенетическая модель возрастной динамики типологической структуры кровообращения у мужчин и женщин по антропофизиологическому соотношению МОК «СТОЯ/ЛЕЖА».



Приведенные данные по возрастной динамике сердечного выброса обосновывают идентификацию типа динамической организации кровообращения у человека по антропологическому соотношению МОК СТОЯ/ЛЕЖА. Гиперкинетическое состояние в ортостатике (III тип), с одной стороны, является проявлением адаптации к гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения для обеспечения циркуляторного состояния ССС в наиболее постоянных и актуальных для жизнедеятельности человека условиях прямохождения. Очевидной направленностью такой адаптации является централизация кровообращения в положении стоя и формирование гиперкинетического состояния насосной функции сердца. При этом возрастной направленностью типологической перестройки динамической организации циркуляторного состояния ССС является перманентное уменьшение гипокинетического и нарастание

гиперкинетического состояния, особенно с 1 репродуктивного возраста (22-35 лет). С другой стороны, III тип отражает напряженное состояние ССС в режиме антигравитационного обеспечения, которое не только ограничивает функциональный резерв по сердечному выбросу в положении стоя [Puchalska, Belkania, 2006; Диленян, Белкания, Багрий и др., 2014; Диленян, Белкания, Мартусевич, 2019], но с которым четко ассоциируется и нарастание как проблемных циркуляторных состояний, так и формирующихся на этой основе нозологических состояний [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2016; Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Багрий и др., 2016].

Выраженная динамичность в проявлениях адаптации сердечно-сосудистой системы в процессе ростового формирования прямохождения неизбежно сопровождается и определенной нестабильностью состояния этой - одной из важнейших систем обеспечения организма. Основой такой нестабильности для сердечно-сосудистой системы является не только общий процесс роста, а, прежде всего, нарастающее антигравитационное напряжение как в режиме адекватного обеспечения позно-локомоторной активности в условиях прямохождения, так и, собственно, компенсации нарастающего влияния гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения. Вполне выразительным проявлением такой нестабильности является и рассмотренная выше динамика смертности больных с врожденными пороками сердца. Не менее выразительно это выглядит и по другим клиническим проявлениям адаптации сердечно-сосудистой системы в онтогенетическом процессе формирования прямохождения, если их рассматривать в неразрывной возрастной последовательности на всем протяжении постнатального онтогенеза.

Выше на примере возрастной динамики по артериальному давлению было показано, что, в отличие от традиционного акцента на значимое повышение АД у взрослых, именно в первые годы жизни ребенка на этапах наиболее активной адаптации в процессе становления прямохождения, отмечается и наиболее выдающийся прирост АД. Соответственно выраженной динамичности ростовых процессов в этом возрастном периоде, которая сопровождается и наибольшей нестабильностью в состоянии сердечно-сосудистой системы, обнаруживается и очень выразительная возрастная динамика по проявлению артериальной гипертензии и гипотонии. На основе имеющихся в литературе данных были составлены сводные выборки по первичной заболеваемости артериальной гипертонией [Гончаров, 1971; Александров, Антонова. Надеждина, 1980; Глазунов, Александров, 1971; Видимски, Вишек, Андел и др., 1986; Рывкин, Маслова, Игнатова. Тяпина, 1969; Засухина, Федорова, 1969; Калюжная Р.А., 1980; Коренев, 1997; Давыдова, 1997] и гипотонией [Молчанов, 1962, 1969; Засухина, Федорова, 1969]. Полученные сводные выборки возрастной динамики заболеваемости рассмотрены в соответствии с онтогенетической моделью адаптации к земной гравитации.

Прежде всего следует отметить, что наиболее раннее проявление нестабильности сердечно-сосудистой системы по режиму АД выявляются уже после формирования основных локомоторных форм прямохождения (5-7 лет) на этапе закреплении способности к устойчивому и длительному удержанию вертикальной позы как по случаям с пониженным (рис. 4.47), так и с повышенным (рис. 4.48) артериальным давлением. При этом хорошо видно, что по общему уровню частоты возрастные проявления артериальной гипотонии опережают гипертензивные состояния. Особенно выразительно это определяется по скорости нарастания частоты случаев с гипотоническими состояниями, что, в принципе, соответствует возрастной динамике перманентного повышения АД.

В дальнейшем, на протяжении пубертатного периода частота артериальной гипотонии снижается и нарастает частота гипертензивных состояний. Таковую последовательность особенно выразительно отражает возрастное расхождение пиков по скорости изменения частоты этих состояний. К концу периода роста частота проявлений обоих состояний уменьшается. При этом, если по артериальной гипотонии она продолжает прогрессивно снижаться и на протяжении взрослого состояния (рис. 4.47), то по артериальной гипертензии после 40 лет отмечается клинически хорошо известное четкое нарастание частоты

артериальной гипертонии с максимальным уровнем в начале пострепродуктивного периода (рис. 4.48).

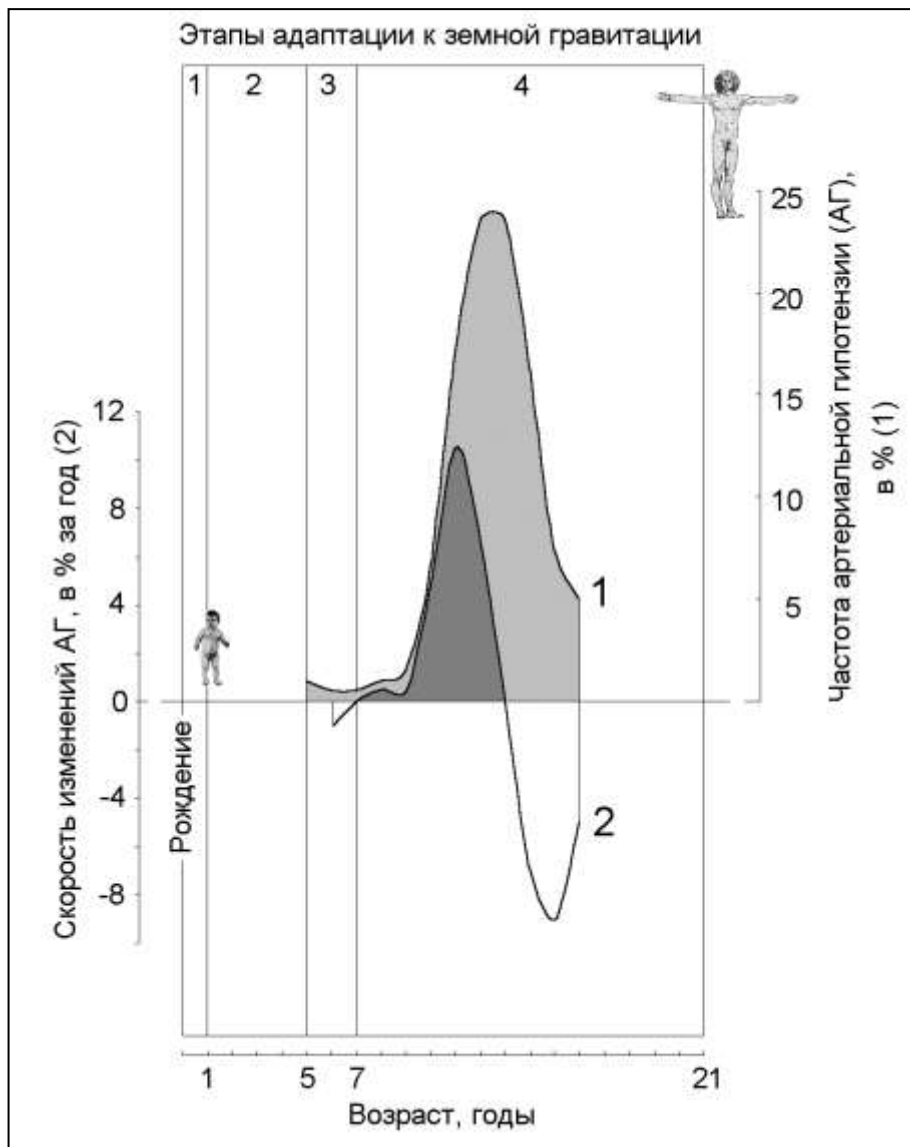
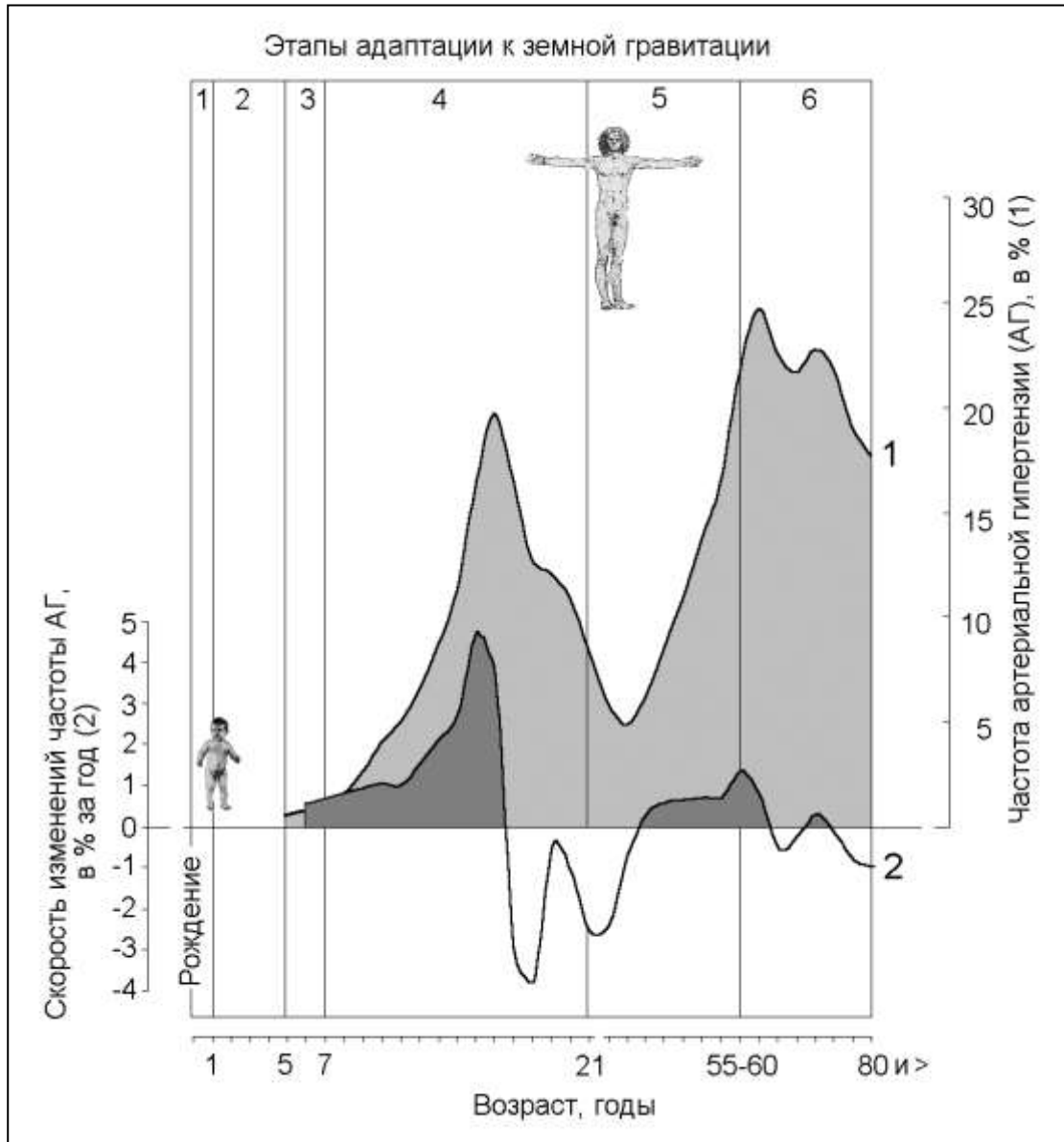


Рис. 4.47 Динамика проявляемости вторичной артериальной гипотонии у детей и подростков при основных заболеваниях, при которых наблюдалась артериальная гипотония [по данным Засухиной, Федоровой, 1969; представлено (авт. ред.) по данным таблицы 30 (с.145)].

Рис. 4.48. Динамика проявляемости артериальной гипертонии по онтогенетическим этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека [по сводным данным (авт. ред.): Засухина, Федорова, 1969; Рывкин, Маслова, Игнатова, Тяпина. 1969; Гончаров, 1971; Шхвацабая, Метелица, Андерс, Бетиг, 1977; Шхвацабая и Дж.Х.Лара 1980; Видимски, Вишек, Андел и др. 1986].



По возрастной динамике проявления гипертензивных состояний обращают на себя внимания вполне соизмеримые два пика — один, приходящийся примерно на середину пубертатного периода, а второй — со второй половины репродуктивного возраста. Такая сопоставимость невозможна, если возрастная динамика, как это чаще всего и делается, рассматривается по выборке, ограниченной по возрасту. Так, например, как по данным вероятности заболевания первичной артериальной гипертензией (ПАГ) у детей в зависимости от пола и возраста [Мазо, Надеждина, 1985]. По данным авторов проявление первичной артериальной гипертензии (ПАГ) изредка возможно уже с 6-8 лет ($P=0.04$), а наибольшая вероятность заболевания в пубертатный возраст (13-15 лет), особенно для мальчиков — 74% (для девочек — 57%). Примечательно, что в препубертатном возрасте (9-12 лет) артериальная гипертензия чаще возникает у девочек, чем у мальчиков.

Примечательно, что выявляемый по этим данным пик вероятности заболевания ПАГ (рис. 4.49) по времени совпадает и с отмеченным мною пиком по сводной выборке данных (см. рис. 4.48), а также с другими данными по проявлению гипертонического состояния у подростков в этом возрасте [Коренев, 1997]. Тем не менее, рассмотренная выборка ограничена по возрасту «сверху», тогда как при большинстве эпидемиологических

исследований, например, по артериальной гипертонии выборки, как правило, ограничены по возрасту «снизу».

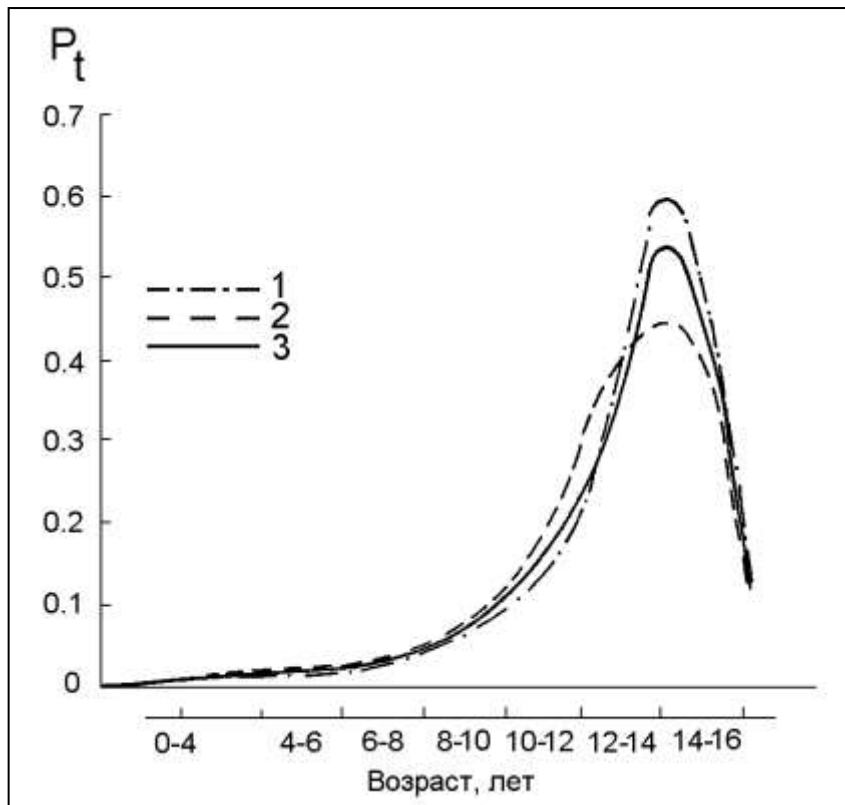


Рис. 4.49 Вероятность заболевания первичной артериальной гипертонией у детей в зависимости от возраста и пола: 1- мальчики, 2 – девочки, 3 – суммарный показатель [по Мазо, Надеждиной, 1985].

Представляется, что при таком разделении возрастного пространства по признаку «детских» и «взрослых» проявлений артериальной гипертензии теряется восприятие по сути единого онтогенетического процесса становления режима регуляции сердечно-сосудистой системы. Препятствует именно такому восприятию и разделение рассмотрения этого процесса по ростовым и клиническим проявлениям. Первые принимаются как бы сферой интересов и предметом исследования (прерогативой, объектом внимания, исследования, интересов) биологии развития и антропологии, а вторые – медицины. Возможно, с практической стороны это и оправдано, но совершенно определенно препятствует раскрытию биологической основы возрастной динамики всего диапазона изменений по режиму АД, включая гипотензивные и гипертензивные состояния. Думается, что и целого ряда других состояний и заболеваний сердечно-сосудистой системы.

Даже раздельное рассмотрение проявляемости артериальной гипотонии и гипертонии свидетельствует о значимой частоте этих состояний в периоде роста детей, а суммарно эта частота оказывается вполне соизмеримой с представленностью этих состояний и у взрослых. Определенная последовательность в проявляемости и высокая частота артериальной гипотонии и гипертонии на начальных этапах онтогенетической адаптации в процессе ростового формирования прямохождения следует расценивать как проявление нестабильности функционирования сердечно-сосудистой системы по режиму АД. При последующем в процессе полового созревания закреплении сформировавшейся адаптации к гравитационному фактору кровообращения наступает стабилизация состояния и снижение частоты проявления обоих состояний, особенно артериальной гипертензии. Однако в зрелом возрасте в процессе дальнейшей дестабилизации сердечно-сосудистой системы (возрастное накопление антигравитационного напряжения, нарушение суточного режима с увеличением

экспозиции нагрузки в вертикальном положении тела) снова и перманентно нарастает заболеваемость артериальной гипертонией. На этом этапе, по-видимому, реален вклад и вторичной гипертензии.

С позиций традиционных представлений достаточно неожиданной может показаться возрастная динамика сосудистой проявляемости атеросклеротического процесса у человека при сопоставлении ее с рассматриваемой онтогенетической моделью. По имеющимся патологоанатомическим данным [Аничков, Волкова, 1957], атеросклеротические изменения (липоидоз) в восходящей аорте появляются уже на 1-2 году жизни в виде липидных пятен, примерно со второй половины первого десятилетия они распространяются на всем протяжении аорты, к 20 годам область распространения липидных пятен в сосудах становится еще более широкой. Обращает внимание, что отмеченные возрастные даты появления (1-2 года) и распространения (после 5 лет) атеросклеротических изменений определенным образом совмещаются с важнейшими датами в становлении прямохождения. Именно на этих же этапах онтогенетической адаптации отмечается выраженное нарастание гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения и, как было показано выше, наиболее выраженная системная структурно-функциональная перестройка в сердечно-сосудистой системе, включая и такие ключевые клинические проявления как артериальная гипотония и гипертония.

По существу возрастная динамика атеросклеротических изменений может рассматриваться как своеобразное пластическое обеспечение сосудистой стенки в условиях нарастающего внутрисосудистого давления (гидростатического и перфузионного). Во всяком случае, столь раннее их проявление, наряду с происходящей в это время направленной структурной и функциональной перестройкой в сердечно-сосудистой системе, в определенной мере свидетельствует об адаптивном характере этих изменений.

Проведенное на основе сводных данных [Аничков, Волкова, 1957; Вихерт, Жданов, Матова, 1969] сопоставление возрастной проявляемости атеросклероза аорты и венечных сосудов с рассматриваемой онтогенетической моделью ростовой адаптации к прямохождению показывает, что общая площадь всеми видами атеросклеротического поражения перманентно нарастает на протяжении всей жизни как по брюшной аорте (рис. 4.50, вверху - 1), так и по левой коронарной артерии (рис. 4.51, вверху - 1). Однако наиболее активно этот процесс по скорости нарастания площади поражения (на рисунках - 2) реализуется на протяжении первых двух десятилетий, которые фактически составляют период роста и являются наиболее активными в отношении структурно-функциональной перестройки сердечно-сосудистой системы в процессе формирования и закрепления прямохождения (1-4 этапы).

В дальнейшем на протяжении 5 и 6 этапов рассматриваемой онтогенетической модели площадь атеросклеротического поражения сосудов хотя и продолжает расширяться, но со значительно меньшей, по сравнению с первыми десятилетиями, скоростью изменений. Однако клиническая значимость этих изменений неуклонно возрастает. Это проявляется в увеличении площади осложненных поражений (стенозы, тромбозы, кровоизлияния, изъязвления) как по брюшной аорте (рис 4.50) так и по левой коронарной артерии (рис. 4.51). Мне представляется, что понятный клинический акцент именно на осложненные формы атеросклероза в значительной мере ограничивает целостное рассмотрение онтогенеза этого процесса с общебиологических позиций. В периоде роста организма и в условиях относительно меньших напряжений сосудистой стенки, по-видимому, в большей мере реализуется пластическая составляющая липидного обмена. По завершению программы роста, подключение липидного звена к пластической компенсации текущих и накопленных с возрастом избыточных нагрузок (перфузионное и гидростатическое давление) на сосудистую стенку носит уже суррогатный характер, что и отражается в реализации фиброзных и осложненных форм атеросклероза. Во всяком случае, рассмотренные выше фазовые особенности возрастной динамики этого процесса позволяют в первом приближении высказать и такое предположение.

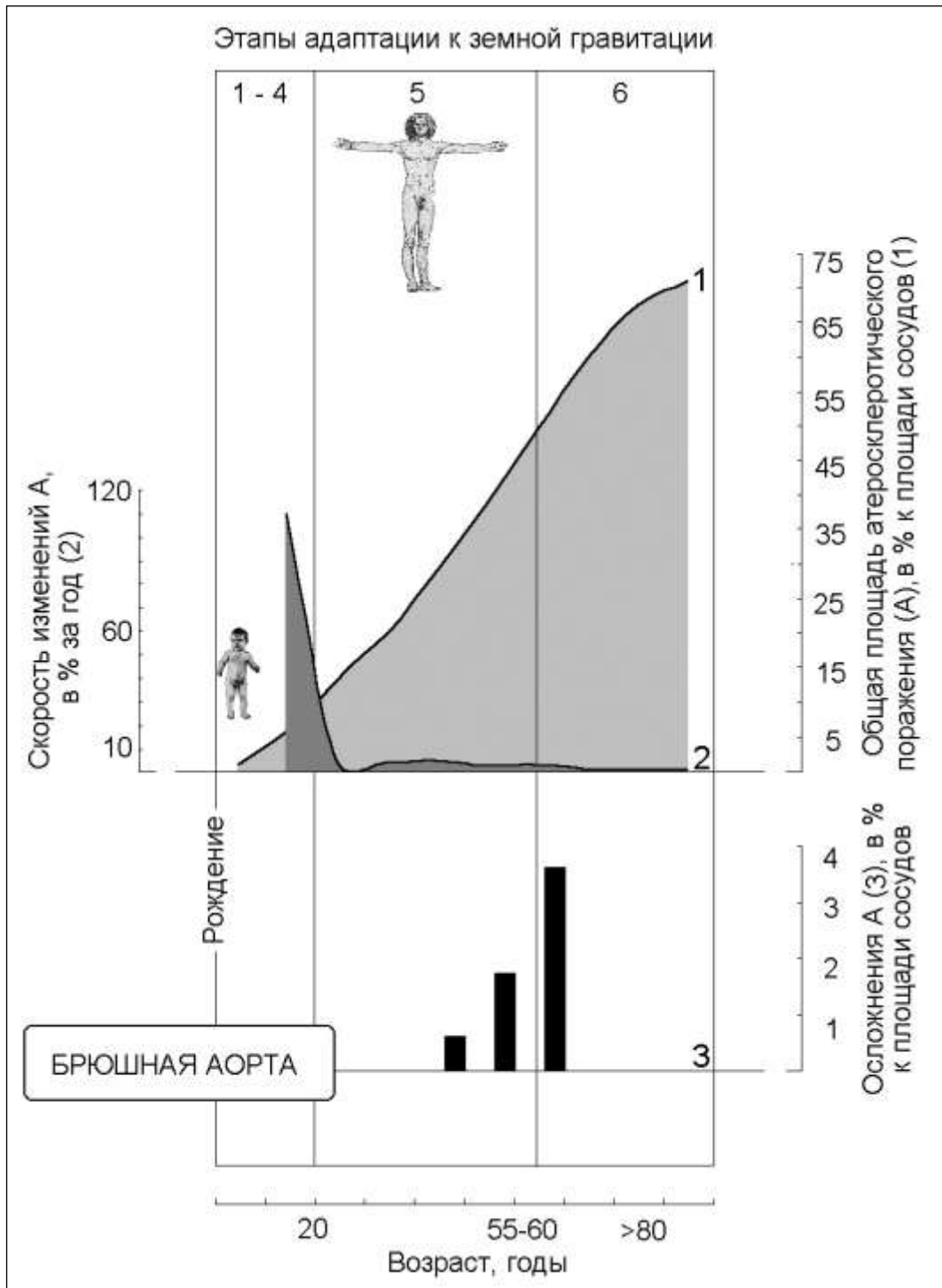


Рис. 4.50. Онтогенетическая динамика общей площади атеросклеротических поражений брюшной аорты (1, 2) и их осложнений (3) в процессе адаптации к земной гравитации при формировании прямохождения у человека.

Приводится (авт. ред.) по сводным данным [Аничков, Волкова 1957; Вихерт, Жданов, Матова, 1969].

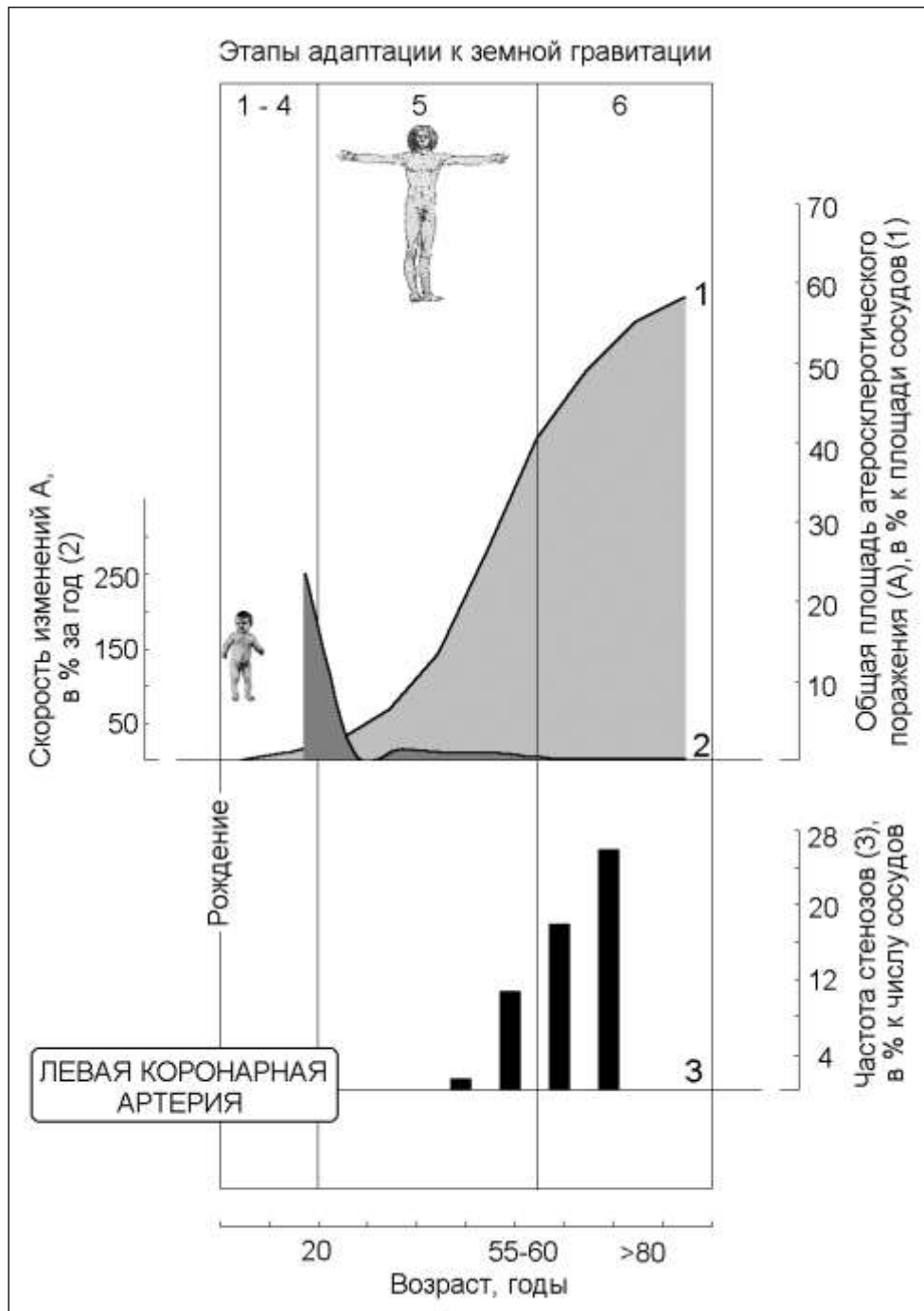


Рис. 4.51. Онтогенетическая динамика общей площади атеросклеротических поражений левой коронарной артерии (1, 2) и их осложнений в виде стеноза и др. (3) в процессе адаптации к земной гравитации при формировании прямохождения у человека. Приводится (авт. ред.) по сводным данным [Аничков, Волкова, 1957; Вихерт, Жданов, Матова, 1969].

Адаптация к жизни в условиях земной атмосферы происходит практически моментально с первым криком ребенка и переключением на легочный тип дыхания. Дальнейшее же развитие легких происходит параллельно становлению сердечно-сосудистой системы в составе единого структурно-функционального комплекса кислородного обеспечения

организма. И это реализуется в соответствии с прогрессивно нарастающей энергетической потребностью организма в обеспечении адаптации уже к другому физическому фактору внешней среды – земной гравитации. Именно эта базовая адаптация обеспечивает жизнь человека в характерных для него поздних условиях прямохождения. Отсюда очень выразительные ростовые изменения структурных и функциональных характеристик легочной вентиляции.

Прежде всего, следует отметить почти 10-кратное увеличение массы легких на протяжении всего ростового периода (рис. 4.52). Причем, скорость прироста массы, во-первых, также как и по сердцу наиболее высокая на первых этапах (1 и 2) формирования прямохождения, а, во-вторых, примерно в 2 раза более высокая по сравнению с приростом массы сердца. В дальнейшем на протяжении 3 и 4 этапов рассматриваемой онтогенетической модели ростовой адаптации к земной гравитации отмечается более-менее равномерный рост легких, вплоть до общей остановки роста.

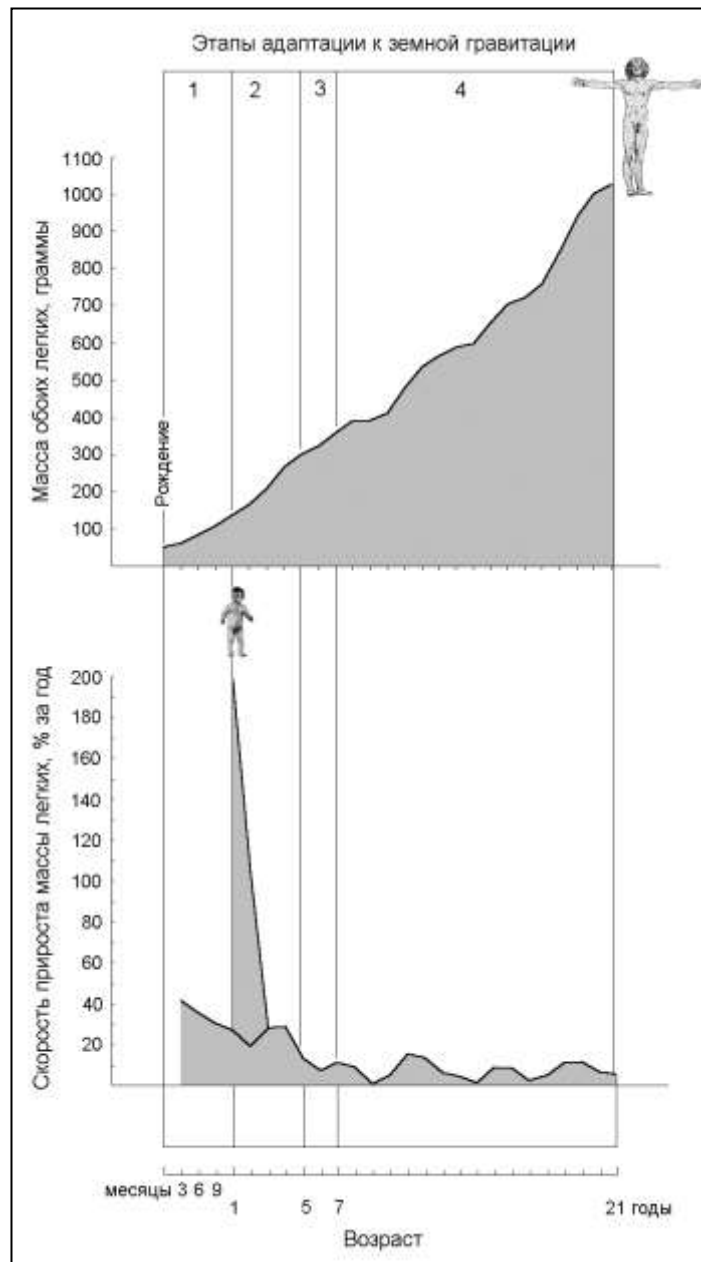


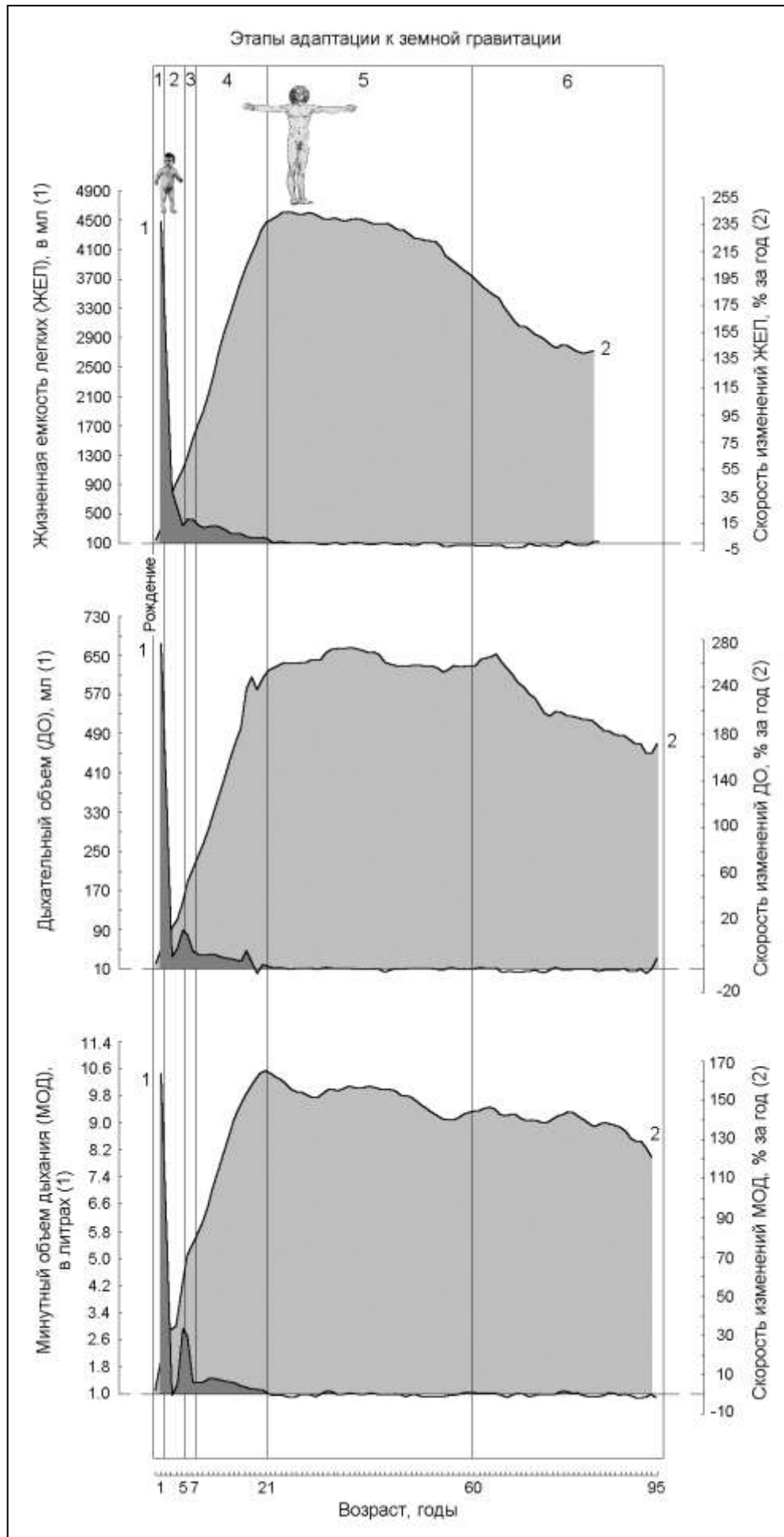
Рис. 4.52 Рост легких в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

Приводится (авт. ред.) по сводным данным [Моисеев (ред.), 1977].

Параллельно ростовому увеличению массы легких увеличивается жизненная емкость легких, дыхательный объем и минутный объем дыхания (рис. 4.53). При этом хорошо видно, что наиболее динамично по скорости изменений увеличение функциональных возможностей легочной вентиляции происходят на протяжении основных этапов становления прямохождения (первых пяти лет). Это, наряду с параллельным развитием сердца и циркулярных возможностей, обеспечивает прогрессивно нарастающее потребление кислорода (рис. 4.54). При этом, самый активный (по скорости изменений за год) прирост потребления кислорода соответствует и наиболее активным этапам ростового формирования прямохождения. На протяжении большей части репродуктивного и пострепродуктивного возраста отмечается прогрессивное снижение общего уровня потребления кислорода. С учетом того, что использованные данные [Власов, 1985; Власов, Окунева, 1992] относятся к характеристике состояния покоя (условия основного обмена), такую динамику можно расценить как отражение перехода к более экономичному обеспечению по потреблению кислорода энергообмена организма в зрелом возрасте, а в пожилом – как возрастное снижение энергозатрат.

Высокие энергетические потребности организма, особенно на начальных онтогенетических этапах адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения отражаются в резком увеличении минутного объема дыхания (см. рис. 4.53, внизу) и кислородной эффективности легочной вентиляции по показателю отношения минутного потребления O_2 к минутному дыхательному объему (рис. 4.54, внизу) сначала к моменту самостоятельного стояния ребенка (1-й этап), а затем к моменту формирования способности длительного поддержания вертикальной позы (2-3 этапы). Функциональное единство легочной вентиляции и кардиодинамики в кислородном обеспечении организма проявляется в аналогичной онтогенетической динамике кислородной эффективности вентиляционно-перфузионных отношений в целом (рис. 4.55), отражая особо напряженную динамику их изменений на 1-3 этапе ростовой адаптации к условиям прямохождения.

Рис. 4.53. Онтогенетическая динамика изменений показателей легочного дыхания в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека (авт. ред.).



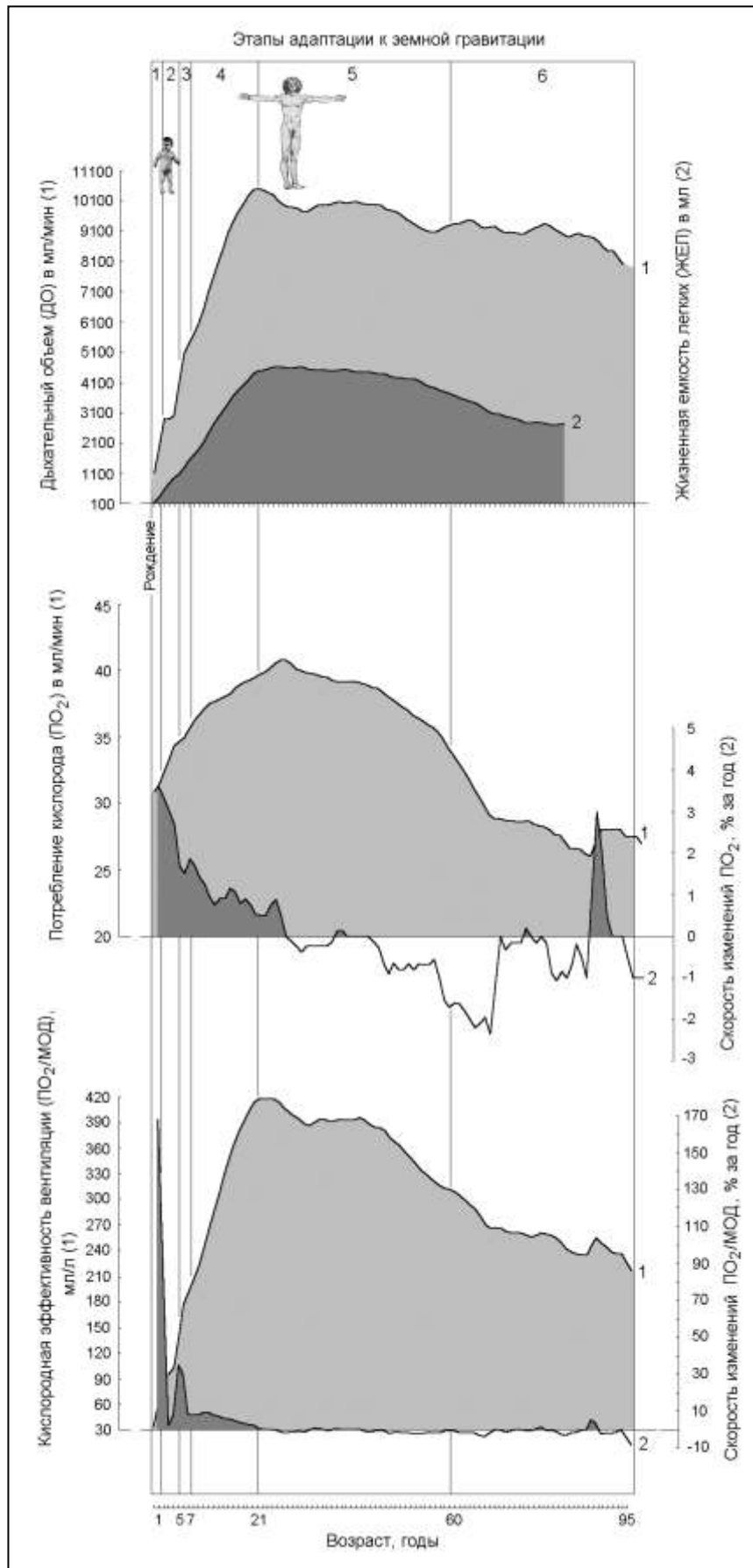


Рис. 4.54. Онтогенетическая динамика изменений показателей легочной вентиляции в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека (авт. ред.).

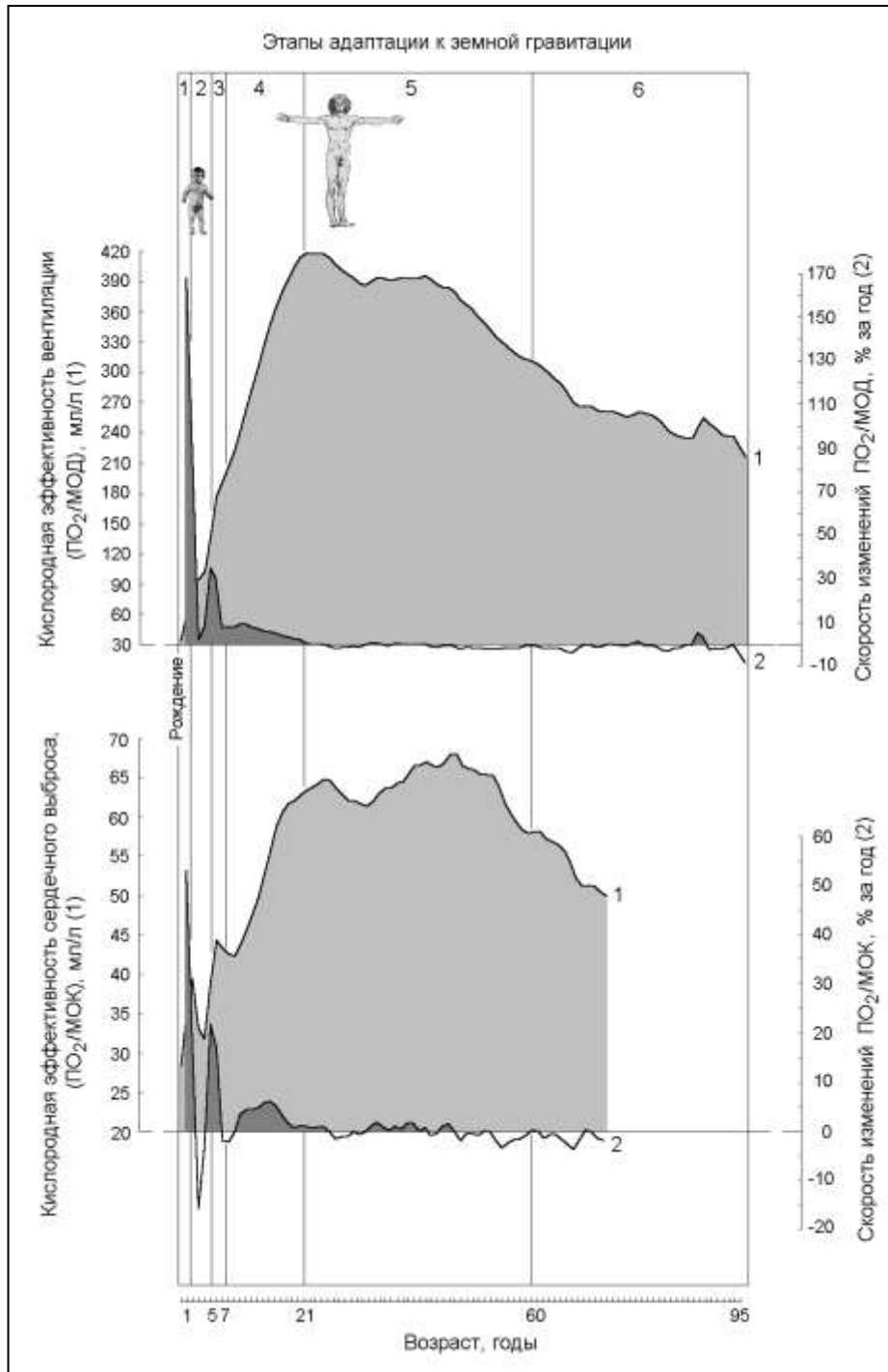


Рис. 4.55 Онтогенетическая динамика кислородной эффективности вентиляционно-перфузионного обеспечения адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения (авт. ред.)

Четким отражением нагрузочного характера адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения, особенно на начальных этапах, является ростовая динамика и по гемопозитическому масс-обеспечению транспорта кислорода. Отражением тому является выраженное увеличение массы гемоглобина, которое с наибольшей скоростью нарастает опять-таки на этих же этапах онтогенеза (рис. 4.56).

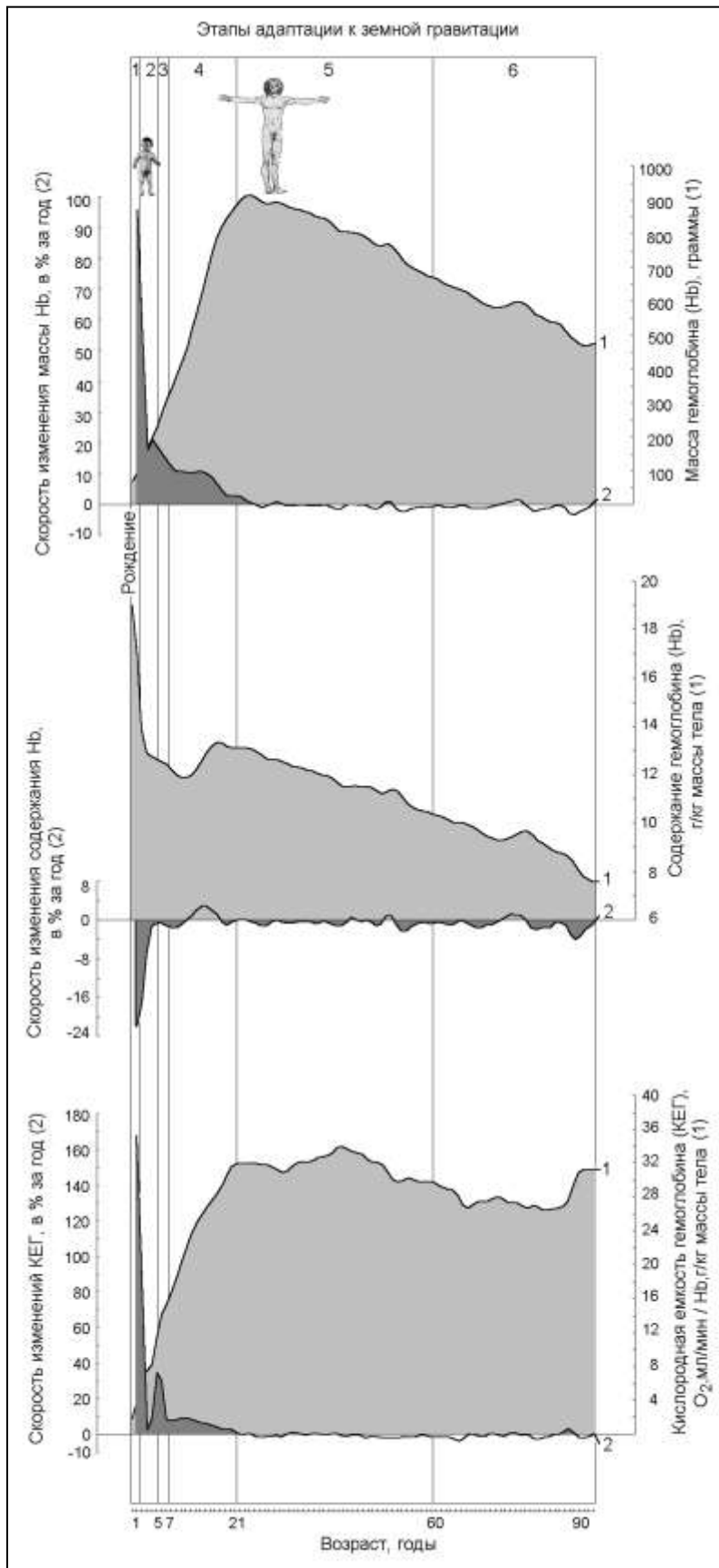


Рис. 4.56 Динамика содержания гемоглобина (Hb) и его кислородной емкости (КЕГ) по онтогенетическим этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека (авт. ред.).

Как не с повышенным запросом к комплексной системе транспорта кислорода можно связать заметно более высокий общий уровень удельного (на кг массы тела) содержания гемоглобина у человека по сравнению с коровой (рис. 4.57). К сожалению, отсутствие достаточно полных и систематизированных данных по большому перечню видов животных затрудняет однозначно связать эти различия с характером позной статики, но позволяет все же хотя бы обозначить возможность такой связи. В этой связи следует упомянуть цикл фундаментальных исследований [Коржуев, 1964–1976], в которых было показано, что увеличение энергетических потребностей при относительном возрастании влияния гравитационных сил на животные организмы в процессе эволюционного развития привели к направленным изменениям гемопоэтической функции костного мозга.

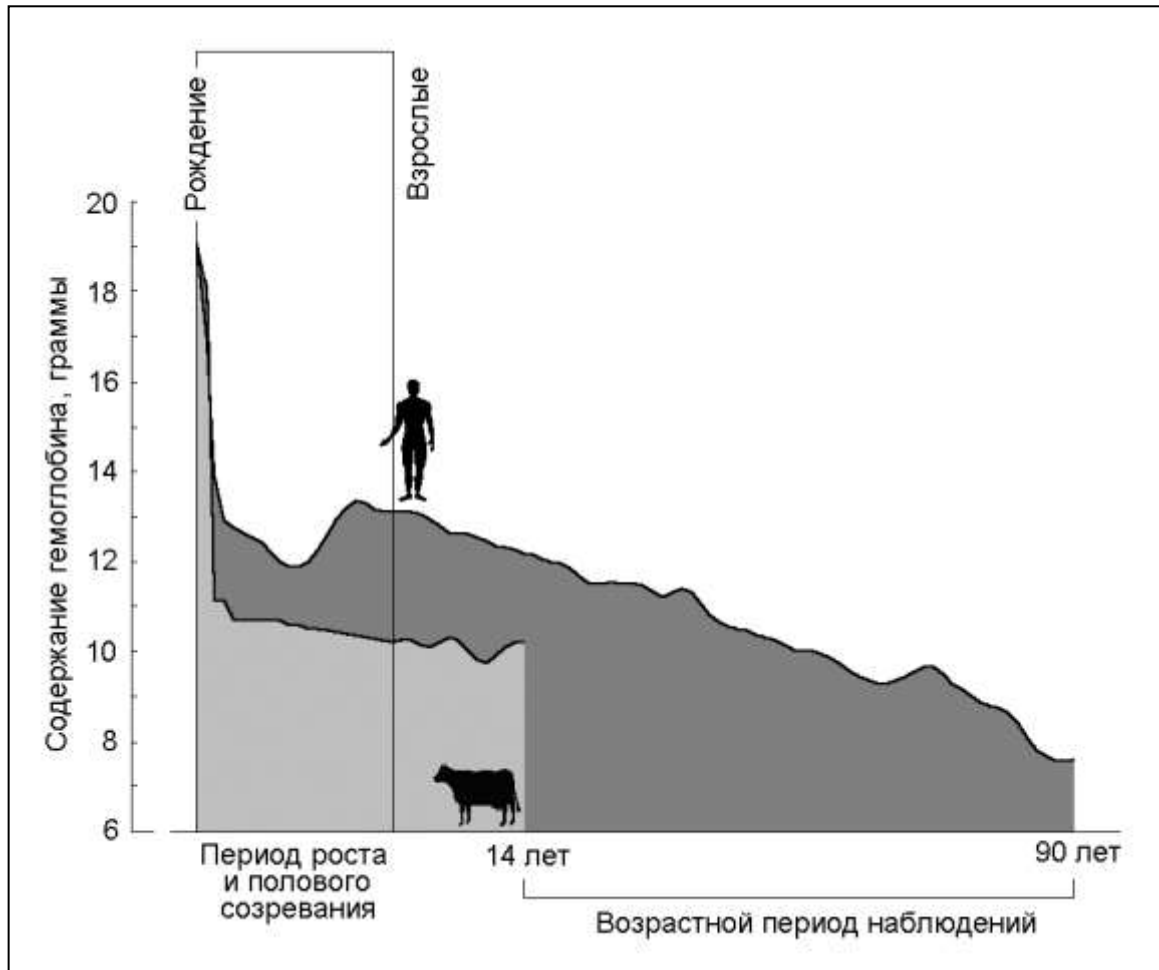


Рис. 4.57 Сравнительная динамика содержания гемоглобина у человека и крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе [приводится (авт. ред.) по сводным данным, приведенным Нагорным с соавт., 1963; Власовым, Окуновой, 1992].

С увеличением энергетических потребностей и в связи с относительным нарастанием гравитационной нагрузки в процессе ростовой адаптации к прямохождению можно связать возрастное увеличение массы костного мозга (рис. 4.58), которое наиболее динамично (по скорости изменений) происходит именно на первых этапах этой адаптации. Именно на этих этапах, помимо нарастания массы гемоглобина (рис. 4.56, сверху), выразительно увеличивается и его кислородная емкость (рис. 4.56, внизу - КЕГ). Причем, фазовый характер этих изменений очень схож с динамикой вентиляционно-перфузионных отношений (см. рис. 4.55).

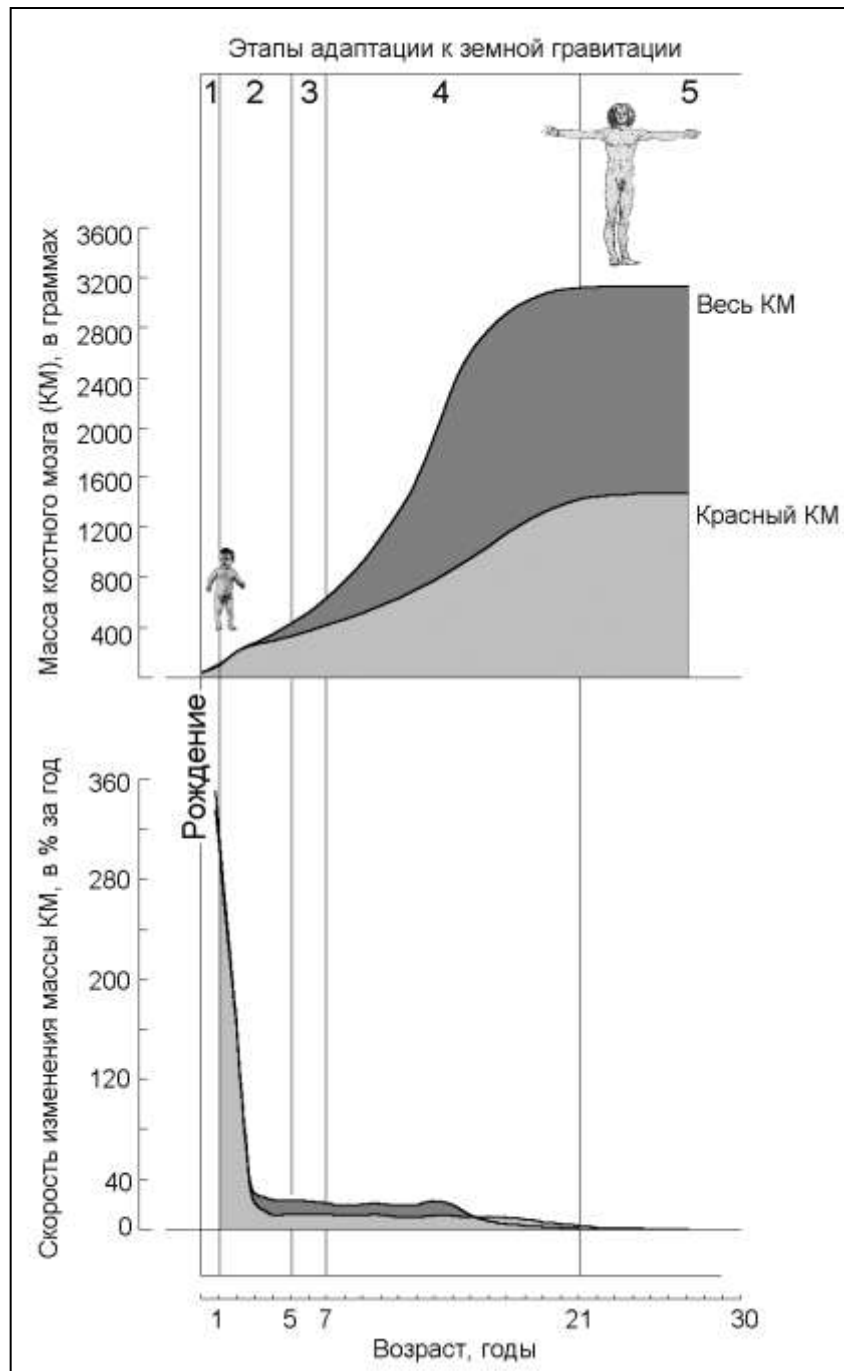


Рис. 4.58 Динамика массы костного мозга по онтогенетическим этапам адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека
Приводится (авт. ред.) по сводным данным [Моисеев (ред.), 1977].

Это отражает согласованное усиление функциональной эффективности в процессе возрастного развития комплексной системы кислородного обеспечения по всем трем составляющим – вентиляция, перфузия, кровь. Достаточность развития этой системы обеспечивает и успешную ростовую адаптацию организма к относительно усиливающемуся влиянию земной гравитации в процессе становления прямохождения. Клиническим же проявлением задержки или нарушения развития гемопозитического обеспечения этой базовой адаптации являются дефицитные формы анемии, при которых, в свою очередь, задерживается и физическое развитие в целом.

Реконструированная на основе сводных данных [Папоян, Жукова, 2001; Ардуванова, Беляев, Еникеева и др., 1991; Выговская и др., 1978; Резник и др., 1974; Тур, 1978; Уиллоуби, 1981; Калиничева, 1983; Plenert, Hermann, 1977] возрастная динамика заболеваемости железodefицитной анемией отражает определенную этапность в возможном проявлении несоответствия гемопоэтического обеспечения организма в процессе ростового формирования прямохождения (рис. 4.59). Так, наибольшая частота случаев железodefицитной анемией (53%) приходится на 1-й год жизни ребенка, остается на значимом уровне до 5 лет (13%), снижаясь до 8% в 5-7 лет и до 6% к 14 годам. Следует отметить, что у женщин детородного периода заболеваемость железodefицитной анемией тоже ниже первых 5 лет жизни и составляет около 10%. Возрастная динамика по анемии может быть принята и в качестве свидетельства реальности высоких нагрузок на организм, в условиях которых повышается вероятность проявления железodefицитного состояния.

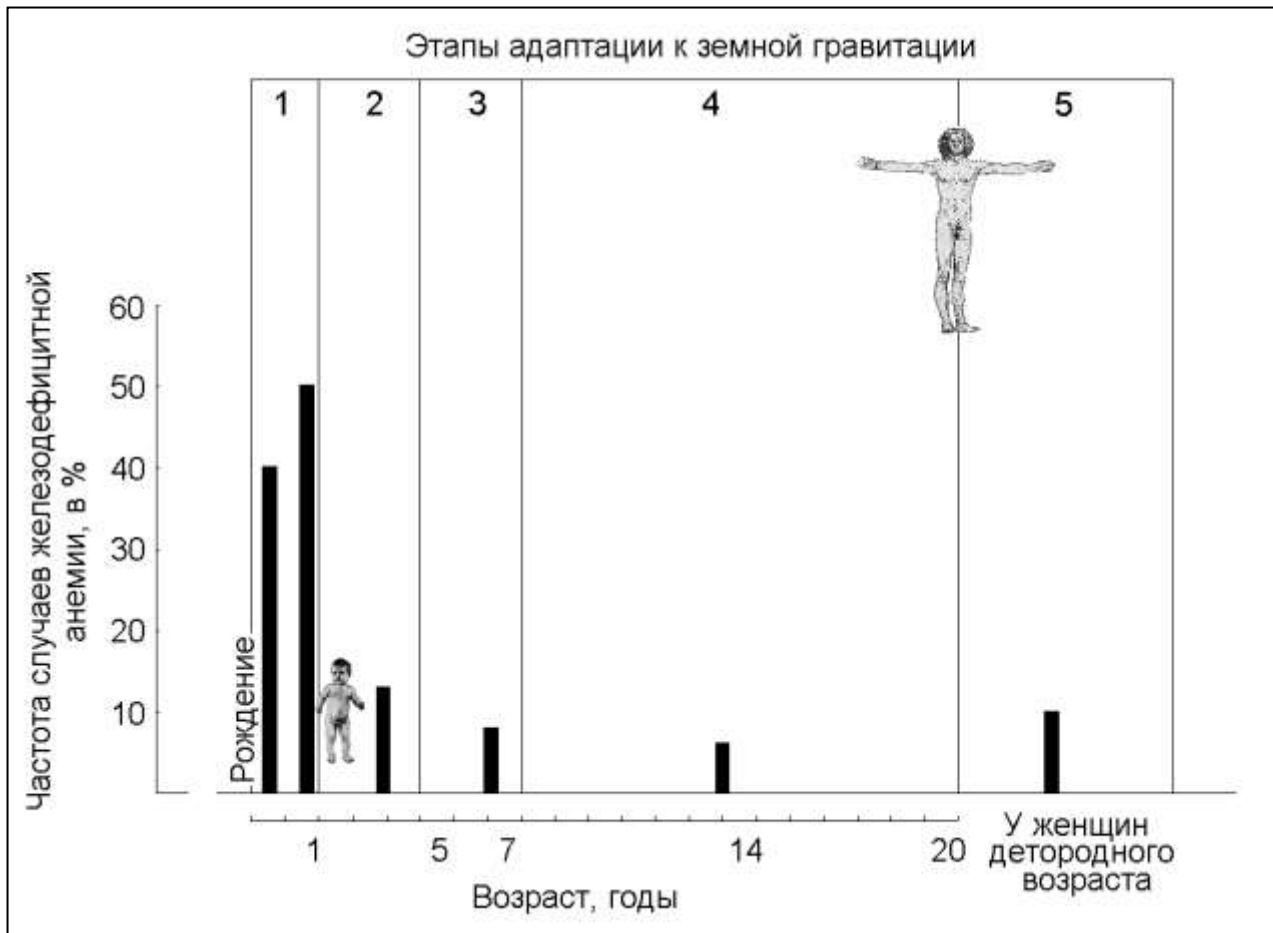


Рис. 4.59 Частота случаев железodefицитной анемии (в %) в разные возрастные периоды на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации при прямохождении.

Представлено (авт. ред.) на основании сводных данных с дополнениями [Папоян, Жукова, 2001; Ардуванова, Беляев, Еникеева и др., 1991; Выговская и др., 1978; Резник и др., 1974; Тур, 1978; Уиллоуби, 1981; Plenert, Hermann, 1977; Калиничева, 1983].

Суммарные групповые данные приводятся в соответствии с онтогенетическими этапами адаптации к земной гравитации (авт. ред.): рождение – 40%, 1 год – 53%, до 5 – 13%, 5-7 лет – 8%, до 14 лет – 6%; женщины детородного возраста – 10%.

Определенным отражением общего напряжения системы гемопоэза в условиях ростовой адаптации в процессе формирования прямохождения может быть и возрастная динамика заболеваемости по белому ростку крови – гемобластозами, хроническим лейкозом, острым

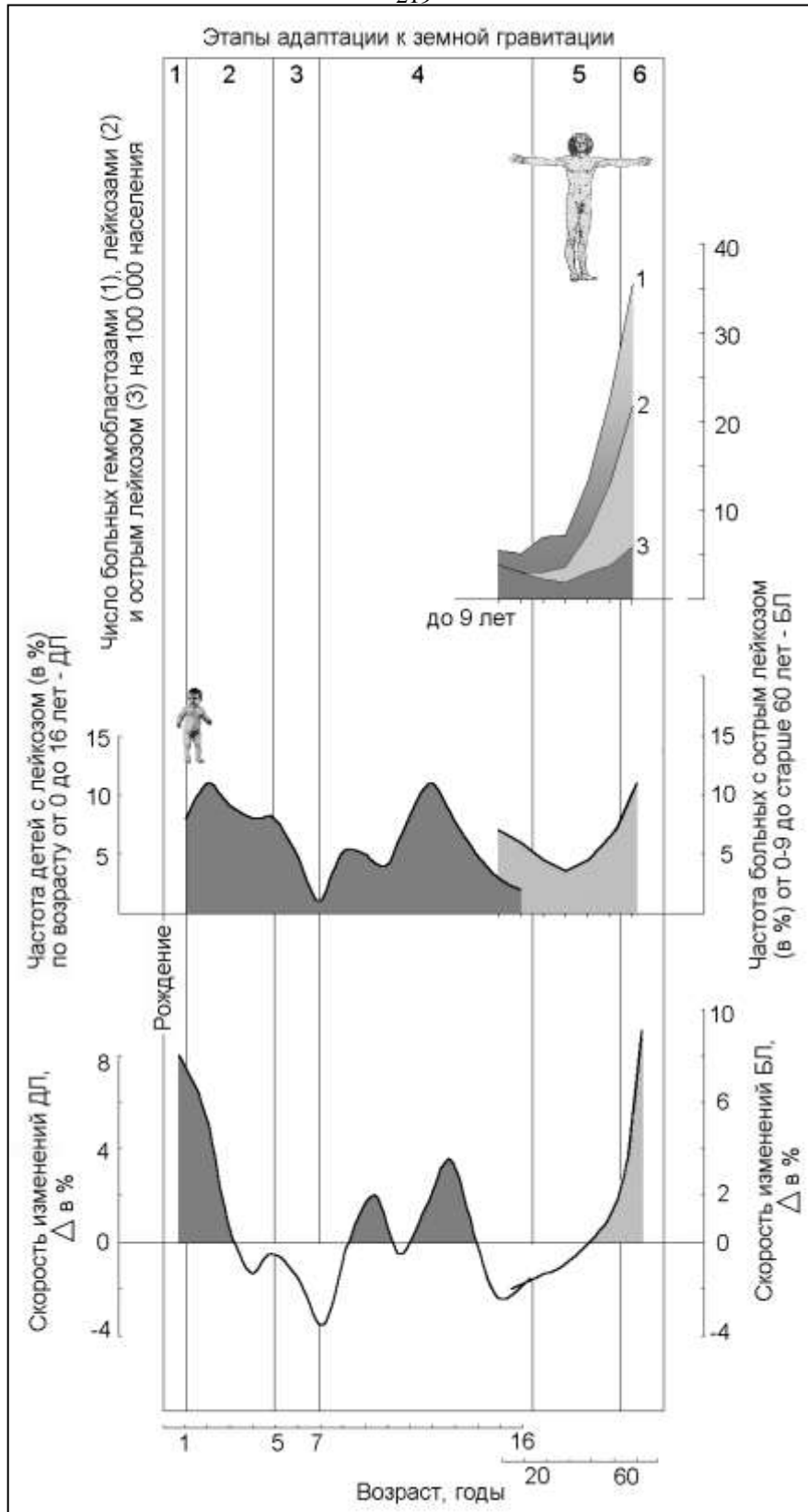
лейкозом и миелоцитарным лейкозом (рис. 4.60). Реконструкция этой динамики проведена по составленным выборкам данных. Первая (рис. 4.60, вверху -1,2,3) – по возрастным группам до 9 лет, 10-19, 20-29, 30-39, 40-49, 50-59 и 60 лет и старше [Хохлова и др., 1977]. Вторая выборка составлялась на основе сводных данных [Sen, Borella, 1975; Hardisty, Speed, Till, 1964] по острому лейкозу у детей от 0 до 16 лет (рис. 4.60, слева - ДЛ) и данных по острому лейкозу (справа - БЛ) первой выборки (3). По обеим частям составленной выборки рассчитывалось возрастное распределение больных с острым лейкозом, определялась скорость и направленность изменений возрастного уровня ДЛ и БЛ (разница в % за год).

Понятно нарастание с возрастом больных с хроническими формами заболеваний крови, число которых на 100 000 населения круто увеличивается после 40-49 лет (на рис. 4.60, вверху - 1 и 2). Это, конечно, суммарный показатель, включающий в себя как первично заболевших, так и возрастное накопление числа больных ранее заболевших. Иная динамика определяется по острому лейкозу (рис. 4.60, вверху – 3). Следует обратить внимание на практически равнозначные общие уровни числа детей с острым лейкозом в возрасте до 9 лет и взрослых в возрасте после 40-49 лет. Реконструкция возрастного распределения по составленной выборке из сводных данных по острому лейкозу у детей от 0 до 16 лет [Hardisty, Speed, Till, 1964; Sen, Borella, 1975] и эпидемиологических данных по общей заболеваемости острым лейкозом (рис. 4.60, вверху – 3) демонстрирует четкую фазовую динамику проявления острого лейкоза, которая определенным образом совмещается с рассматриваемой онтогенетической моделью адаптации к земной гравитации. Первое и выраженное возрастное повышение числа больных детей с острым лейкозом отмечается после перехода ребенка к самостоятельному стоянию на протяжении основных этапов становления прямохождения, но особенно быстрое нарастание заболеваемости отмечается в первые 1-2 года (рис. 4.60, внизу). Второе возрастное нарастание заболеваемости острым лейкозом адресуется к пубертатному возрасту, и, наконец, поздняя фаза уже острого лейкоза у взрослых после 40-49 лет.

Рис. 4.60 Заболеваемость гемобластозами (1), лейкозом (2), острым лейкозом (3, БЛ) и миелоцитарным лейкозом (ДЛ) на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации у прямоходящего человека.

Реконструкция (авт. ред.) динамики проведена по составленным выборкам: первая – от 0 до 16 лет с годичным интервалом; вторая – по возрастным группам до 9 лет, 10-19, 20-29, 30-39, 40-49, 50-59 и 60 и старше лет.

Использованные данные по первой выборке – ДЛ [Sen, Borella, 1975; Hardisty, Speed, Till, 1964] и по второй – 1, 2 и 3 [Хохлова, 1977] по сводной выборке приведены к возрастной частоте (в %) после выравнивания показателей в соответствии с числом групп по выборкам.



Как известно, тяжелая анемия является общим клиническим признаком острого лейкоза [Беркоу, Флетчер, 1997а]. Поэтому не случайным является возрастное совпадение нарастания числа случаев железодефицитной анемии и острого лейкоза у детей именно на начальных этапах становления прямохождения. К сожалению, отсутствие достаточно полных и систематизированных по возрасту данные по другим видам анемий не позволяет представить более полную картину. Представляется, что адаптационный запрос организма в условиях нарастающей гравитационной нагрузки и ростового процесса может вызвать

«сбой» в функционировании системы гемопоэза, особенно при различных дефицитных (железа, витамина B12, фолиевой кислоты) и гипопластических состояниях костного мозга. Реализоваться же этот «сбой» может как красному, так и белому ростку крови. И не только по системе крови. Так, выше было показано этапное соответствие ростовой динамике таких «сбоев» в виде хорошо известных нозологических состояний и по другим системам организма (нервной, мышечной, гормональной, сердечно-сосудистой и дыхательной), что и определяется как клинические проявления онтогенетической адаптации к земной гравитации.

Хочу подчеркнуть, что особенно выразительны эти проявления по показателю скорости возрастных изменений. Использование этого динамического показателя позволяет компенсировать накопление с возрастом числа больных и приблизиться к внутренней структуре исследуемой выборки, а значит к установлению влияния тех или иных факторов развития. Следует иметь в виду, что возрастным может быть и накопление скрытых изменений с последующей их малигнизацией. И клинически эти изменения могут проявиться весьма отдаленно с момента их возникновения. Достаточно показательным в этом отношении является проведенный мною анализ имеющихся данных по заболеваемости злокачественными заболеваниями в разные возрастные периоды [Океанов А.Е., 1986] в соответствии с рассматриваемой онтогенетической моделью адаптации к земной гравитации (рис. 4.61).

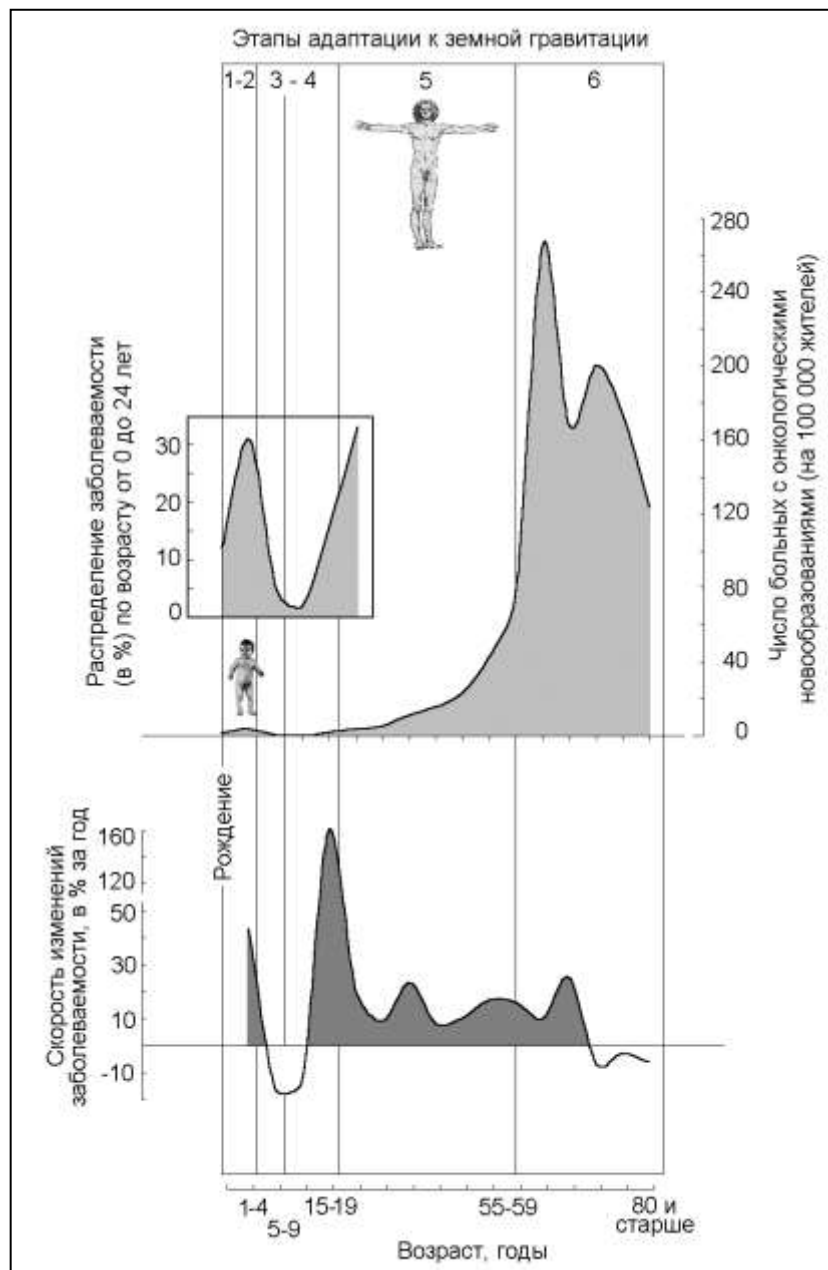


Рис. 4.61 Показатель (на 100 000 населения) суммарной заболеваемости злокачественными заболеваниями в разные возрастные периоды на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека (авт. ред.).

Примечание. Для более подробного рассмотрения периода 1-4 рассмотрена динамика по периоду 0-24 года. Этот период выделен, включая первый в зрелом возрасте (20-24 года) уровень, который превышал наиболее высокий уровень заболеваемости (3.4) в возрасте 1-4 года.

Безусловно, общий уровень заболеваемости наиболее высокий в конце зрелого возраста (в 55-59 лет – заболеваемость 116,9), достигая своего максимума в начале пострепродуктивного (пожилого) возраста давая два пика в 60-64 года (265,4) и в 70-74 года (200,2).

Однако скорость изменений заболеваемости наиболее высокой является в 1-4 года (43% за год) и еще выше в 15-19 лет (160% за год) с падениями роста заболеваемости между этими периодами и при переходе к взрослому состоянию. В отличие от этого, в последующих возрастных периодах отмечается на всем протяжении стабильное увеличение скорости прироста заболеваемости с небольшими пиками пророста в 30-34 года (23 %), в 45-54 года (16-17% за год) и в 60-64 года (25%). После 69 лет годовой прирост заболеваемости выражено падает (до минус 3-7 % за год).

Хорошо видно, что общий уровень числа больных с онкологическими новообразованиями прогрессивно нарастает на протяжении всей жизни, достигая своего максимума в начале пострепродуктивного (пожилого) возраста. Это отражается в виде двух пиков – в 60-64 года и в 70-74 года, соответственно 265,4 и 200,2 на 100 000 населения. Однако, наиболее высокой скоростью нарастания заболеваемости является в 1-4 года – прирост составляет 43% за год и еще более в 15-19 лет -160% за год с падениями роста заболеваемости между этими периодами и при переходе к взрослому состоянию. В отличие от этого, в последующих возрастных периодах отмечается на всем протяжении стабильное увеличение скорости прироста числа онкобольных со сравнительно небольшими пиками прироста в 30-34 года (23% в год), в 45-54 года (16-17% в год) и в 60-64 года (25% в год). После 69 лет годовой прирост числа больных с раковыми опухолями выражено падает (до минус 3-7% за год).

Наиболее динамичный прирост числа онкологических больных среди детей и подростков свидетельствует об особой структуре периода роста и факторов, влияющих не только на ростовые, но и клинические проявления развития. Поэтому для более подробного рассмотрения периода 1-4 года дополнительно проанализирована возрастная динамика отдельно по периоду 0-24 года. Этот период выделен по использованной выборке (Океанов, 1986), включая первый в зрелом возрасте (20-24 года) уровень по числу больных, который превышал наиболее высокий общий уровень заболеваемости в возрасте 1-4 лет (3.4 на 100 000 населения). Возрастное распределение заболеваемости (в %) по этому фрагменту выборки вынесено в отдельном масштабе соответственно анализируемому фрагменту шкалы возраста (рис. 4.61, вверху слева в квадрате). Хорошо видно, что число детей с онкологическими заболеваниями нарастает в возрасте 1-4 года, а затем в конце полового созревания. Первый возрастной период очевидно связывается с адаптационной нагрузкой на пластический обмен в процессе ростового формирования прямохождения, а второй – с нагрузкой на пластический обмен в связи с завершением полового созревания и физического развития. Вполне допустима мысль о возможности при определенных условиях «сбоя» пластического обеспечения напряженной ростовой адаптации в сторону непластических проявлений.

С позиций рассматриваемой онтогенетической модели адаптации к земной гравитации в процессе ростового становления прямохождения очень выразительной выглядит возрастная динамика развития почек. Причем, перманентное увеличение массы почек отмечается на протяжении всего периода роста, который захватывает 1,2,3 и 4 этапы рассматриваемой онтогенетической модели (рис. 4.62, вверху -1). Особенно динамично (по скорости - 2, % за

год) масса почек прирастает к моменту освоения ребенком самостоятельного стояния (этап 1), а затем и основных позно-локомоторных форм в условиях прямохождения. (этапы 2 и 3). С небольшими колебаниями скорости роста масса почек увеличивается и в дальнейшем, вплоть до окончания общего роста. Понятно, что с увеличением линейных размеров и массы тела увеличивается нагрузка на выделительную функцию почек. Отражением этого является параллельное увеличению массы почек увеличение общего диуреза почек за сутки (рис. 3.64, посередине – 1). При этом четко видно, что наибольшей скоростью прироста объема суточного диуреза также припадает на основные этапы (1 и 2) становления прямохождения (рис. 3.64, внизу – 1).

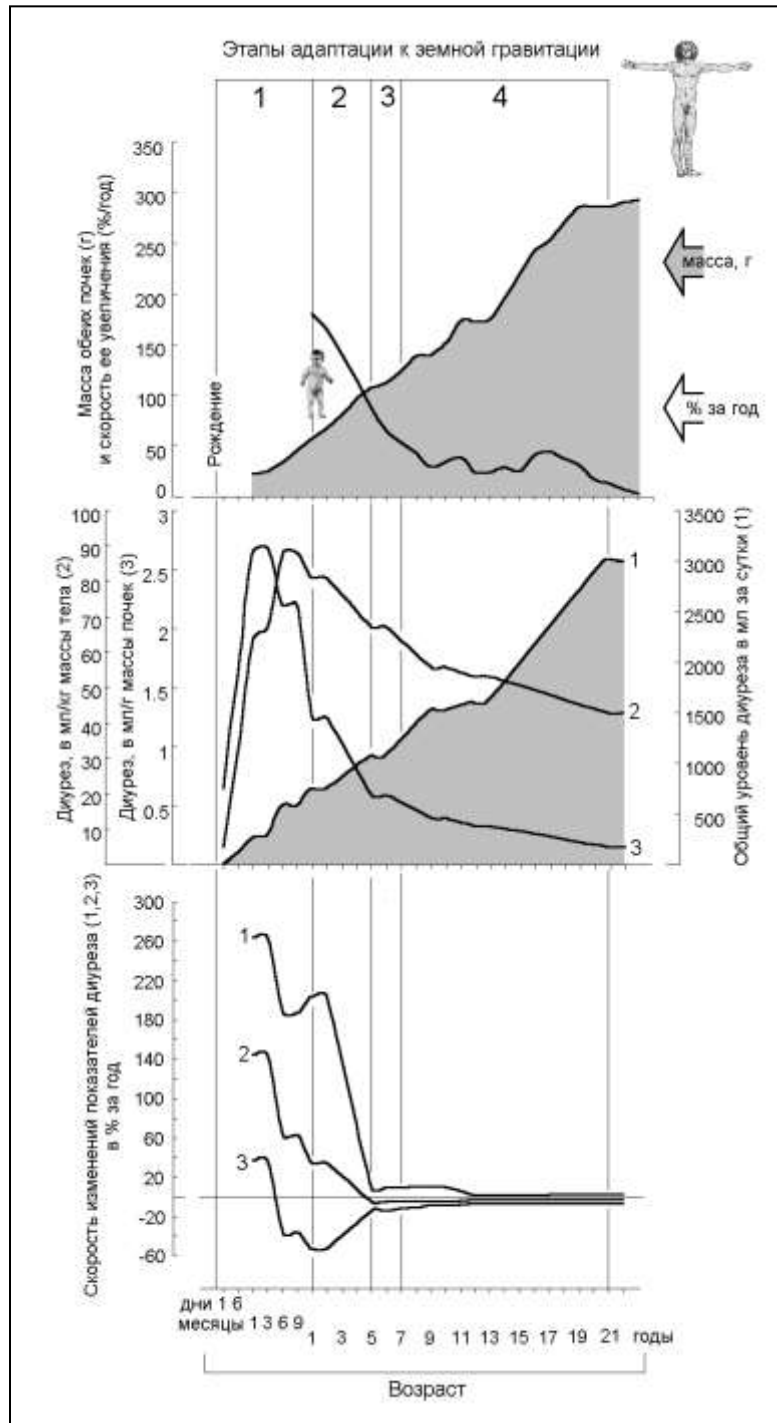


Рис. 4.62 Онтогенетическое соответствие роста и развития почек этапам адаптации к земной гравитации (становление антигравитационной функции почек).

Иначе выглядит возрастная динамика выделительной функции почек по удельным показателям – по отношению к массе тела и к массе почек (на рис. 4.62, посередине – соответственно 2 и 3). И если динамика по общему уровню диуреза отражает определенное соответствие развития выделительной функции почек общему ростовому процессу, то удельные показатели проявляют участие почек в формировании важнейшей для рассматриваемой базовой адаптации к условиям прямохождения антидиуретической функции. Именно эта функция наряду с сердечно-сосудистой системой обеспечивает циркуляторный гомеостаз в вертикальном положении тела. Хорошо видно, что увеличение удельного диуреза как функции массы тела и массы почек четко нарастает к моменту перехода ребенка к самостоятельному стоянию, после чего диурез по отношению к массе тела постепенно, а по отношению к массе почек значительно более круто уменьшается. Особенно выразительно эти отношения проявляются по скорости их изменений (рис. 4.62, внизу – 2 и 3). Это, собственно, является отражением формирования антидиуретической составляющей выделительной функции почек.

Об этом свидетельствует и соответствующая четкая возрастная динамика клубочковой фильтрации почек по содержанию креатинина в плазме [Игнатова, Вельтищев, 1989], совмещенная с основными этапами ростовой адаптации к условиям прямохождения (рис. 4.63). Следует обратить внимание, что и по этим данным и по удельным показателям суточного диуреза, формирование антидиуретической регуляции следует за переходом к самостоятельному стоянию, а завершается на этапе становления способности к длительному поддержанию позы в условиях прямохождения (этап 3).

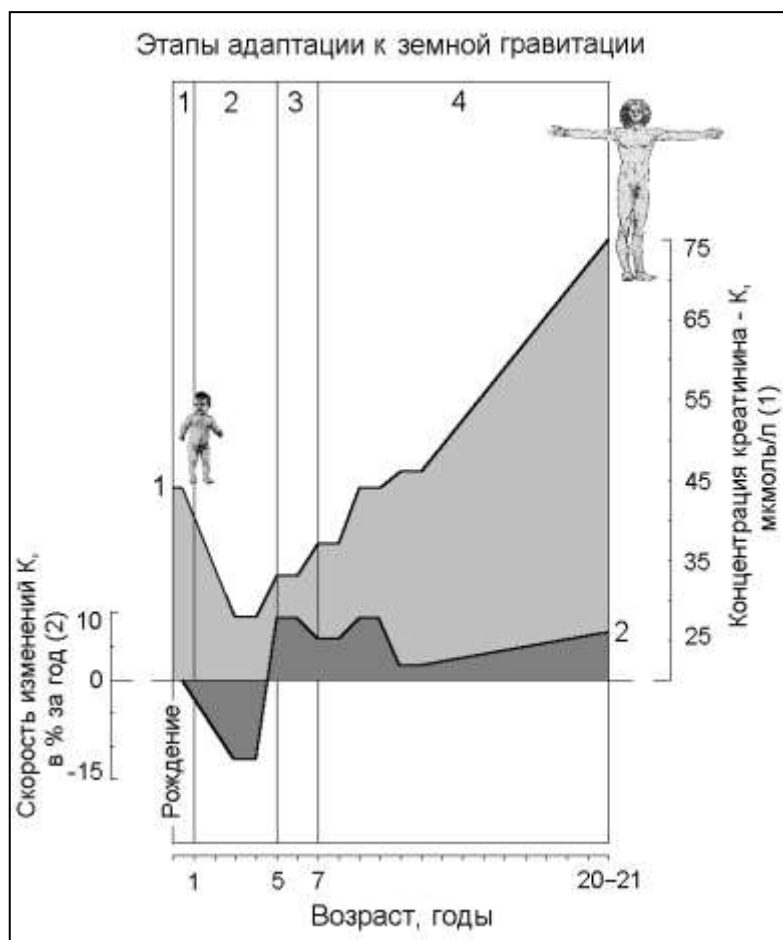


Рис. 4.63 Онтогенетическая динамика клубочковой фильтрации почек (по концентрации эндогенного креатинина) в соответствии с этапами адаптации к земной гравитации в

процессе становления прямохождения у человека по сводным данным (авт. ред.), приведенных Игнатовой, Вельтищевым (1989).

Параллельно этому снижается и частота случаев непроизвольного мочеиспускания (рис. 4.64). Естественно самой высокой (практически 100%) она является сразу после рождения, отражая исходную незрелость механизма мочеиспускания. Полноценность же этого механизма формируется по мере возрастного развития почечной системы параллельно формированию прямохождения и специальных регуляций, обеспечивающих жизнедеятельность сначала ребенка, а потом взрослого в условиях вертикальной позы. А это выделительная функция почек с ее антидиуретической и антинатрийуретической составляющим, это и формирование синергичности сокращения гладкомышечных сфинктеров и мышц тазового дна. Поэтому частота непроизвольного мочеиспускания у детей снижается по мере завершенности формирования прямохождения, отражая завершенность адаптации организма к земной гравитации и по почечному компоненту. Увеличение же числа случаев, как с недержанием мочи, так и с непроизвольным мочеиспусканием (и не только мочи) в пожилом и, особенно, старческом возрасте является уже проявлением неустойчивости механизма мочеиспускания в связи с его инволюцией, включая и возрастную «усталость» сфинктеров и мышц тазового дна.

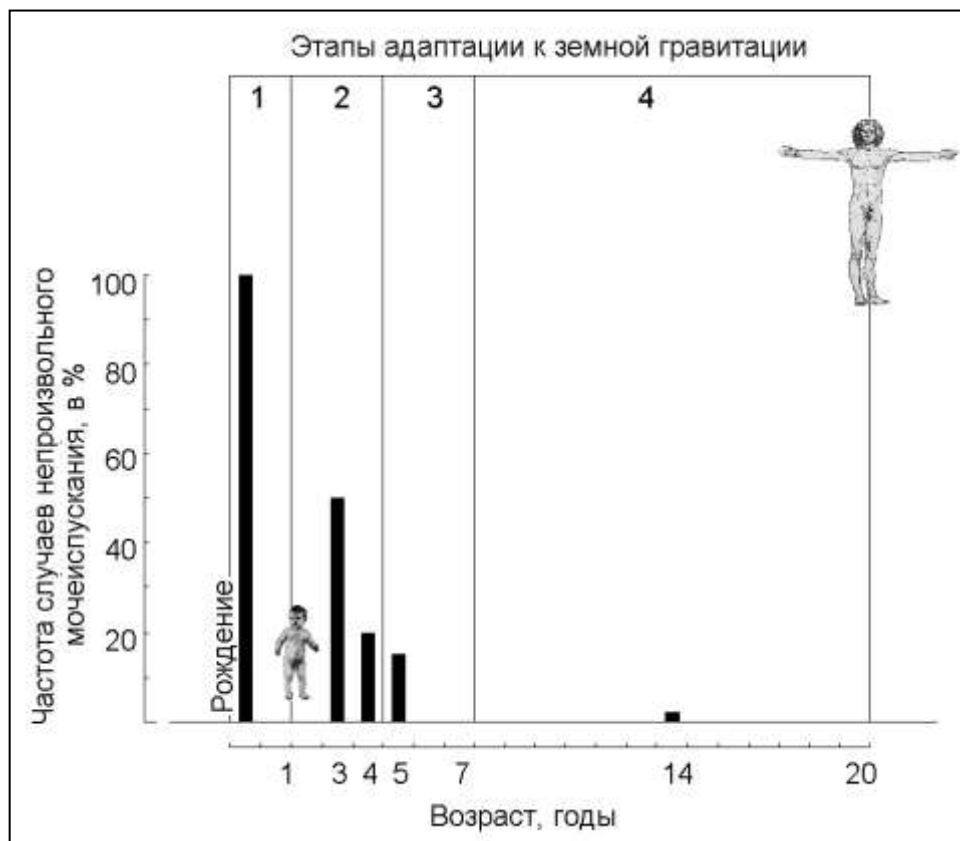


Рис. 4.64 Частота случаев непроизвольного мочеиспускания (в %) у детей и подростков (по данным Мерта, 1998) в разные возрастные периоды на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека (авт. ред.).

Можно сопоставить периоды с незавершенностью формирования прямохождения (1, 2 и 3) с периодом 6, особенно в старческой его части, когда также увеличивается число случаев, как с недержанием мочи, так и с непроизвольным мочеиспусканием (и не только мочи). Но если в первом случае – это **еще** неустойчивость в связи с незрелостью механизма мочеиспускания, то во втором – это **уже** неустойчивость в связи с его инволюцией.

Возможно, в первом случае еще несформировавшаяся синергичность сокращения сфинктеров и мышц тазового дна, а во втором ее нарушение (возрастная усталость).

В общем, следует отметить четкое соответствие становление функции почек (по показателям клубочковой фильтрации) основным этапам рассматриваемой онтогенетической модели адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения. Так, формирование полноценности первых механизмов мочеобразования по коэффициенту очищения мочевины [Гинецинский, 1964] четко соответствует всей последовательности переходных позно-локомоторных форм к самостоятельному стоянию ребенка и достигается только к концу года (рис. 4.65).

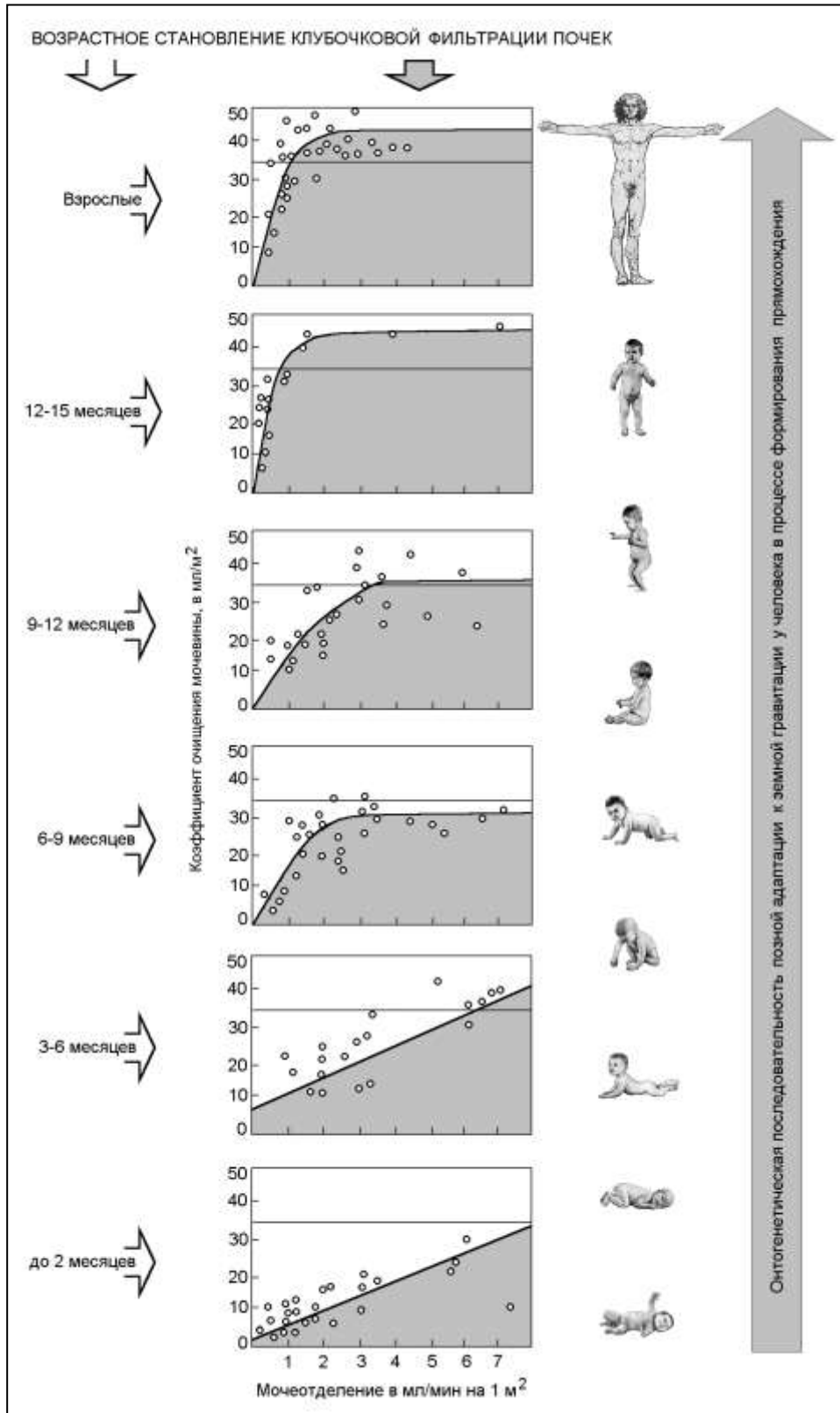


Рис. 4.65 Онтогенетическое соответствие становления функции почек (по показателям клубочковой фильтрации) этапам поздней адаптации к земной гравитации в процессе роста и физического развития человека (авт. ред.).

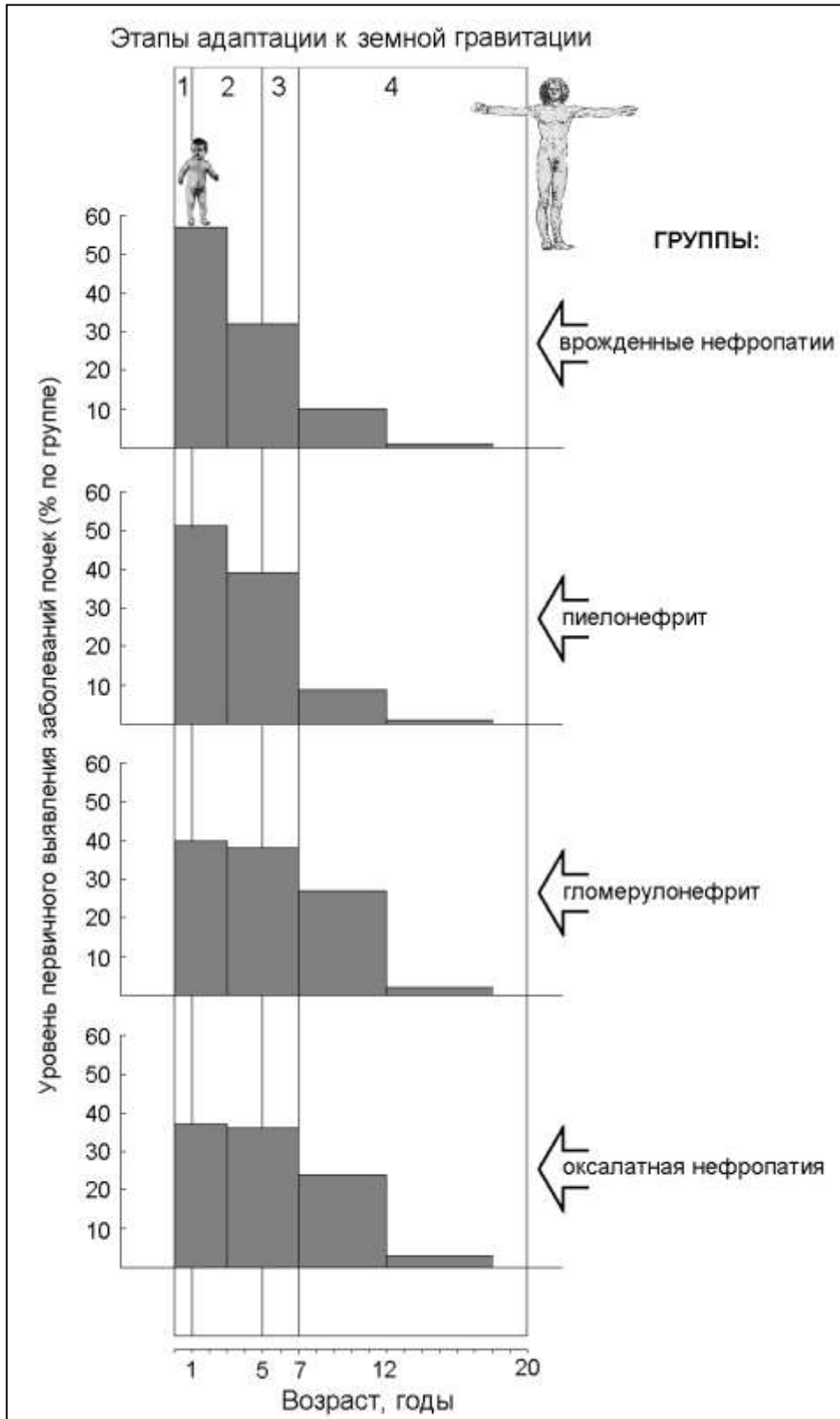
Очень динамичной на представленных рисунках выглядит становление функции почек на всем протяжении первого года после рождения. Однако, заключение о том, что формирование функции почек завершается через 1 год после рождения [Гинецинский, 1964; Наточин, 1972] все же недостаточно полно отражает реальную ситуацию. Даже если иметь в виду, собственно, функцию мочеобразования. Ближе к действительности представление о том, что только на втором году жизни происходит окончательное созревание сначала функции осморегуляции, а затем фильтрации и реабсорбции. Это отражает несовершенство деятельности почек и объясняет легкость нарушения функции почек у детей первых двух лет жизни [Матвеев, Коровина, 1972].

Рассмотренные выше данные по росту почек и возрастной динамике их функциональных характеристик свидетельствует о том, что формирование почек затягивается на весь основной период становления прямохождения. Именно на протяжении 1, 2 и 3 этапов рассматриваемой онтогенетической модели параллельно формированию позно-локомоторной и циркуляторной адаптации к земной в условиях прямохождения происходит завершение формирования и стабилизация почечной функции. И прежде всего имеется в виду участие почек в обеспечении циркулярного гомеостаза. Поэтому в конечном итоге полнота реализации функции почек определяется не просто мочеобразованием, а согласованным осуществлением выделительной и других функций почек в составе функциональной системы антигравитации [Белкания Г.С., 1982].

Выраженная возрастная динамичность развитие почек на первых этапах становления прямохождения отражается и в том, что именно на этих этапах наиболее значимо проявляется патология почек. И наиболее вероятной основой тому является не столько предрасположенность к заболеваниям почек, сколько адаптационное напряжение организма в условиях одновременного роста и формирования прямохождения. И такое напряжение в режиме антигравитационного обеспечения по функции почек, особенно в первые годы жизни ребенка, может явиться реальной основой для раннего проявления действительно наследственных или врожденных тяжелых структурных дефектов почки или пограничных состояний, которые, однако, в дальнейшем могут манифестировать как болезнь. Так, по всем основным группам почечных заболеваний наиболее высоким возрастной уровень заболеваемости определяется у детей до 3 лет, не менее значимым он является в 4-7 лет, по гломерулонефриту и оксалатной нефропатии и в 8-12 лет (рис. 4.66). А это и есть основные этапы антигравитационного напряжения организма, в том числе и по почечной функции, в процессе ростового становления прямохождения.

Рис. 4.66 Сопоставление возрастной структуры первичного выявления заболеваний почек у детей до 3 лет, 4-7 лет, 8-12 и старше 12 лет с онтогенетическими этапами адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения у человека.

Приведено по данным Игнатовой, Вельтищева (1989) с дополнениями (авт. ред.).



Мнение о связи первых признаков почечной патологии у детей в возрасте от 1 года до 7 лет или ее наиболее частое обострение в 6-7 лет и 10-14 лет, как с наиболее напряженными возрастными периодами, не ново [Игнатова, Вельтищев, 1989]. Рассматриваемая онтогенетическая модель адаптации к земной гравитации конкретизирует основу такого напряжения, что делает более конструктивным такое представление.

Еще одним отражением такого напряжения является и возрастная динамика заболеваемости геморрагическим васкулитом. Как известно, при этой системной васопатии иммунокомплексной природы, наряду с кожным, суставным, абдоминальным синдромами, характерен и почечный синдром. Динамика заболеваемости геморрагическим васкулитом представлена (рис. 4.67) в соответствии с этапами онтогенетической адаптации к земной гравитации по сводным данным [Касаткина, 1971 (анализ 284 случаев с рождения до 14 лет с годовым интервалом); Ильин, 1984 (283 случая по группам – до 3 лет, 3-6, 7-11 и 12-15 лет); Баргакян, 1988; Папаян, Шабалов, 1982].

И не случайно наибольшая заболеваемость геморрагическим васкулитом (ГВ) совпадает с периодами, по которым проявляется и максимальная заболеваемость почек. На рис. 4.67 хорошо видно, что общий уровень заболеваемости ГВ нарастает на протяжении основных этапов онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения – 1, 2 и 3 этапы. Причем, тогда же и наиболее динамичен годовой прирост заболеваемости. Это согласуется с устоявшимся представлением о нарастании заболеваемости ГВ у детей с возрастом (Тареева, Ленчик, 1972). Следует заметить, что рассмотрение возрастной динамики ограничено детским возрастом из-за нечеткости данных по частоте ГВ и вообще редкости этого заболевания у взрослых. Называется где-то около 10-24 больных с васкулитом на 100 000 населения, а это значительно меньше, чем в возрасте до 1 года [Браунвальд и др., 1996].

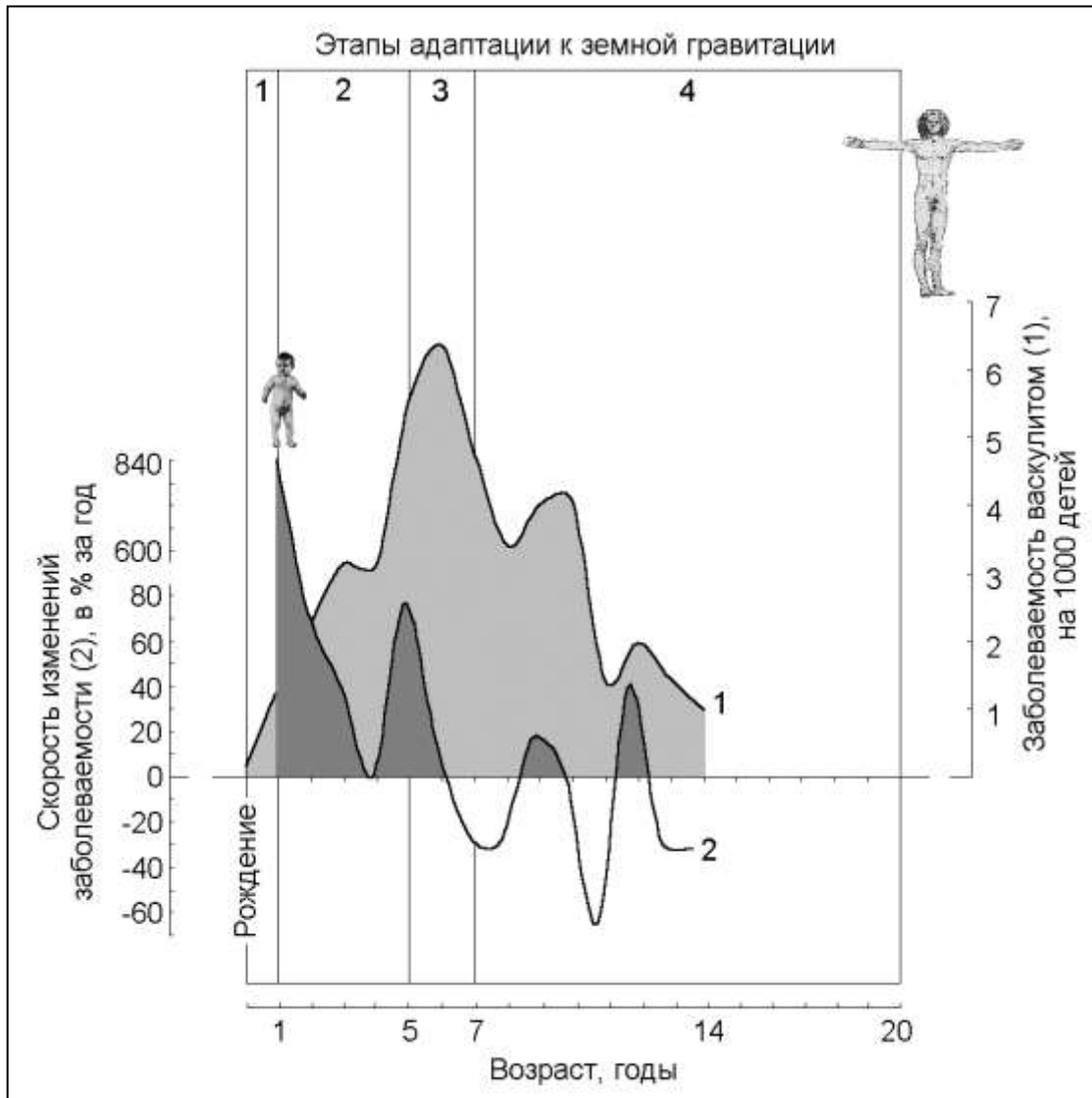


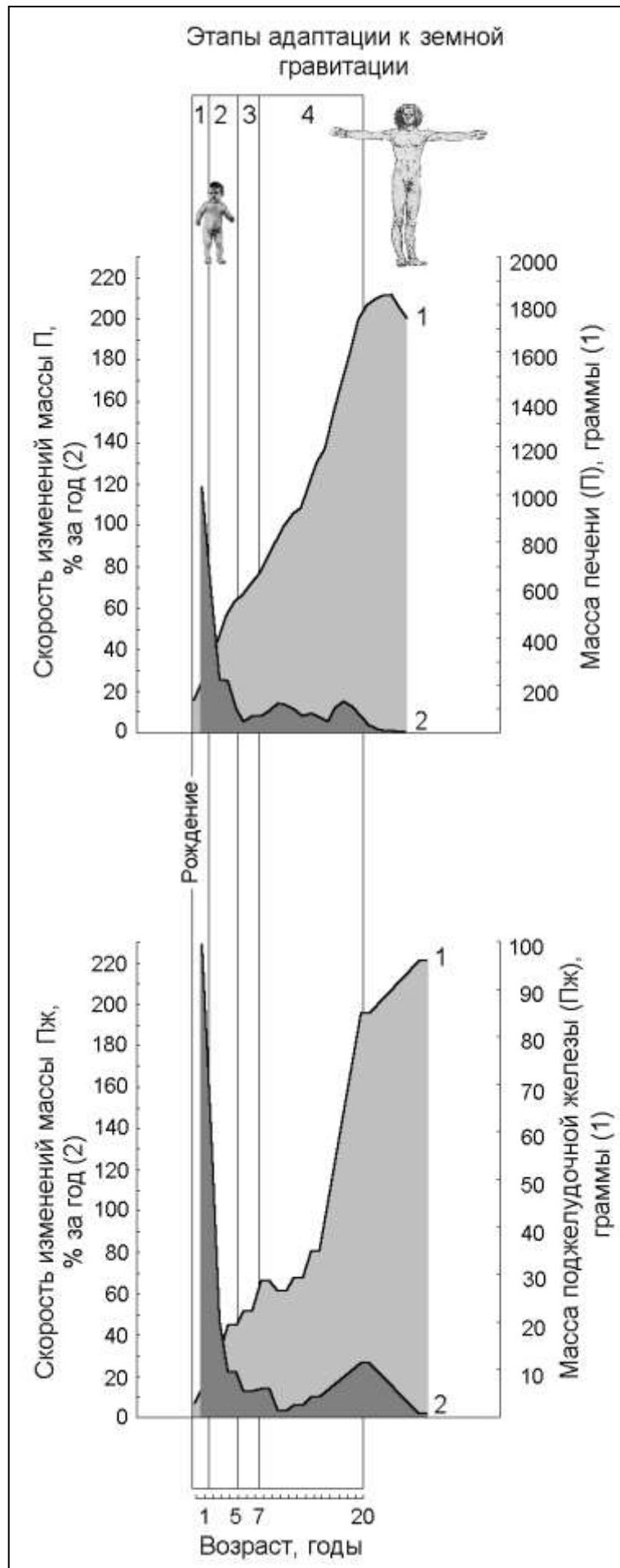
Рис. 4.67 Заболеваемость геморрагическим васкулитом детей и подростков на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека.

Считается что геморрагический васкулит полиэтиологичен, и его возникновение могут спровоцировать самые разнообразные факторы – инфекционные (бактериальные и вирусные заболевания), аллергия (лекарственная, поствакцинальная, пищевая), холод и др. Но эти факторы реальны и для взрослых. В отношении возрастной приуроченности т.н. «детских» инфекций еще можно принять в качестве довода, что когда-то должно быть начало. Но даже и в этом случае остается открытым вопрос – почему именно эти инфекции и почему именно в этом возрасте? В какой-то мере, рассмотрение выше возрастной динамики инфекционной заболеваемости позволило обозначить ответ на этот вопрос. Что касается геморрагического васкулита, то представляется, что адаптационное антигравитационное напряжение в условиях ростового процесса и на фоне весьма активного формирования инфекционного опыта и иммунной защиты организма может вполне реально затронуть сосудистую систему.

В основе такого напряжения сердечно-сосудистой системы лежит нарастающее усиление гидростатического (гравитационного) фактора кровообращения, увеличение гемодинамического запроса на обеспечение жизнедеятельности в условиях прямохождения, нарастающая нагрузка на функции почек и ее клубочковый сосудистый аппарат, возрастное формирование циркулярного механизма обеспечения терморегуляции по каждому кровотоку и другое. В зависимости от определенных условий это напряжение может реализоваться в патогномичных синдромах ГВ - кожном, абдоминальном, почечном и других.

Рассмотренные выше данные свидетельствует, что адаптационное антигравитационное напряжение в процессе формирования прямохождения проявляется не только в характерной возрастной динамике ростового процесса практически по всем системам и органам, а и в соответствующих клинических проявлениях онтогенетической адаптации организма к земной гравитации. Не составляют в этом отношении исключение и брюшные органы. И это хорошо видно на примере ростовой динамики изменения массы печени и поджелудочной железы (рис. 4.68, 1). Увеличение массы обоих органов происходит на протяжении всего ростового периода, но наибольшей скоростью прироста массы печени и панкреас (рис. 4.68, 2) отмечается к моменту самостоятельного стояния (этап 1) и последующего формирования прямохождения (этап 2). В дальнейшем по печени прирост массы происходит более-менее равномерно на протяжении всего препубертатного и пубертатного периодов роста (рис. 4.68, вверху, 2). В отличие от этого отмечается очень четкая фаза нарастания скорости прироста массы поджелудочной железы в периоде ускоренного роста и полового созревания, вплоть до взрослого состояния (рис. 4.68, внизу, 2). Обращает внимание четкое совмещение двух фаз ускоренного развития поджелудочной железы с наиболее динамичными периодами физического развития и роста. Ранняя фаза - с этапами становления самостоятельного стояния (1) и прямохождения (2), которые характеризуются и максимальной скоростью роста, а поздняя – с периодом полового созревания, в котором отмечается пубертатный скачок роста.

Рис. 4.68 Динамика изменений массы печени и поджелудочной железы по этапам онтогенетической адаптации к земной силе тяжести в процессе становления прямохождения у человека (авт. ред.).



Такая «сцепленность» ростовой активности поджелудочной железы с наиболее динамичными этапами онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения отражает, с одной стороны, адаптационный запрос на развитие железы, функции которой чрезвычайно важны в энергетическом обеспечении пластического обмена. С другой стороны, такая активность может отражать определенное адаптационное напряжение, которое при определенных условиях может привести к «сбою» ростового процесса развития. Одним из вероятных проявлений такого дисфункционального «сбоя» может быть и развитие диабета.

Можно согласиться с клинической целесообразностью классификационного определением диабета 1 (инсулинозависимого) и 2 (инсулинонезависимого) типов, но не представляется конструктивной попытка разделения практически единого патогенетически, а возможно и этиологически состояния. В этом отношении следует иметь в виду, что оба типа диабета встречаются как у детей, так и у взрослых, и более того, и при инсулинонезависимом диабете может развиваться четкое состояние зависимости от инсулина [Петридес и др., 1980; ВОЗ, 1987; Фостер, 1997; Дедов и др., 2002]. При этом важно, что диабет как одна из важнейших патологий, которая определяет видовую специфичность нозологического профиля человека, проявляется с раннего детского возраста. Причем, у новорожденных описываются только единичные случаи диабета (Керпель-Фрониус, 1981; Нисвандер, Эванс (ред.), 1999; Бобев, Иванова, 1982; Гудзенко (ред.), 1984), что свидетельствует о приобретаемости этого заболевания..

Отмечая нозологическую специфичность диабета для человека, имеется в виду, что такая его форма как идиопатический, спонтанный или эссенциальный диабет, при которой нарушается секреция инсулина, характерен только для представителей отряда приматов - человека и обезьян [Herberg, Coleman, 1977; Herberg, 1979; Herberg . – приводится по Петридес П. и др., 1980; Howard, 1986; Hansen, 1996; Havel et al., 2017]. Что же касается диабета детей и взрослых, то следует иметь в виду, что принципиально иной у них является не патогенетическая, а биологическая основа – сначала повреждение островковой части поджелудочной железы, а затем и проявления инсулярной недостаточности. У детей это заболевание возникает и развивается на фоне динамичного ростового процесса, включая адаптационное напряжение к условиям прямохождения, тогда как у взрослых – на фоне уже дефинитивно стабильного состояния. Именно это обстоятельство определяет и известные различия клинических проявлений и характера течения диабета у детей и взрослых. Хорошо известно, что независимо от типа это заболевание протекает более тяжело у детей и подростков, чем у взрослых и пожилых людей [Данкан, 1964; Рут, 1964; ВОЗ, 1987; Ефимов, Скробонская, 1998]. Одной из причин тому является, конечно же преимущественное развитие у детей инсулинозависимого диабета [Петридес и др., 1980; ВОЗ, 1987; Rewers et al., 1990; Ефимов, Скробонская, 1998; Дедов и др., 2002], а также выраженные сосудистые поражения, которые приводят молодых людей сначала к ранней инвалидности, а затем к смертности [Уайт, 1964].

Хотя и на фоне значительно более стабильного протекания диабета, но и у взрослых больных превалирующей причиной инвалидности и смертности являются сосудистые поражения сердца и почек, а также поражения периферических сосудов (Карк, Гельман, 1964; Рут, 1964; Риккетс, 1964). Следует отметить еще одну, важную особенность диабета у взрослых. Это два основных проявления инсулинонезависимой формы диабета – нарушение секреции инсулина и феномена инсулинорезистентности. Учитывая, что эта форма диабета развивается у взрослых и пожилых людей, можно допустить мысль о том, что инсулинорезистентность является отражением возрастной амортизации тканей. Развивающиеся в процессе старения ткани дистрофические изменения затрагивают и систему мембранных рецепторов инсулина, снижая как их количество, так и чувствительность к инсулину.

Но что-то должно быть общим для проявления диабета, если он, независимо от формы, есть и у детей и взрослых. Представляется, что этим общим является онтогенетическая

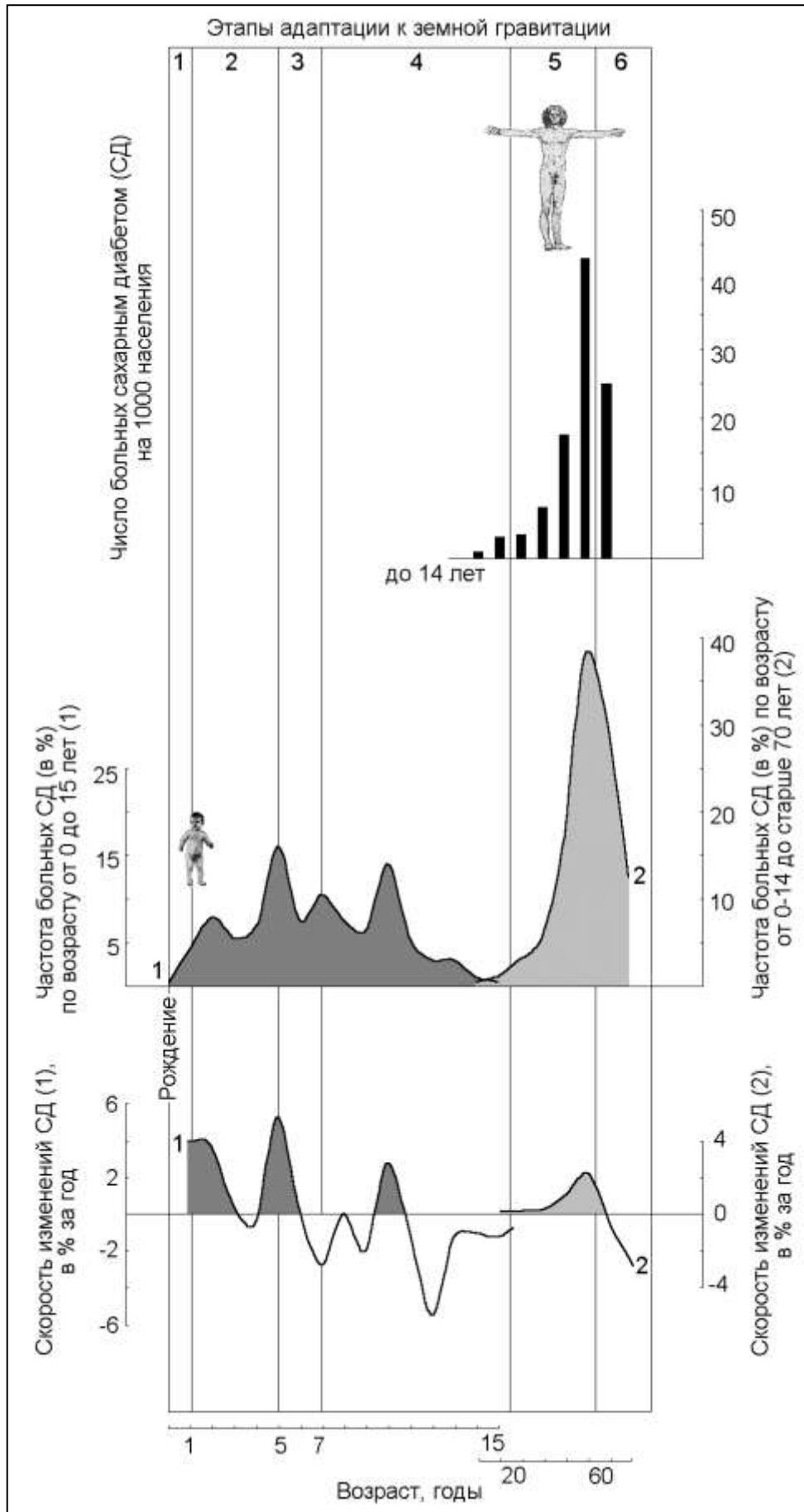
динамика этапной адаптации к условиям прямохождения на протяжении постнатального онтогенеза. Конечно же, имеется в виду не сама адаптация, а «сбои» ее и, прежде всего, в системе кровообращения и других системах обеспечения. В этой связи можно вспомнить весьма выразительную возрастную динамику клинических проявлений артериальной гипотонии и гипертонии, анемий, заболеваний почек, геморрагического васкулита и других заболеваний. Общей основой возрастных особенностей проявления и этих состояний является весьма высокая динамичность собственно ростового процесса, а также адаптационное напряжение, связанное с формированием прямохождения. Используемая же для анализа онтогенетическая модель адаптации к земной гравитации позволяет реконструировать возрастную непрерывность этих состояний.

Исходя из такого представления, рассмотрение возрастной динамики заболеваемости сахарным диабетом (СД) проведено по сводным данным [Бурлак, 1982; Арзамасцева, Мартынова, 1991; Касаткина, 1990] на составленной выборке, реконструирующей онтогенетическую непрерывность клинических проявлений этого заболевания (рис. 4.68). Первую часть выборки составляют больные дети в возрасте от рождения до 15 лет с годичным интервалом группировки данных (на рис. 4.68, 1). Вторая часть выборки представлена группами больных с общей выборки до 14 лет, 15-19, 20-29, 30-39, 40-49, 50-59 и 60 и старше лет (на рис. 4.69, 2).

Рис. 4.68 Заболеваемость сахарным диабетом на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека.

Реконструкция (авт. ред.) динамики проведена по составленным выборкам: 1 - от 0 до 15 лет с годичным интервалом; 2 – по группам до 14 лет, 15-19, 20-29, 30-39, 40-49, 50-59 и до 70 и старше лет. Столбиковая диаграмма – первичные данные по выборке 2.

Использованные данные [Бурлак, 1982; Арзамасцева, Мартынова, 1991; Касаткина, 1990] на сводной выборке приведены к возрастной частоте (в %) и представлены по скорости ее изменений (в % за год).



Столбиковая диаграмма первичных данных по выборке 2 (рис. 4.68, вверху) демонстрирует типичное нарастание числа больных с СД на протяжении всего периода репродуктивного возраста, особенно выражено после 40 лет с пиком в 50-59 лет. Однако следует иметь в виду, что структуру такого нарастания представляют как первично выявленные случаи заболевания СД, так и накопленная заболеваемость, переходящая из предыдущих возрастных групп. В пожилом и старом возрасте число больных с СД на 1000 населения в популяции заметно снижается, безусловно отражая усиливающееся давление фактора смертности по этой возрастной группе больных с СД.

Рассмотренная выше общая выборка больных с СД была дополнена выборкой детей с инсулинозависимым диабетом и таким образом было реконструировано онтогенетически непрерывное возрастное распределение (в % по интервальной группе) числа больных со всеми формами СД. По полученному распределению хорошо видно сколь значимым является уровень заболеваемости СД у детей по сравнению со взрослыми. При этом следует учесть, что на «детском» отрезке возрастного распределения общий уровень больных СД преимущественно определяется первичной заболеваемостью. На рис. 4.68 (посередине) хорошо видно четкое нарастание заболеваемости СД после самостоятельного стояния на протяжении основных этапов ростового формирования прямохождения. Причем, даже по общему уровню возрастного распределения заболеваемость СД у детей и взрослых оказывается вполне сопоставимой.

Но особенно примечательна возрастная динамика этого уровня по скорости изменений (в % за год). По этому показателю (рис. 4.68, внизу) на протяжении реконструированной онтогенетически непрерывной выборки определяются четыре пика прироста заболеваемости СД. Первый пик формируется после освоения ребенком самостоятельного стояния, второй – после становления всех основных позно-локомоторных форм в условиях прямохождения и перехода к закреплению способности к длительному удержанию вертикальной позы тела. Третий пик заболеваемости СД приходится на ранний пубертат и, наконец, четвертый – значительно отсроченный во времени приходится на возраст 40-59 лет. Сравнительно невысокая амплитуда этого пика понятна, так как возрастные интервалы по выборке взрослых больных составляли 10 лет, тогда как по выборке детей они были годичными.

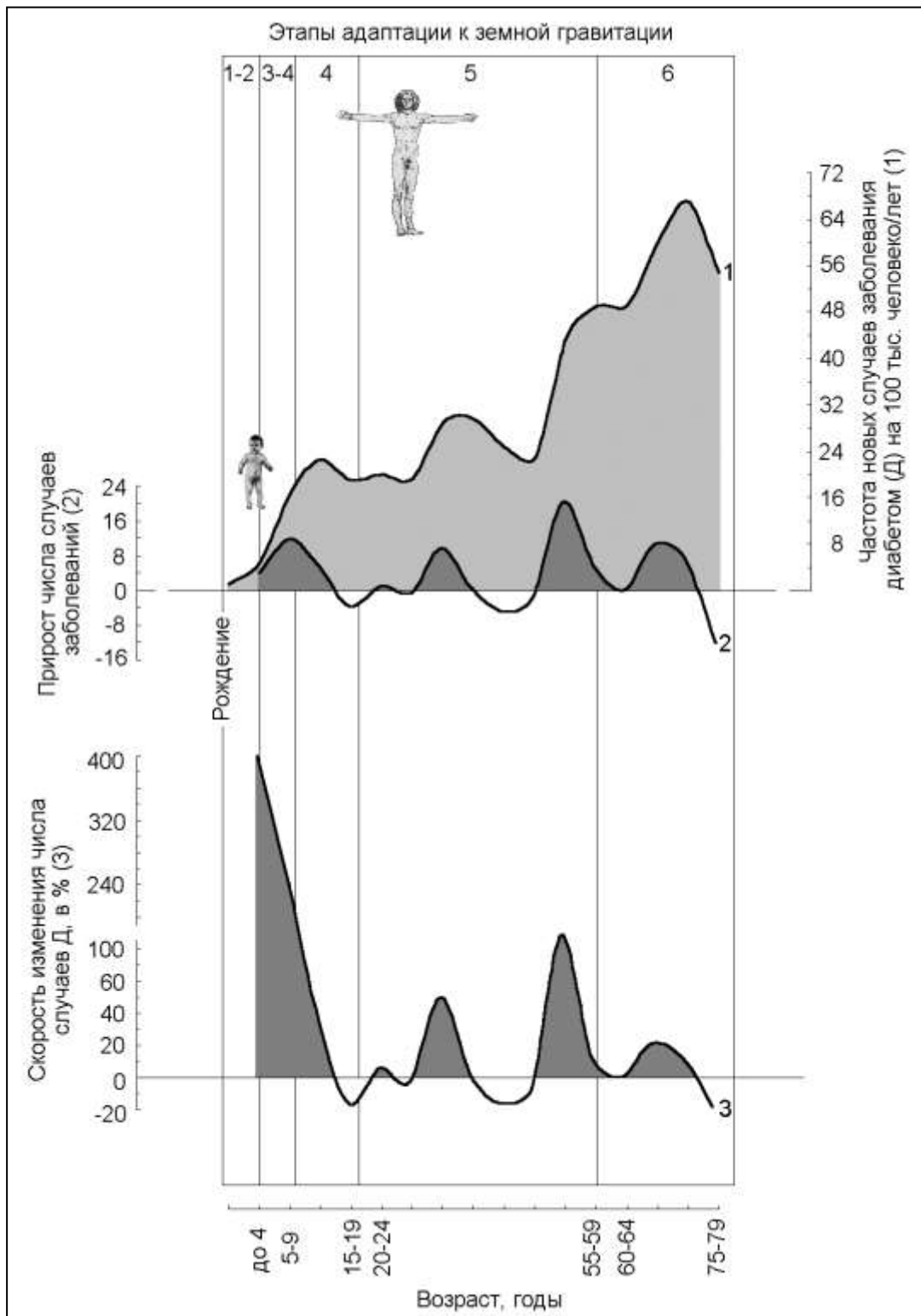
Не менее замечательной является возрастная динамика первичной заболеваемости СД рассмотренная по частоте новых случаев заболевания, при которых осуществляется лечение инсулином и инсулинозависимым диабетом [Rewers et al., 1990]. Концептуально такая выборка является более однородной, а удобство работы с ней определяется и равномерной группировкой данных – с интервалом 5 лет по всем возрастным группам (рис. 4.69). И по такой выборке частота новых случаев заболевания диабетом на 100 тыс. человеко/лет увеличивается с возрастом (рис. 4.69, вверху - 1). Причем, наибольший прирост числа случаев (рис. 4.69, вверху - 2) приходится на ранние этапы становления прямохождения (этапы 1, 2 и 3), включая ранний пубертат (этап 4). Затем у взрослых приросты заболеваемости отмечается в возрасте к 40 и 50 годам, в пожилом возрасте – к 70 годам. Оценка же этой возрастной динамике по скорости изменения частоты новых случаев первично или вторично инсулинозависимого СД (рис. 4.69, внизу – 3) очень выразительно (самая высокая скорость прироста) демонстрирует актуальность первых этапов рассматриваемой мною онтогенетической модели адаптации к земной гравитации.

Рис. 4.69 Частота новых случаев заболевания диабетом, при котором осуществляется лечение инсулином, и инсулинозависимым диабетом на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации при прямохождении у человека.

Приводится с дополнениями (авт. ред.) по данным Ежеквартального обзора мировой санитарной статистики ВОЗ [Rewers et al., 1990].

Примечание. Случаи диабета в ранний период у новорожденных единичные и чаще речь идет о гипогликемии у новорожденных [Керпель-Фрониус. 1981; Нисвандер, Эванс, 1999;

Бобев, Иванова, 1982; Гудзенко (ред.), 1984], поэтому частота случаев по этой группе условно принята за 1.

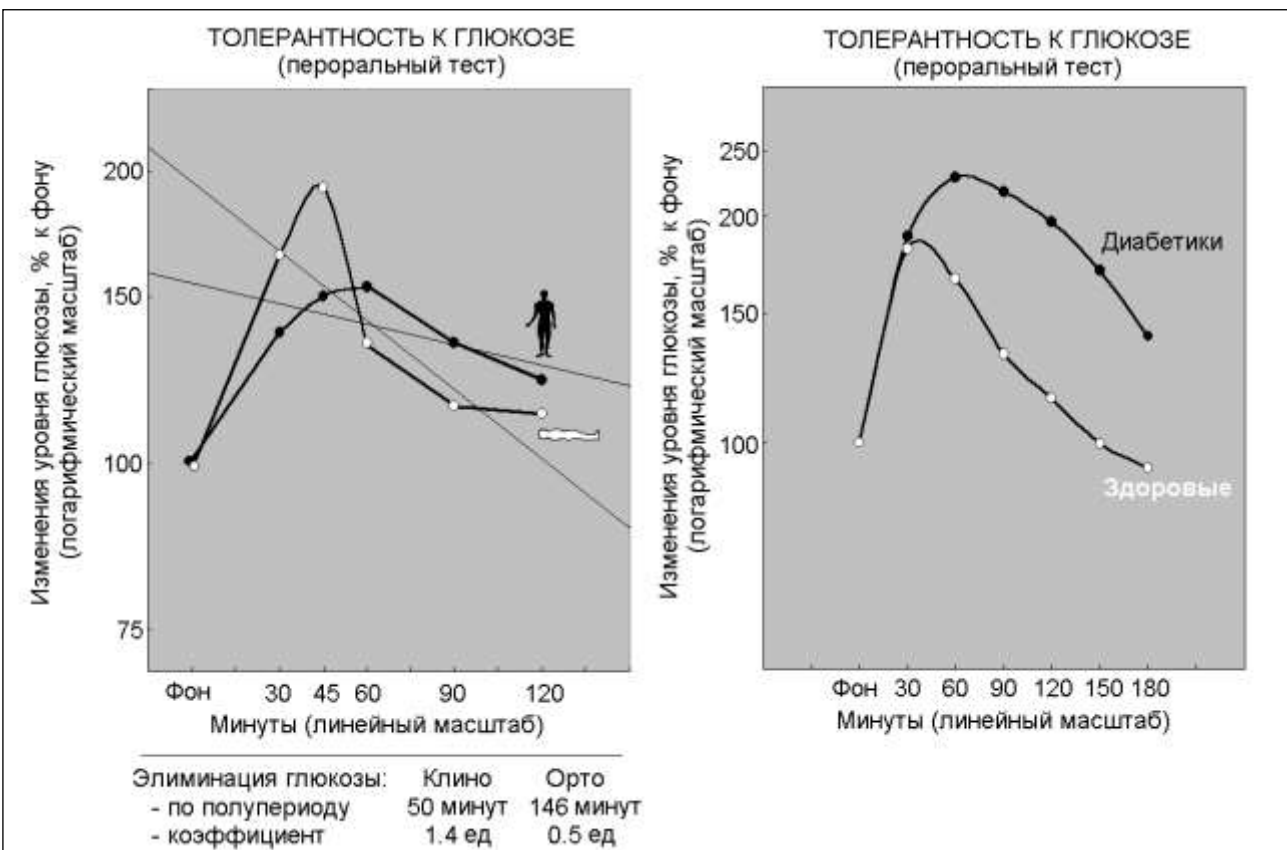


В связи с этим представляет интерес мнение о решающем значении в развитии инсулинозависимого диабета экологических факторов [Rewers и др., 1990], которые особо важно значение приобретают на самых ранних стадиях постнатального онтогенеза. Основанием для этого принимается пик частоты новых случаев в пубертатном возрасте и

наибольшая скорость изменения этого показателя у детей в возрасте от 0 до 9 лет. Что это за факторы предстоит еще выяснить. В частности называется резкое изменение уклада жизни ребенка в связи с началом посещения им детского сада и школы [Дедов и др., 2002]. При этом на фоне увеличения в разных странах заболеваемости СД 1-го типа [Kelnar, 1995] отмечается ее омоложение за счет увеличения удельного веса возрастной группы 0-4 года [Ефимов, Скробонская, 1998].

В первом приближении представляется, что таким наиболее реальным средовым и внутренним фактором, способным спровоцировать развитие диабета, может быть организменная адаптация, а вернее ее напряжение, к перманентно усиливающемуся именно на этом возрастном этапе влиянию земной гравитации в процессе становления прямохождения и ростового увеличения линейных размеров тела. О правомерности такого представления свидетельствуют полученные нами данные по сравнительной характеристике гипергликемических кривых при проведении стандартного перорального теста на толерантность к глюкозе (СТТГ) у здоровых людей в положении лежа и в положении стоя (рис. 4.70). Для унифицирования индивидуальных данных, как у отдельных пациентов, так и в разных условиях проведения СТТГ (клиностатика, ортостатика) кривая содержания глюкозы в крови строилась не по прямым данным, а относительно исходной фоновой величины перед приемом глюкозы, которая принималась за 100%. Для оценки теста использовались характеристики аналогичные внутривенному СТТГ – полупериод элиминации глюкозы ($T_{1/2}$, минуты) и коэффициент элиминации ($K = \ln 2 \times 100 / T_{1/2}$, ед.).

Рис. 4.70 Характеристика гипергликемических кривых и элиминации глюкозы у здоровых мужчин (слева) по результатам проведения перорального стандартного теста толерантности к глюкозе (СТТГ) в клиностатике (белые кружочки) и в ортостатике (черные кружочки). Тонкие прямые линии – линии тренда элиминации глюкозы. Характеристики скорости элиминации глюкозы (по полупериоду и коэффициенту) под рисунком. Справа общий вид гипергликемических кривых при проведении СТТГ у здоровых и у больных сахарным диабетом.



По представленных на рисунке 4.70 данным, определяется выраженная задержка элиминации глюкозы при СТТГ в положении стоя – и по полупериоду (до 140 минут) и по коэффициенту элиминации ($K=0,5$ ед.) по сравнению с СТТГ в положении лежа ($T_{1/2}=50$ минут и $K=1,4$ ед.). При этом, если характер гипергликемической кривой в положении лежа (слева) практически не отличается от таковой у здоровых людей (справа), то при проведении перорального СТТГ в положении стоя (слева) гипергликемическая кривая приближается к таковой у людей с сахарным диабетом (справа). И не только по характеру кривой, а и по коэффициенту элиминации (значительно меньше единицы).

Постепенное нарастание пика гипергликемии при проведении перорального СТТГ в положении стоя может отражать задержку всасывания раствора глюкозы в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) в связи с перераспределительным регуляторным уменьшением кровотока в брюшных органах. Мобилизация таким образом внутрисосудистого объема крови брюшных внутренностей направлена на поддержание системного кровообращения, но снижение кровотока в брюшных внутренностях, безусловно, отражается и на их состоянии. Так, снижение кровотока в слизистой желудка и кишечника реально может нарушить функцию всасывания, в том числе и раствора глюкозы, а снижение кровотока в поджелудочной железе может отразиться не только на ее тканевом состоянии, а также на инкреторной и экскреторной функциях. Иная ситуация при проведении перорального СТТГ складывается в положении лежа – более оптимальные условия брюшного кровообращения вне действия гравитационного (гидростатического) фактора обеспечивают более быстрое всасывание тестового объема раствора глюкозы и достижение пика содержания глюкозы в крови как по гипергликемической кривой по общей выборке (см. рис. 4.70, слева), так и по индивидуальной характеристике, например, у пациента Б. (рис. 4.71).

Следует отметить, что при ортостатической недостаточности кровообращения соответственно ухудшению циркуляторного обеспечения и брюшных внутренностей еще более задерживается всасывание раствора глюкозы и достижение пика содержания глюкозы в крови, еще более выражено снижается и толерантность к глюкозе по пероральному СТТГ (рис. 4.71). При этом поддержание в регуляторном диапазоне гипергликемии можно расценивать, в известной мере, и как один из возможных механизмов, направленный на поддержания внутрисосудистого объема циркулирующей крови и системного давления через осмоларные свойства глюкозы.

Так, например, в отличие от характеристик перорального СТТГ в положении лежа ($T_{1/2}=50$ минут и $K=1,4$ ед.) очень выразительное снижение толерантности к глюкозе при проведении в положении стоя на фоне проявления ортостатической неустойчивости отмечалось у пациента Б. (рис. 4.71), у которого были проявления пре-коллаптоидного состояния (общая слабость, тошнота, артериальная гипотония). По СТТГ у него отмечалась еще более выраженная задержка формирования гипергликемического пика, вероятно и из-за задержки всасывания раствора глюкозы по рассмотренному выше регуляторному механизму перераспределительного уменьшения кровотока брюшных внутренностей, а также выраженное увеличение полупериода снижения глюкозы в крови ($T_{1/2}=194$ минуты) и уменьшении коэффициента элиминации глюкозы до 0.4 ед.

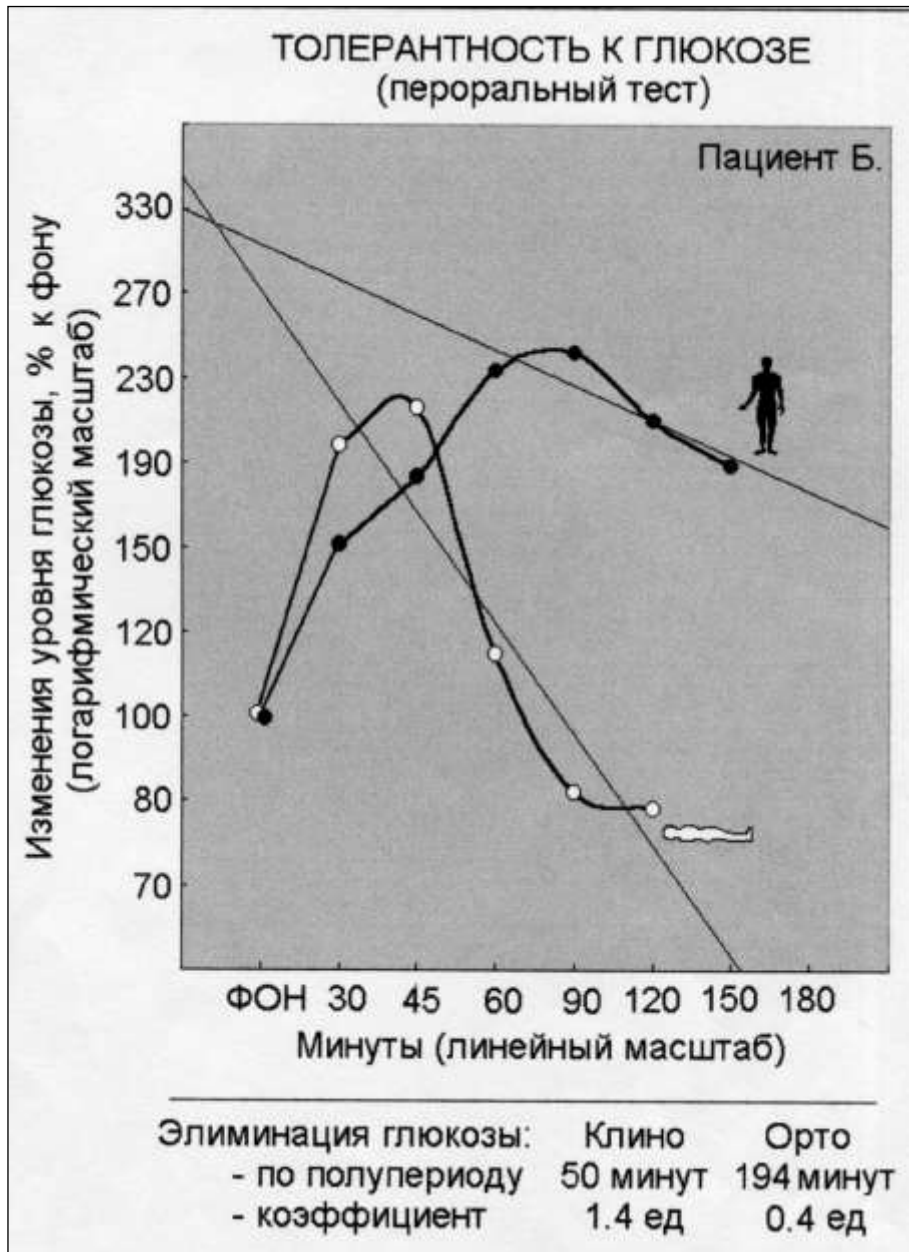


Рис. 4.71 Изменение уровня глюкозы (в % к фону) при проведении перорального стандартного теста на толерантность к глюкозе у пациента Б. на фоне преколлаптоидного состояния в положении стоя. СТТГ в клиностаике (белые кружочки) и в ортостатике (черные кружочки). Тонкие прямые линии — линии тренда элиминации глюкозы. Характеристики скорости элиминации глюкозы (по полупериоду снижения уровня глюкозы в крови и коэффициенту элиминации глюкозы) под графиками внизу рисунка.

Вопрос о том являются ли установленные у людей при проведении перорального СТТГ характеристики гипергликемической кривой, которые ассоциируют со снижением толерантности к глюкозе, следствием возможной задержки всасывания глюкозы в ЖКТ снимаются в проведенных исследованиях адаптивных особенностей регуляции гликемии у макаков резусов [Белкания, 1982, 1984] при использовании внутривенного СТТГ. В плечевую вену вводился 40% раствор глюкозы в объеме, соответствующем дозе 1 г на кг массы тела). И в этих исследованиях было показано выраженное снижение толерантности к глюкозе в ортостатическом положении. Для внутривенного СТТГ характерен более выраженный пиковый характер гипергликемической кривой как у обезьян, фиксированных в положении

лежа (на рис. 4.72, клино), так и в ортостатическом положении на поворотном столе (на рис. 4.72, орто). При этом в ортостатическом положении характеристики СТТГ и по полупериоду снижения уровня глюкозы ($T_{1/2}=90$ минут) и коэффициенту элиминации глюкозы ($K=0,8$ ед) демонстрировали выраженное снижение толерантности к глюкозе, характерное для диабетического состояния.

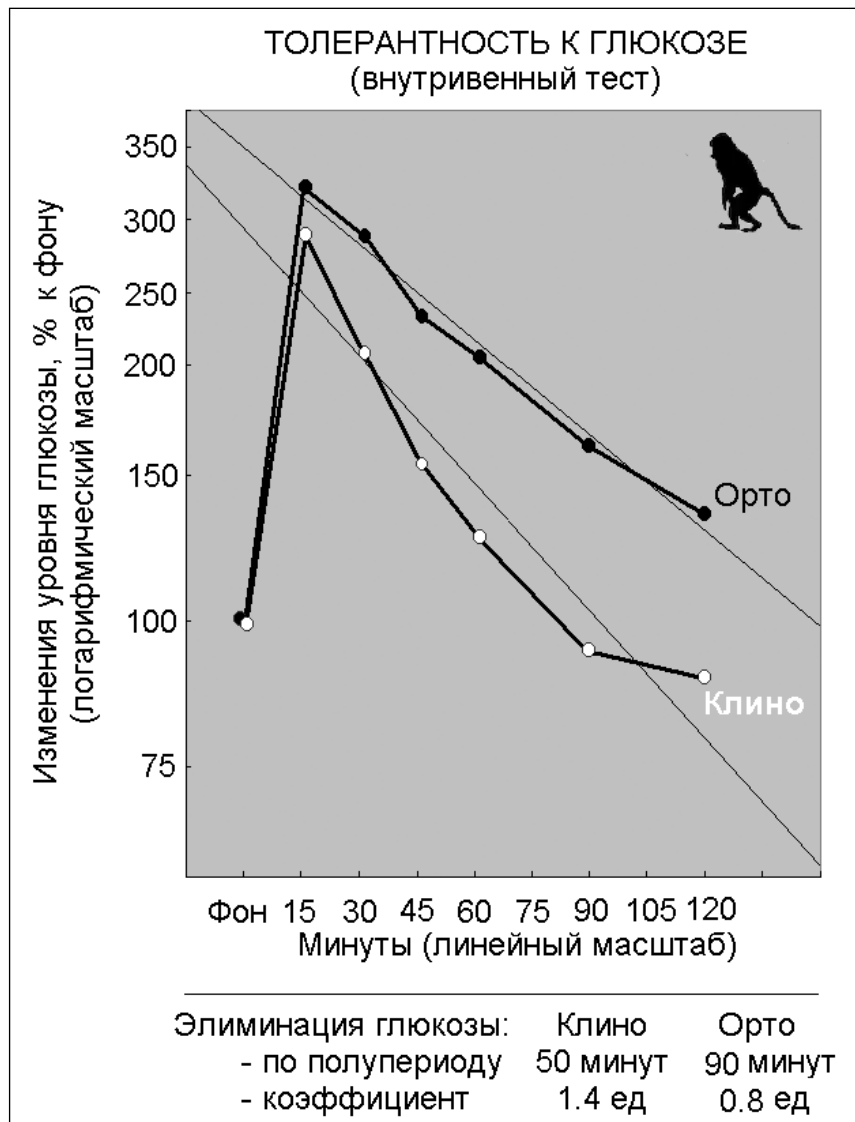


Рис. 4.72 Характеристика гипергликемических кривых и элиминации глюкозы обезьян по результатам проведения внутривенного теста толерантности к глюкозе. В клиностатике (белые кружочки) и в ортостатике (черные кружочки). Тонкие прямые линии – линии тренда элиминации глюкозы. Характеристики скорости элиминации глюкозы (по полупериоду и коэффициенту элиминации) под рисунком.

Четкий пиковый характер гипергликемической кривой определялся (по собственным данным) и при внутриартериальном СТТГ у крыс (глюкоза вводилась в катетер для измерения артериального давления), фиксированных в горизонтальном положении (Рис. 4.73, клино), при высокой скорости элиминации глюкозы по полупериоду снижения уровня ее в крови до 32 минут и высоком коэффициенте элиминации глюкозы ($K=2.2$ ед). Соответственно более низкой устойчивости кровообращения крыс к ортостатическому воздействию по сравнению с обезьянами [Белкания и др, 1988] отмечалось и более выраженное снижение толерантности к глюкозе. Гипергликемическая кривая после пикового повышения уровня глюкозы в крови была очень полой и соответственно

характеризовалась выраженным увеличением полупериода снижения уровня глюкозы до 157 минут и уменьшением коэффициента элиминации глюкозы до 0.44 ед.

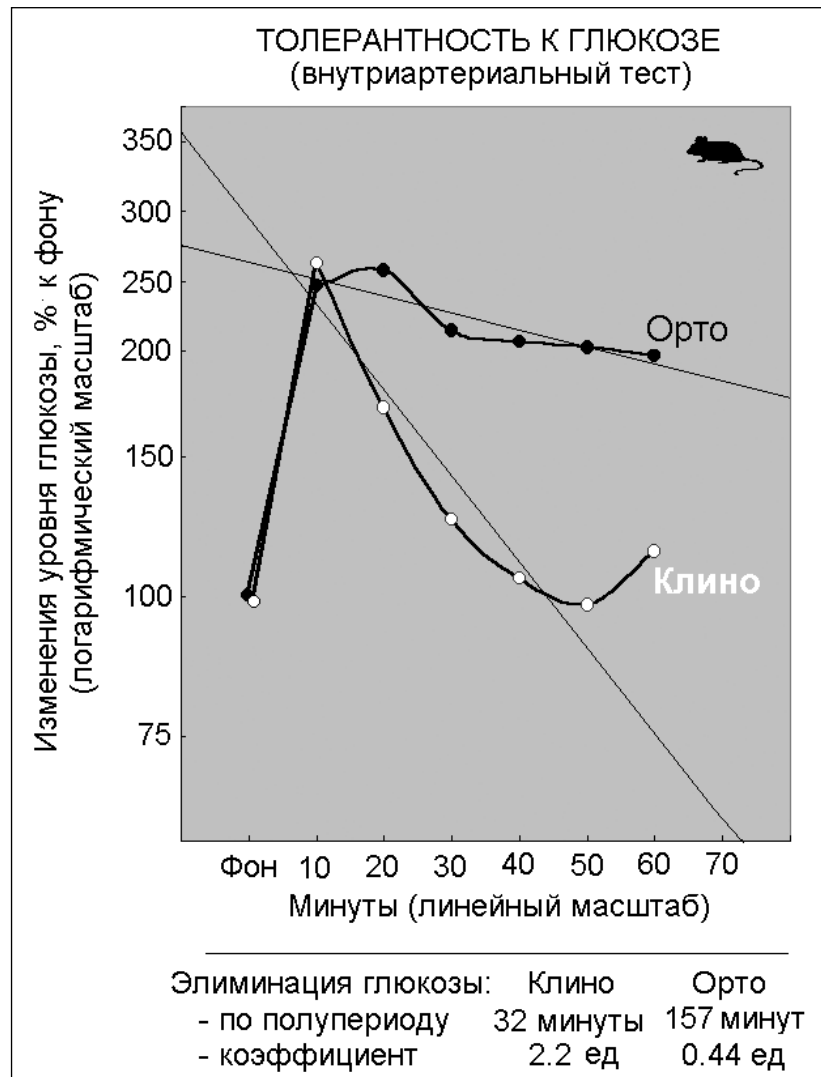


Рис. 4.73 Характеристика гипергликемических кривых и скорости элиминации глюкозы у крыс в клиностатическом и ортостатическом положении тале при проведения внутриартериального теста толерантности к глюкозе.

Фиксация обезьян при проведении СТТГ на поворотном столе является для них, безусловно, стрессовым воздействием, однако, как показали проведенные исследования, оно не перекрывает отличия между СТТГ в клиностатике и в ортостатике. Более того, эти отличия в регуляции гликемии усиливались на фоне дополнительного острого стрессового воздействия у обезьян, вызванного кураризацией (тубокурарин) бодрствующего животного [Белкания, Кантария, Чувиров, 1977; Белкания, 1981; Белкания, Воронцов, Зданкевич, 1984] с поддержанием на протяжении всего времени миорелаксации и проведения СТТГ управляемого дыхания. Такое стрессовое воздействие сопровождается чрезвычайным психоэмоциональным напряжением. На рис. 4.74 показаны линии тренда элиминации глюкозы при внутривенном СТТГ у обезьян в клино- и в ортостатике без и на фоне острого стрессового воздействия.

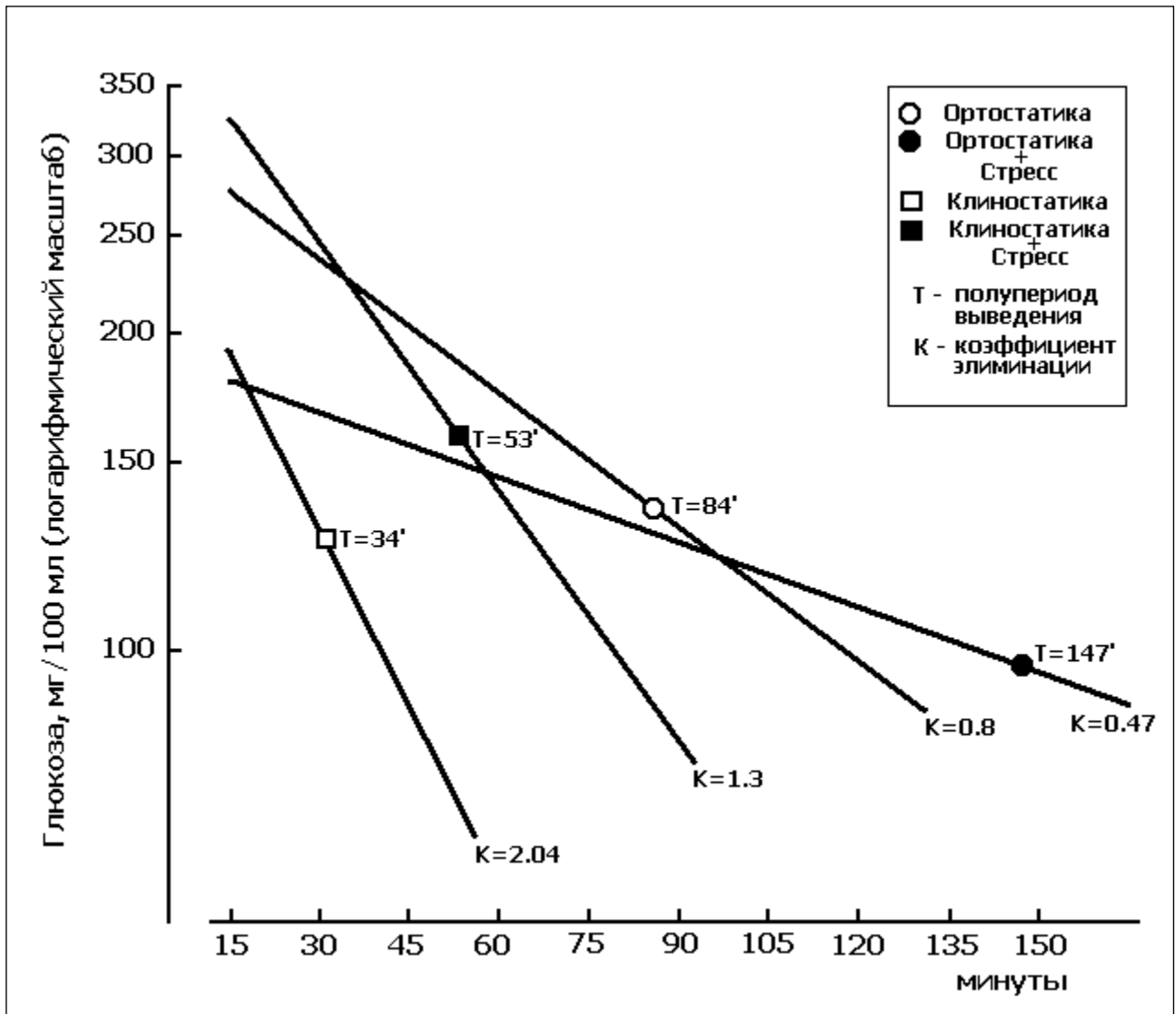


Рис. 4.74 Линии тренда изменений уровня глюкозы в крови при проведении внутривенного теста на толерантность к глюкозе у обезьян в клиностаике (квадраты) и в ортостатике (кружки) в обычных условиях (маркеры белого цвета) и при сочетании с острым стрессом (маркеры черного цвета).

T – полупериод элиминации глюкозы (минуты), K – коэффициент элиминации (ед.). Маркеры T располагаются в соответствии с проекцией на линии тренда, рядом приводится величины T в минутах.

При обычной фиксации обезьян в положении лежа (белый квадратик) характеристики гипергликемических кривых после внутривенного введения тестового объема 40% раствора глюкозы соответствуют нормативному состоянию регуляции гликемии по полупериоду (T=34 минуты) и коэффициенту (K=2.04 ед.) элиминации глюкозы. В ортостатике элиминация глюкозы резко замедляется – по полупериоду (T) снижения уровня глюкозы в крови до 84 минут (белый кружок) и по коэффициенту элиминации до K=0.8 ед. На фоне острого стрессового воздействия толерантность к глюкозе снижается и лежа – увеличение полупериода снижения уровня глюкозы в кров (T) до 53 минут и уменьшение коэффициента элиминации (K) до 1.3 ед. Но особенно выражено толерантность к глюкозе по характеристикам внутривенного СТТГ снижается на фоне острого стрессового воздействия в

ортостатике. При этом полупериод снижения уровня глюкозы в крови (Т) увеличивался до 147 минут, а коэффициент элиминации глюкозы (К) уменьшался до 0.47 ед.

Различия в скорости элиминации глюкозы при СТТГ у обезьян в положении лежа и в ортостатике сопровождаются определенными различиями в чувствительности к инсулину [Белкания, 1984] при проведении у обезьян внутривенного теста на чувствительность к инсулину СТЧИ (0.2 ЕД на кг массы тела), при котором развивается гипогликемия (рис. 4.75). В отличие от положения лежа, в котором после введения инсулина снижение уровня глюкозы сменяется фазой его повышения, в ортостатике соответственно уменьшению скорости элиминации глюкозы из крови при СТТГ отмечается усиление ее элиминации при СТЧИ, т.е. снижение толерантности к глюкозе в тканях компенсируется повышением чувствительности к инсулину и наоборот. Такие четкие реципроктные отношения четко видны при сопоставлении характеристик гипергликемических кривых при СТТГ в клино- и в ортостатике (рис. 4.70) и гипогликемических кривых при СТЧИ (4.75).

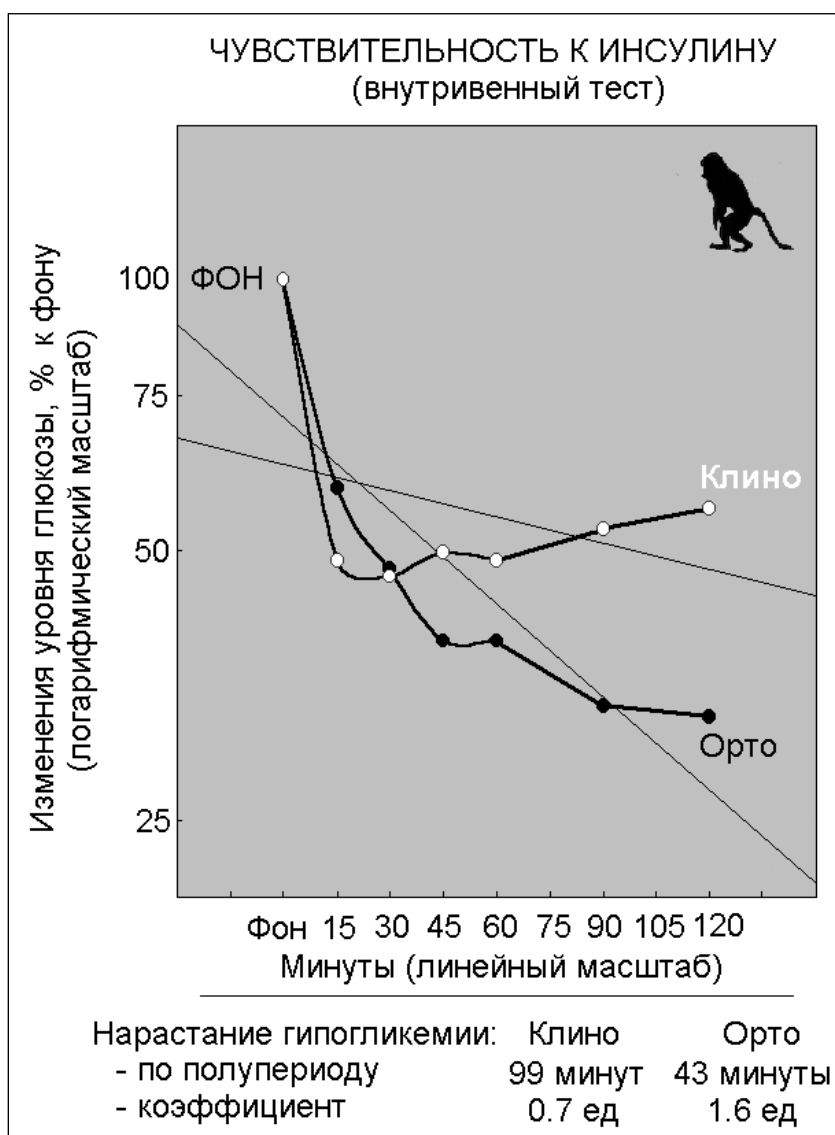


Рис. 4.75 Изменения уровня глюкозы в крови (в % к фону) при проведении внутривенного теста на чувствительность к инсулину у обезьян в клино- и ортостатике (белые кружки) и в ортостатике (черные кружки).

Тонкие линии — линии тренда снижения уровня глюкозы. Степень чувствительности оценивается по полупериоду (50% от фона) снижения уровня глюкозы и коэффициента нарастания гипогликемии (рассчитывается аналогично СТТГ)

Реципрокный баланс между состоянием вагоинсулярной регуляции (понижение толерантности к глюкозе) и изменением чувствительности тканей (клеточных рецепторов?) к инсулину (повышение чувствительности) при функциональных напряжениях организма составляет, по-видимому, основу требуемого тканевого энергообеспечения. Нарушение такой реципрокности, в том числе, и при перенапряжении вагоинсулярной регуляции может привести к глубоким регуляторным расстройствам, таким как инсулинорезистентный диабет (снижение толерантности к глюкозе и чувствительности к инсулину) и гипогликемическая кома (повышение толерантности к глюкозе и чувствительности к инсулину).

Рассмотренные данные свидетельствуют о том, что регуляция гликемии в ортостатике выражено потенцирует снижение элиминации глюкозы, особенно при сочетании с дополнительным психоэмоциональным напряжением при стрессовом воздействии или при циркуляторной недостаточности сердечно-сосудистой системы в положении стоя. Соответствие показателей стандартного теста на толерантность к глюкозе (СТТГ) при ортостатическом воздействии характеристикам диабетического состояния, особенно в сочетании с психоэмоциональным напряжением, определяет возможное значение особенностей регуляции гликемии при прямохождении как одного из внутренних факторов риска в развитии эссенциального суб- и диабетического состояний. Неслучайно, именно для обезьян с их полу- и вертикальной позной статикой, как и для прямоходящего человека, характерно спонтанное развитие эссенциального сахарного диабета.

Достаточно высокий уровень инсулинозависимых состояний и в зрелом возрасте можно также ассоциировать с усилением влияния такого, одновременно среднего и внутреннего, фактора. Такое усиление определяется, во-первых, увеличивающейся экспозицией суточного пребывания человека в вертикальном положении тела на этом этапе онтогенетической адаптации к земной гравитации (этап 5), а во-вторых, суточным и возрастным накоплением амортизирующих проявлений антигравитационного напряжения организма, особенно в сочетании с психоэмоциональным напряжением. Во всяком случае, рассмотренные выше данные дают определенные основания и для такой постановки вопроса.

Возможным внутренним фактором, способствующим развитию диабетических состояний, являются перераспределительные регуляции гемодинамического обеспечения при адаптации ССС к гравитационному фактору кровообращения при прямохождении. Одной из таких стандартных регуляций, которая может составить циркуляторную основу формирования диабетического состояния и другой патологии органов пищеварительной системы (язвенная болезнь, лискинезии и т.п.), является гиперрезистивность брюшных сосудов с уменьшением сосудистой емкости и соответствующая мобилизация объема крови, что сопровождается уменьшением кровотоков (вплоть до ишемии) в брюшных внутренних органах, включая и поджелудочную железу.

В этом отношении, а также в вопросе «детского» или «взрослого» приоритета даты клинического проявления, представляет интерес рассмотрение возрастной динамики заболеваемости язвенной болезнью желудка и 12-перстной кишки (рис. 4.76). Во-первых, это связано с достаточно высокой эпидемиологической и социальной значимостью этого заболевания, а, во-вторых, с видовой специфичностью его, также как и эссенциального диабета, в нозологическом профиле человека. Действительно, эквивалента человеческому варианту хронической язвенной болезни желудка и 12-перстной кишки среди других видов животных просто нет. С позиции рассматриваемой же онтогенетической модели адаптации к земной гравитации важно, что это заболевание клинически проявляется на протяжении всего постнатального онтогенеза, перманентно нарастая с раннего детства до взрослого возраста и снижаясь к старости [Самянец, Тютина, 1964; Кауров, 1971; Рябова, Масевич, 1975]. При этом, подчеркивается весьма значимая доля детей и подростков среди всех язвенных больных и обращается внимание на то, что первые признаки язвенной болезни появляются у детей дошкольного и младшего школьного возраста (6-11 лет) с учащением их проявления в возрасте 14-17 лет (Нетата, 1974; Пипия, Телия, 1975; Пархоменко, 1997).

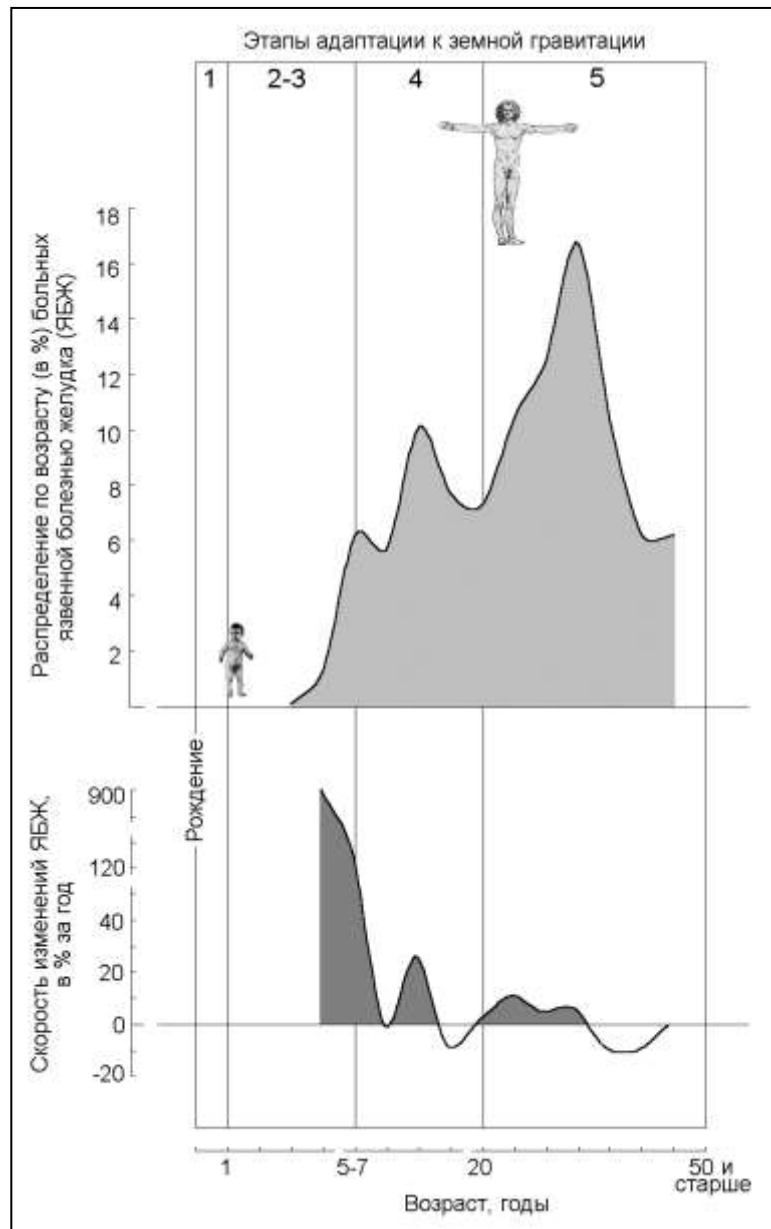


Рис. 4.76 Распределение по возрасту больных с язвенной болезнью желудка (первично заболевших) на протяжении онтогенетической динамики адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения у человека.

Приводится с дополнениями (авт. ред.) на основании сводных данных [Рябова, Масевич, 1975].

Рассмотрение возрастного распределения больных с язвенной болезнью желудка g_j сводным данным Рябовой, Масевич, (1975), которые согласуются и с другими данными [Нетэхата, 1974; Пипия, Телия, 1975; Лапин, 1976], показывает, что возрастная динамика заболеваемости не носит монофазный характер. По общему уровню распределения отмечается четкие три пика увеличения больных с язвой желудка: первый – в 6 лет, второй – в 11-12 лет и, наконец, третий пик – к 35 годам (см. рис. 4.76). Следует иметь в виду, что основу таких повышений составляет не только увеличение первично выявленных больных, а и рецидивы у ранее заболевших. С учетом этого отмечается, что, во всяком случае, уровень первичной заболеваемости язвой желудка у детей и взрослых в значительной мере

выравнивается и составляет у детей от 2% до 8%, подростков от 4% до 13% и у взрослых 10% [Неттахата, 1974; Пипия, Телия, 1975; Браунвальд и др. (ред), 1996]

Анализ же возрастного распределения по показателю скорости изменения (рис. 4.76, внизу) демонстрирует особую динамичность заболеваемости язвенной болезнью именно в детском возрасте. При этом наибольшим на протяжении всего постнатального онтогенеза годовой прирост заболеваемости язвенной болезнью является к 6 годам жизни ребенка в условиях прямохождения, второй значимый прирост – в раннем пубертатном возрасте (к 11 годам). В зрелом возрасте уже с заметно меньшей скоростью годового прироста заболеваемость язвенной болезнью увеличивается до середины репродуктивного возраста (к 35 годам). В последующем заболеваемость начинает снижаться и к концу репродуктивного периода стабилизируется на уровне, который вполне соизмерим с подростковым возрастом.

Возможно, на такую возрастную динамику оказывает влияние выраженный половой диморфизм язвенной болезни желудка у мужчин и женщин, который отражается, по разным авторам, соотношением от 3:1 до 5:1, а среди молодых людей еще большим – 8-10:1 [Кривицкий, Нагайченко, Таболина, 1973; Пипия, Телия, 1975; Циммерман, 1992]. Выравнивается это соотношение по язвенной болезни желудка к 60 годам [Браунвальд и др. (ред), 1996]. У мальчиков и девочек же отмечается параллельный рост заболеваемости язвой желудка и 12-перстной кишки до 13 лет, после чего кривые заболеваемости отчетливо расходятся – с 14 лет у мальчиков заболеваемость вновь начинает нарастать, а у девочек она значительно снижается [Рябова Л.П., Масевич Ц.Г., 1975].

Можно уточнять приведенные соотношения, но принципиальным положением является то, что половой диморфизм отсутствует на первых (1, 2, 3 и частично 4) и на 6 этапе рассматриваемой онтогенетической модели адаптации к земной гравитации в процессе становления прямохождения. Вполне возможно, что формирующийся характерный для женщин гормональный баланс, который ориентирован на обеспечение циклического процесса эндометрия, неспецифически улучшает и циркуляторное обеспечение репаративные процессы во всех слизистых, в том числе и желудка. В этом отношении выяснение конкретного механизма возможного протекторного эффекта, который обуславливается прямыми или опосредованными гормональными влияниями, может представить и определенный практический интерес.

И, наконец, в этой связи следует обратить внимание и на принципиальные различия биологической основы клинического проявления язвенного процесса у детей и у взрослых, особенно старшего и пожилого возраста. У детей эрозивное повреждение слизистой желудка или 12-перстной кишки происходит на фоне высокой динамичности ростового процесса и адаптационного напряжения, в том числе и по гравитационному фактору в процессе этапного формирования прямохождения. Именно это обстоятельство и может обуславливать соответствующую высокую динамичность и остроту клинических проявлений ювенильного язвенного процесса. У взрослых язвенное поражение реализуется на этапе завершившегося ростового процесса и стабилизации физического развития. Отсюда и снижение динамичности клинических проявлений и хронизация заболевания, что проявляется более или менее длительными циклами ремиссии-рецидива в клиническом течении болезни. Инволютивные процессы, начинающиеся во второй половине репродуктивного возраста и продолжающиеся в пострепродуктивном периоде, повышают вероятность характерной для этого возрастного этапа малигнизации хронического язвенного процесса.

Рассмотренные данные показывают определенную ассоциацию ростовых процессов и клинических проявлений соматического состояния организма с этапами онтогенетической адаптации к земной гравитации при формировании прямохождения, как основного биологического качества человека и его жизнедеятельности в этих видоспецифических условиях двигательного поведения. Выразительность и сопоставимость такой ассоциации при кажущемся монофазном характере ростового процесса раскрывается использованием такого динамичного показателя как скорость изменения анализируемых показателей,

позволяя унифицировать показатели разной модальности – антропометрические, физиологические и клинические.

Помимо специфического антигравитационного напряжения двигательной системы и кровообращения, в обеспечение адаптации растущего организма к земной гравитации в процессе формирования прямохождения вовлекаются и другие системы. Такое адаптационное напряжение неспецифически отражается на реактивности и резистентности организма и может стать основой и патологических проявлений и, прежде всего, хронических заболеваний неинфекционной природы, характерных для нозологического профиля человека (антропатология), которые определенно связаны с его основным биологическим качеством как прямоходящего существа. Следует иметь в виду, что общий уровень тех или иных патологических проявлений (той или иной нозологии) в каждый последующий возрастной период носит накопительный характер. Однако скорость такого накопления является различной. Проведенный анализ морфологических, функциональных и клинических проявлений возрастной динамики развития человека, совмещенной с этапами онтогенетической адаптации к земной гравитации, четко демонстрирует особую напряженность именно начальных этапов становления прямохождения, на которых, как было показано выше, закладывается основа физического и психофизиологического развития человека.

С позиций гравитационной биологии и антропологии обосновывается значение определяющего биологического качества человека – прямохождения, как базовой адаптации организма к существованию в условиях земной гравитации. Значение этой адаптации в биологии человека как прямоходящего существа проявляется в характерной для него онтогенетической этапности становления и реализации антигравитационной функции основных систем организма и ростового процесса в целом, а также в характерном нозологическом профиле заболеваемости (антропатология), который определенно связан с этими этапами на протяжении всего постнатального развития.

В этом отношении особому обсуждению подлежит рассмотрение основных неинфекционных заболеваний, типичных для нозологического профиля человека (антропатология). Это, прежде всего, сердечно-сосудистые заболевания – артериальная гипертония и гипотония, ишемическая болезнь сердца, нарушения мозгового кровообращения, недостаточность артериального и венозного кровообращения нижних конечностей. Кроме того, это дегенеративные заболевания позвоночника и крупных суставов, в первую очередь, тазового пояса и нижних конечностей. Это язвенная болезнь желудка и 12-перстной кишки, сахарный диабет и ряд других заболеваний на основе хронических ишемических состояний и венозной недостаточности внутренних органов брюшной и тазовой полости. Следует упомянуть и об очевидно связанных с проявлением гравитационного фактора при прямохождении грыж не травматического происхождения, а также разных видов опущения брюшных и тазовых органов.

4.4. Антропогенетическая и онтогенетическая модель общих клинических проявлений соматического состояния человека (собственные данные)

Антропофизиологический подход при рассмотрении возрастных особенностей состояния человека, в том числе, и динамики сердечно-сосудистой системы (ССС), которая является системой базового обеспечения любого соматического состояния, создает необходимую основу для интеграции устоявшихся представлений о развитии человека в постнатальном онтогенезе с учетом видоспецифических условий его жизнедеятельности как прямоходящего существа. Во всяком случае, «антропогенетическое» в значительной мере модифицирует «онтогенетическое» в состоянии человека вообще, а в гемодинамическом обеспечении любого соматического состояния особенно, учитывая не просто поэтапное онтогенетическое формирование прямохождения как основного позного и двигательного условия жизнедеятельности, а как перманентную организменную адаптацию к земной гравитации [Белкания, Дилеян, Багрий и др., 2013аб, 2014; Дилеян, 2016а]. При этом, в отличие от всех остальных животных с проноградной позной статикой и четвероногой

локомоцией особая напряженность такой адаптации по ССС у человека, как прямоходящего существа, связана с особыми условиями проявления и регуляции по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения и прослеживается на всех этапах постнатального онтогенеза [Белкания, 1982; Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988; 1990].

В проведенном исследовании «антропофизиологическое» уже по определению, как видоспецифическое организменное и системное рассмотрение возрастной динамики состояния ССС человека, реализуется по нескольким методологическими составляющими (моделям) анализа. При этом понятия «антропогенетическая» и «онтогенетическая» модели используются в методологической связке как инструмент анализа возрастной динамики соматического состояния и, особенно, ССС человека с учетом его видоспецифического биологического качества – прямохождения. Отсюда первой составляющей такого антропофизиологического подхода является рассмотрение постнатального онтогенеза в соответствии с поэтапной адаптацией к земной гравитации в процессе становления прямохождения, а затем и жизнедеятельности в этих видоспецифических физических условиях для человека как прямоходящего существа. Второй составляющей антропофизиологического подхода является обязательная оценка состояния функций организма и его соматического состояния по двум обязательным характеристикам – клиностатической (в положении лежа) и ортостатической (в положении стоя).

Онтогенетический анализ (модель) профиля общего соматического состояния (по диагнозу, жалобам) проводился по данным обсервационного исследования в соответствии с «антропогенетической моделью» (периодизацией) адаптации к земной силе тяжести (см. рис. 3.7) по следующим возрастным выборкам (суммарно мужчины и женщины): до 8 лет (n=55), 9–14 лет (n=68), 15–21 лет (n=226), 22–35 лет (n=326), 36–55 лет у женщин и 36–60 лет у мужчин (n=658), до 70 лет (n=413) и старше 70 лет (n=198). Использовались данные медицинской документации, а также опроса (анамнез, жалобы) пациентов. Преимущественная проявляемость синдромов (симптомов) того или иного соматического состояния оценивалась по клиностатическому положению лежа и в ортостатическому положению стоя.

Учитывая условность и размытость определения «практическое здоровье», а также высокую степень сцепления с процессом старения основных неинфекционных заболеваний человека, реальность рассматриваемой «антропогенетической модели» онтогенетической динамики общего соматического состояния определилась использованием нерафинированной по нозологическому или клиническому составу смешанной выборки. Единственным ограничительным условием при формировании такой выборки было исключение из ее состава пациентов с острыми состояниями или обострением хронических заболеваний.

Некоторое количество госпитальных больных, попавших в соответствующие возрастные выборки «антропогенетической модели», были представлены пациентами также с хроническими заболеваниями, находившимися на лечении или реабилитации в плановом порядке. В основном группу таких пациентов составили больные с постинфарктным кардиосклерозом, сосудистой патологией аорты и ее ветвей, а также недостаточностью мозгового кровообращения и кровообращения нижних конечностей. Фактически общая выборка по «онтогенетической модели» получена на основе обсервационного (наблюдательного) клинического исследования, а анализ общих характеристик соматического состояния по выделенным возрастным выборкам «антропогенетической модели» проведен поперечным методом.

При общей клинической характеристике исследуемой выборки, помимо медицинских сведений о соматическом состоянии (по диагнозу), учитывались данные по болевым синдромам висцерального и невралгического происхождения, синдрому головокружения и другие жалобы, патогномичные тем или иным заболеваниям и топически ориентированные по сегментарному принципу на основные блоки кровообращения. Так, по синдрому висцеральной боли учитывались жалобы на головную боль, боли в области сердца и груди, в поясничной области (почки), живота, таза и нижних конечностей (бедро, голени). По синдрому боли невралгического происхождения учитывались жалобы на боль в области головы, шеи, груди, грудного и поясничного отдела позвоночника, крестца и тазобедренных суставов, бедра и голени, коленных и голеностопных суставов, стоп. Отдельно оценивался синдром головокружения, другие жалобы учитывались соответственно диагностической картине соматического состояния. По всем возрастным выборкам оценивалась доля пациентов (в % по выборке) с теми или иными нозологиями (по диагнозу) и синдромами (по жалобам).

Болевые синдромы (раздельно висцерального или невралгического происхождения), головокружение и другие жалобы по состоянию оценивались суммарно (сумма всех событий по оцениваемой группе – «n» симптомов) по показателю плотности их проявления («n» симптомов / «n»

соответствующей выборки – общей или возрастной, в %). Учитывался характер проявления жалоб (появление или усиление) в разных позах (стоя, лежа, стоя и лежа) и в разное время суток, ассоциируемое также с соответствующим положением тела.

На рисунке 4.77 приводятся данные динамики плотности (в %) проявления учитываемых групп клинических синдромов у мужчин и женщин в соответствии с возрастными этапами «антропогенетической модели» у мужчин и женщин. В целом по всем синдромам и на протяжении всей возрастной динамики у женщин отмечается общее превалирование плотности проявления учитываемых синдромов, по сравнению с мужчинами. При этом, и у женщин и у мужчин нарастание выраженности субъективного эквивалента соматического состояния отмечается по выборкам 1-го и 2-го репродуктивного возраста – с 22 и до 60 лет у мужчин и до менопаузы у женщин.

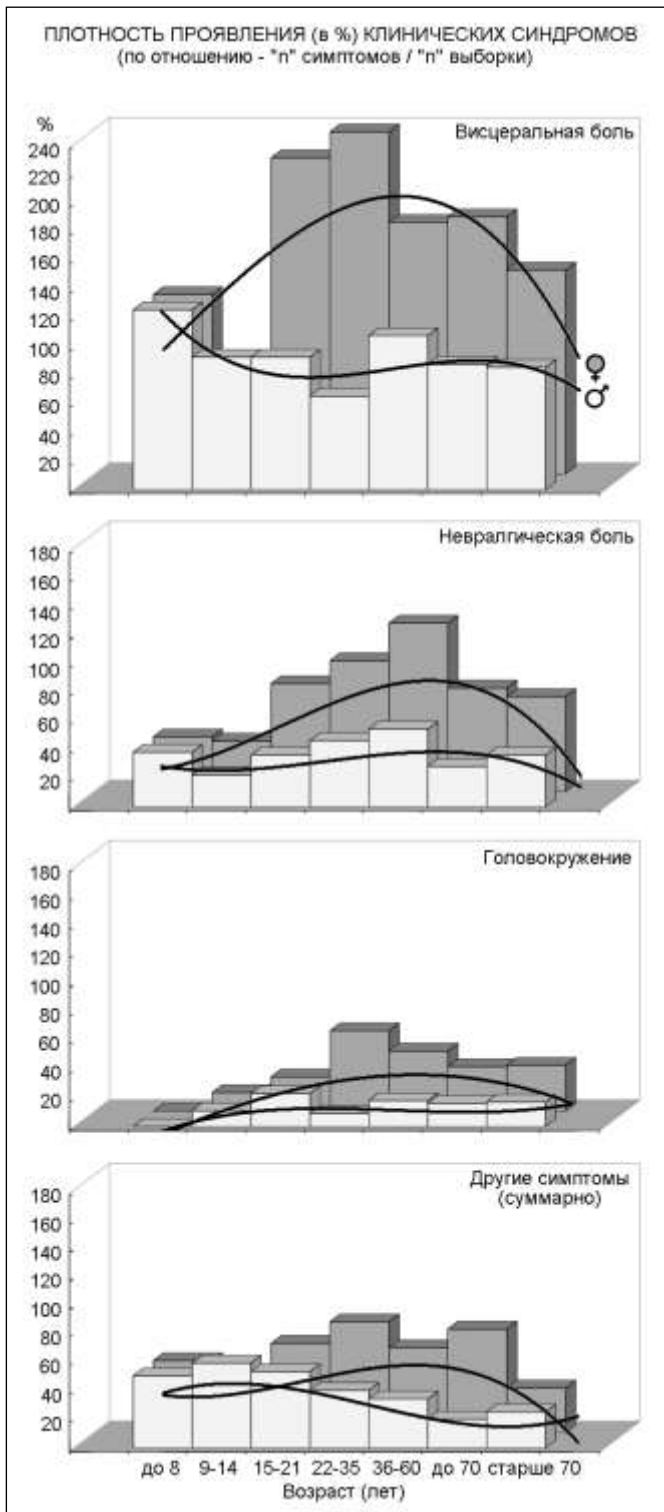


Рис. 4.77 Возрастная динамика плотности проявления (в %) клинических синдромов (по отношению "n" симптомов к "n" выборки). Темный профиль – женщины, светлый – мужчины. На диаграмму наложены линии тренда (полиномиальная аппроксимация) возрастной динамики, соответственно у женщин и мужчин (см. обозначения на рисунке).

По-видимому, это отражает то обстоятельство, что в составе именно этих возрастных группа было большее число пациентов с потенциальной вероятностью обострения того или иного хронического заболевания. Дальнейшая элиминация из популяции таких пациентов (или с обострением текущего хронического состояния, или смерть) сопровождается и достаточно четким уменьшением доли субъективного компонента соматического состояния и нивелированием различий его проявления у женщин и мужчин.

По линиям тренда возрастной динамики общего проявления всех групп учитываемых клинических синдромов отсутствие различий между женщинами и мужчинами в периоде роста (до 21-22 лет) можно связать с еще, если не завершившейся, то с не закрепившейся половой дифференциацией соматического состояния по нозологическому профилю на предефинитивной стадии физического развития. Поэтому, неслучайно, наиболее рельефно половые различия проявляются в зрелом возрасте. Такая динамика свидетельствует о том, что половая составляющая соматического состояния определяет не только половую дифференциацию, а в значительной мере модифицирует и онтогенетическую составляющую соматического состояния организма, включая и возрастные особенности нозологического профиля.

Следует отметить, что, помимо общей динамики, половые различия отражаются и в определенной этапности формирования сегментарной структуры, в частности, болевого синдрома висцерального происхождения. Рассмотрение в этом плане именно синдрома висцеральной боли определяется универсальностью этого биологического феномена, как сигнала опасности, и включением его в патогенез практически любого функционального и патологического состояния организма.

На рисунке 4.78 приводятся данные по распределению долей (в %) проявления боли висцерального происхождения по основным сегментам тела, которые ассоциируются с соответствующими системами внутренних органов и основными блоками кровообращения. При этом суммарное число жалоб на боль по всем учитываемым 8-ми сегментам тела (голова, грудь, сердце, живот, таз, бедро, голень или стопа) по соответствующим возрастным выборкам принимается за 100%. В состав «специфического болевого синдрома» включались последовательно наибольшие доли по сегментам (на рисунке выделены черным фоном и белым шрифтом) до набора ими суммарной доли, достигающей порога 95% вероятности специфичности ($P \leq 0.05$), в соответствии с непараметрическим критерием специфичности преваляирования наибольшей доли [Генес, 1967]. Такой «специфический болевой синдром» на рисунке выделен красным цветом, а доли (в %) составляющих его блоков приводятся белым шрифтом.

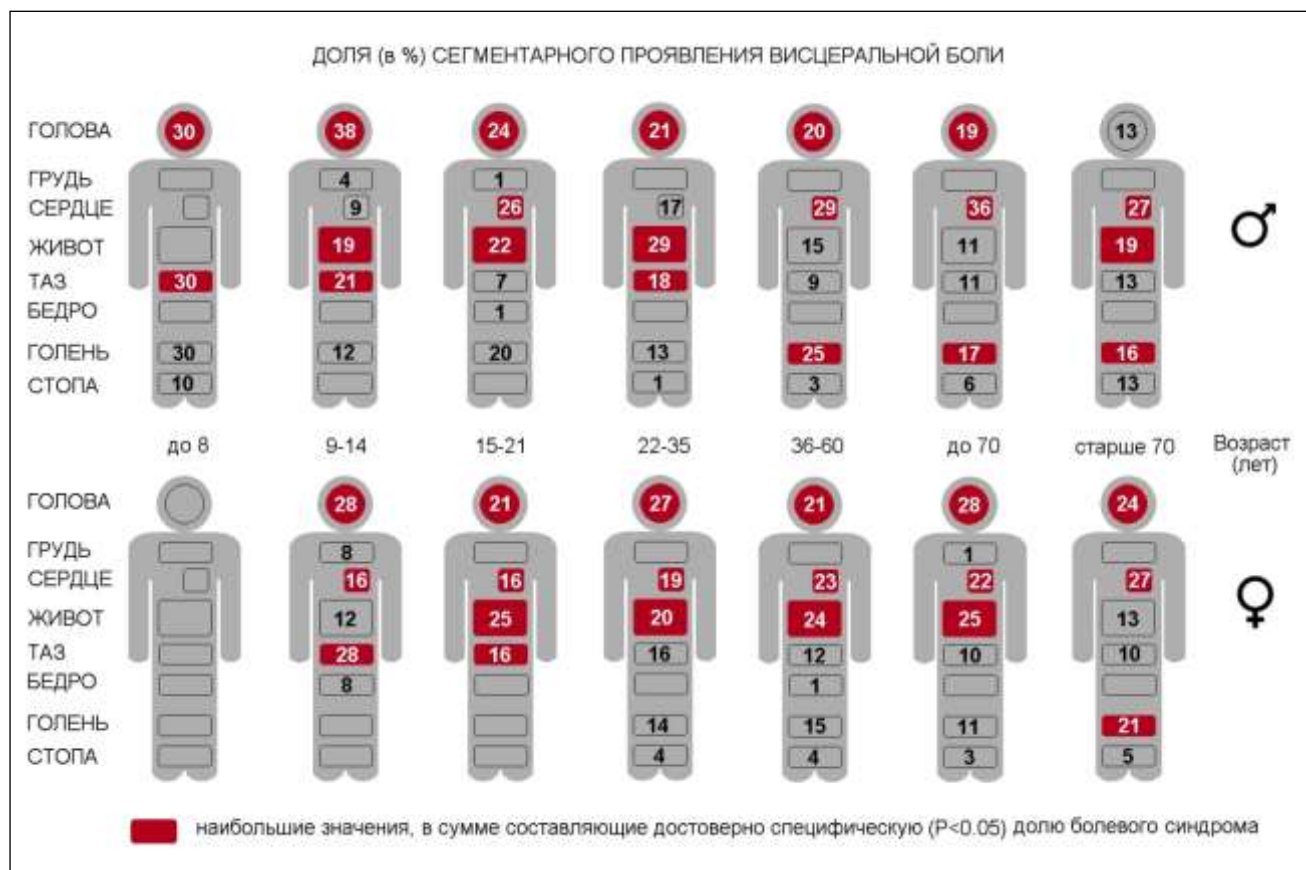


Рис. 4.78 Возрастная динамика сегментарного проявления боли висцерального происхождения и характера превалирующего синдрома висцеральной боли (по достоверно специфической суммарной доле – выделено красным фоном и белым шрифтом).

Цифры приводятся по блокам, по которым отмечался симптом боли. Остальные обозначения см. на рисунке.

По большей части возрастных выборок такой характерный синдром определялся тремя сегментами тела. Примечательно, что и у мужчин и у женщин в составе синдрома висцеральной боли в значимой суммарной доле были жалобы на головную боль. Можно отметить, что синдром головной боли у женщин (21-28%) и мужчин (19-38%) сохранялся одним из ведущих в структуре жалоб на протяжении всей возрастной динамики. При этом следует отметить, что, начиная с половозрелости головная боль у женщин, по сравнению с мужчинами, становится характерным синдромом, достигая в 1 репродуктивном возрасте специфического уровня - у 65% выборки. То же можно отметить и по кардиалгии – у женщин доля жалоб на боли в области сердца перманентно усиливались, начиная с препубертатного возраста (9-14 лет) от 16% и до 27% в возрасте старше 70 лет. У мужчин кардиалгически актуальными были возрастные периоды завершения роста (15-21 лет), а наиболее значимыми и стабильными проявления боли в сердце были, начиная со 2-го репродуктивного (зрелого) возраста (36-60 лет) – 29%, до 70 лет – 36 % и старше 70 лет – 27%.

Значимую долю жалоб по возрастной динамике составляла боль в животе. При этом у мужчин эти жалобы включались в специфический болевой синдром, начиная с возрастного периода 9-14 лет. Доля жалоб на боль в животе становилась ведущей в болевом синдроме висцерального происхождения в 1-ом репродуктивном возрасте (22-35 лет) и являлась самой большой (29%) на протяжении всей возрастной динамики. Уместно упомянуть, что именно в этом возрасте отмечается и наибольшее число впервые заболевших и болеющих язвенной болезнью желудка и 12-перстной кишки и другими заболеваниями органов пищеварения, для которых патогномичной является боль в животе. У женщин представительность данной жалобы, наряду с головной болью и болью в области сердца, совпадает с возрастом полового созревания, реализации репродуктивной функции и пострепродуктивной перестройки (после менопаузы).

У мужчин, начиная со 2-го репродуктивного возраста (36-60 лет) четко в составе «специфического болевого синдрома» проявляется доля жалоб на боли в голенях и стопах (16-25%). При этом, в отличие от женщин, боли в голенях у мужчин в той или иной степени отмечаются по всей возрастной динамике, начиная с детского возраста. У женщин жалобы боли в голенях отмечаются с репродуктивно активного возраста (22-35 лет), а значимую долю (21%) в общем синдроме боли висцерального происхождения эти жалобы составляют в возрастной группе старше 70 лет, сочетаясь с кардиалгией (24%) и головной болью (24%).

Особо следует отметить сочетание в «специфическом болевом синдроме» кардиалгии, как правило, с одной из постоянных составляющих – у мужчин, начиная с начала репродуктивного возраста и далее, это боль в голенях (в том числе, и «перемежающая хромота»); а у женщин – с начала полового созревания это боли внизу живота и таза, а затем и до менопаузы у каждой 4-й женщины постоянное присутствие в «специфическом болевом синдроме» боли в животе. В целом можно отметить, что «антропогенетическая модель» возрастной динамики достаточно выражено проявляет четкий половой диморфизм по «специфическому болевому синдрому», как одному из клинически существенных субъективных отражений соматического состояния у человека.

Онтогенетическая адаптация к земной гравитации, безусловно, является организменной, а отсюда при системной оценке состояния и, особенно, ССС необходимо, чтобы диагностическая информация была получена по базовым (видоспецифическим) условиям жизнедеятельности. Для человека это синхронизированное с характерным биоритмом позных условий жизнедеятельности стереотипное изменение положения тела, а значит и условий проявления гравитационного фактора кровообращения – утром переход в вертикальное положение стоя, днем жизнедеятельность в разных формах прямохождения (сидение, стояние, ходьба) и ночью переход в горизонтальное положение лежа [Белканиа, Ткачук, Пухальская, 2003]. С момента утреннего вставания с постели и на протяжении всего дневного периода пребывания в условиях прямохождения – это наряду с усилением позно-двигательной активности, прежде всего, максимальное антигравитационное напряжение ССС, а после перехода в положение лежа и на протяжении ночного сна – это снятие этого напряжения и восстановление функционального ресурса ССС. И такой видоспецифический для человека суточный биоритм жизнедеятельности, синхронизированный со сменой положения тела, пронизывает весь постнатальный онтогенез.

Понятно, что для человека актуальны оба поздние условия жизнедеятельности, но особо значимыми являются условия вертикального положения тела, в которых проявляется максимальное напряжение ССС в режиме антигравитационного обеспечения кровообращения и в которых человек находится большую часть суток (2/3 и более), а значит и всей своей жизни. Именно вертикальное положение тела является актуальным и в клиническом отношении. При большинстве функциональных и патологических соматических состояний наиболее ранние проявления или усиление их выраженности отмечаются именно в тех или иных поздних условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе). Отмечаемую в клинической практике наиболее высокую частоту сердечно-сосудистых катастроф (инсульт, инфаркт миокарда, внезапная смерть) в утренние часы [Хатано, Сегемацу, Штрассер 1977; Tofler, Brezinski, Schafer et al, 1987] следует связывать с антигравитационным напряжением ССС в связи с переходом к обычным для человека условиям жизнедеятельности в вертикальном положении тела. У больных со скрытой или клинически выраженной сердечно-сосудистой патологией это напряжение может явиться для ССС чрезвычайным и привести к развитию острых осложнений.

В этом отношении весьма показательны данные [Tofler, Brezinski, Schafer et al, 1987] о том, что период с 6 до 9 часов утра при обычном суточном режиме - единственный интервал за 24-часовой период, в течение которого способность тромбоцитов к агрегации значительно увеличивается. Самой низкой агрегационная способность по характеристике реактивности тромбоцитов *in vitro* на аденозин дифосфат и эпинефрин была в 6 часов утра (до пробуждения испытуемых) и значительно повышалась в 9 часов утра (через 60 минут после пробуждения и перехода к обычному двигательному режиму). Утреннего повышения агрегационной способности тромбоцитов не наблюдалось после позднего пробуждения, когда испытуемые пребывали вялыми и неактивными в постели. Исходя из наших представлений, отмечаемое увеличение частоты инсультов в первую половину дня [Хатано, Сегемацу, Штрассер 1977] следует также связывать не с влиянием перепада внешней температуры (от комфортной под одеялом до более низкой температуры воздуха в помещении), а с несравненно более мощным воздействием на ССС гравитационного фактора кровообращения и со соответствующим напряжением регуляции ССС в связи с переходом к вертикальной позе.

В то же время положение лежа эмпирически в оздоровительных системах и в медицине используется как одна из лечебных и восстановительных мер (постельный режим) в поддержке здоровья человека. И достаточность ночного сна, в котором основной составляющей является лежание человека и снятие в этих условиях антигравитационного напряжения ССС, является серьезной проблемой современного человека.

Об актуальности условий прямохождения для соматического состояния свидетельствуют и полученные нами данные о преимущественном проявлении болевого синдрома, головокружения, а также других жалоб при том или ином соматическом состоянии у пациентов анализируемой выборки именно в условиях вертикальной позы (рис. 4.79). Так, у мужчин и женщин болевой синдром висцерального происхождения (голова, сердце, органы грудной клетки, живот, таз, нижние конечности) в 88-89% проявлялся или усиливался в вертикальном положении тела (сидя, стоя, при ходьбе) и только в 11-12% это было в положении лежа или пациенты не могли четко идентифицировать положение тела. Еще более высокой преимущественная проявляемость в положении тела стоя (у 95-97% мужчин и женщин) отмечалась при неврологических болевых синдромах, связанных с заболеваниями скелетно-мышечной системы и периферической нервной системы. Особо патогномичный синдром для регуляции ССС по гравитационному фактору – головокружение у 87% мужчин и 97% женщин проявлялись именно в вертикальном положении тела. В целом, 97-98% пациентов адресовали проявление или усиление тех или иных жалоб к условиям прямохождения. Преимущественное проявление основных клинических синдромов в положении стоя определяется и при более дифференцированном их рассмотрении (рис. 4.80).

Рис.4.79 Преимущественное проявление (доля в %) в положении жалоб по стоя основным группам нозологий и клинических синдромов у мужчин и женщин.

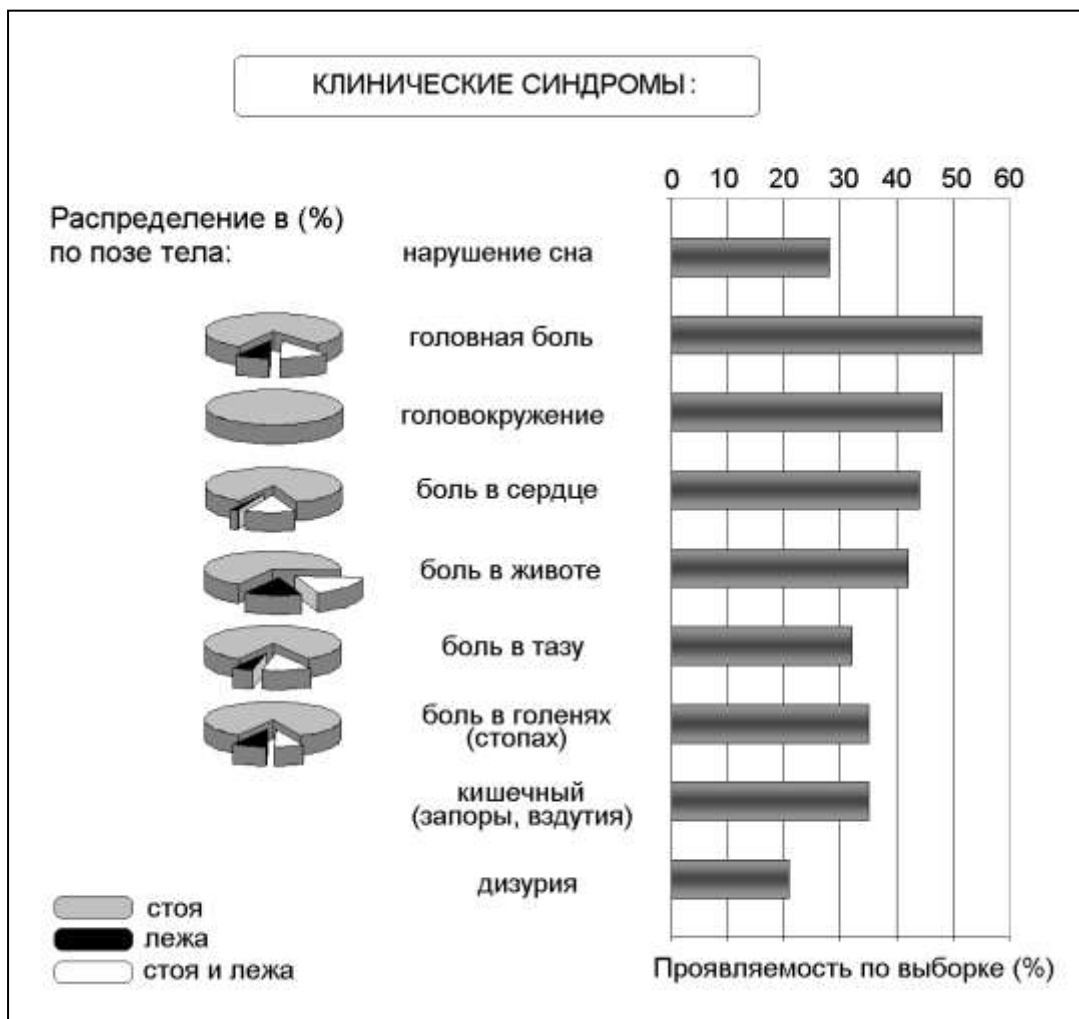
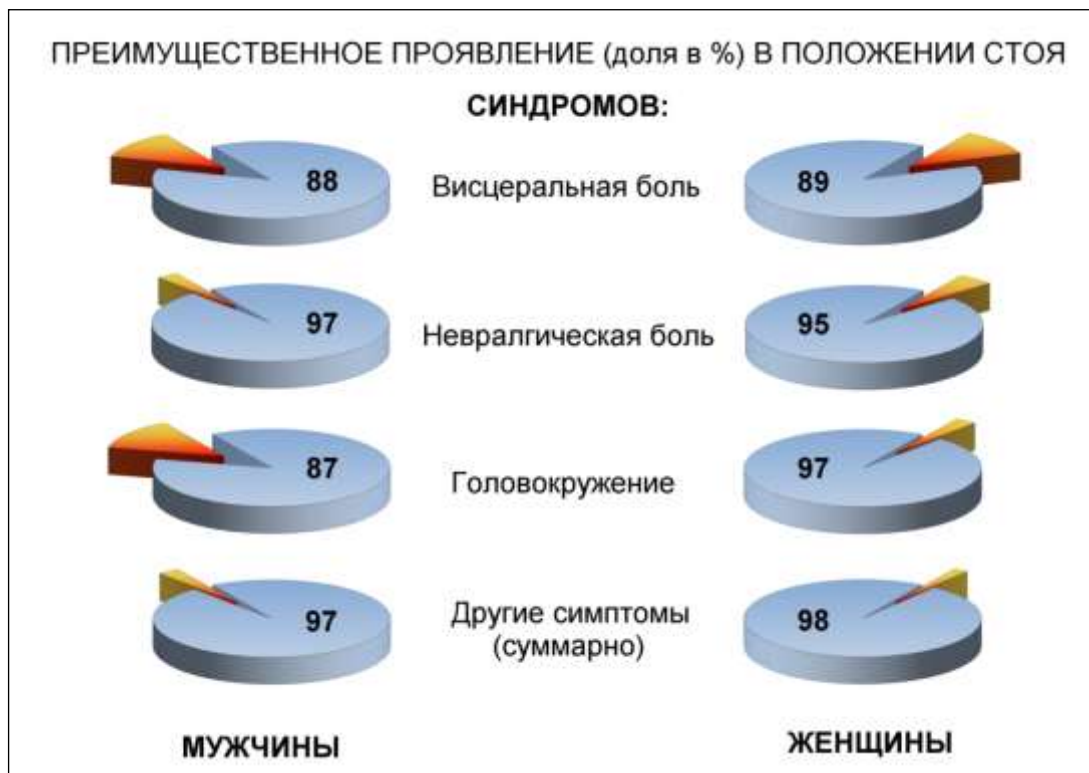
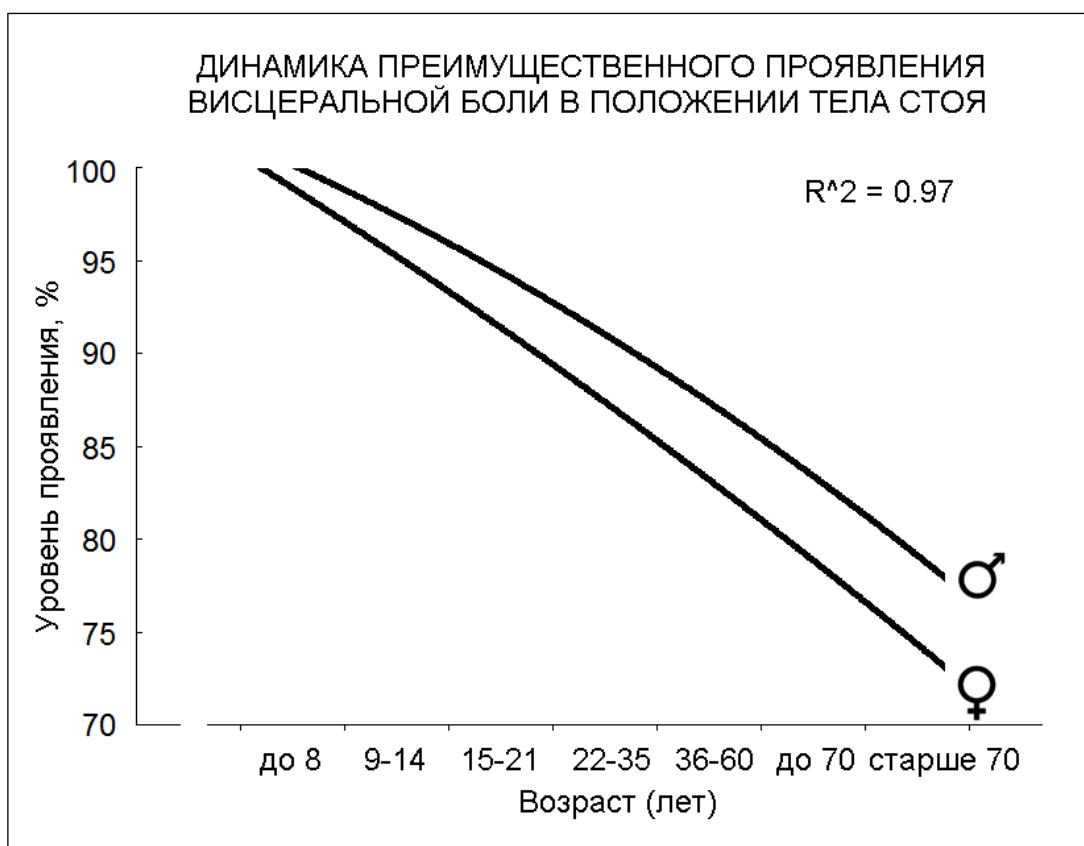


Рис. 4.80 Характеристика основных клинических синдромов у лиц контрольной группы.

Хотя на протяжении всех возрастных периодов преимущественное проявление жалоб в вертикальном положении тела оставалось на специфически достоверном уровне, не опускаясь по разным группам синдромов ниже 76%, однако, в целом, трендом возрастной динамики, как у мужчин, так и у женщин было выраженное снижение отмеченной позной зависимости (рис. 4.81). Такая четкая направленность тренда так же свидетельствует о начальном преимущественном проявлении субъективного отражения изменений соматического состояния организма в положении стоя и с последующим перманентным закреплением жалоб и в положении лежа. Однако, и далее в старших возрастных периодах приоритетным для проявления жалоб продолжают оставаться те или иные позные условия прямохождения (стоя, сидя, при ходьбе).

Рис. 4.81 Линии тренда (полиномиальная аппроксимация) возрастной динамики уровня висцеральной боли у мужчин и женщин (см. обозначения на рисунке) по доли проявления (или усиления) синдрома боли в положении стоя (в %) к общему числу проявлений болевого синдрома.



Следует отметить, что при общем тренде с высокой степенью достоверности ($R^2=0.97$) моделирования возрастной динамики по рассматриваемому показателю, общий уровень такого определенного позозависимого проявления болевого синдрома, ассоциируемого с определенными соматическими (нозологическими) состояниями, у мужчин выше, чем у женщин. Это отражает большую актуальность вертикального положения тела для мужчин, вероятнее всего, в связи с более высокими, по сравнению с женщинами, линейными размерами (рост, масса тела) и уровнем физической активности.

Однако у женщин на активном этапе репродуктивного цикла актуальность антингравитационного напряжения, особенно сердечно-сосудистой системы, в тех или иных условиях прямохождения (сидя, стоя, при ходьбе), в которых женщина преимущественно вынашивает беременность, существенно усиливается. Формирующиеся в связи с ростом матки и плода физические условия существенно влияют на циркуляторное состояние ССС, особенно в положении стоя, синергично усиливая циркуляторную напряженность в режиме антигравитационного

обеспечения кровообращения матери и плода. О реальности такого напряжения и его последствиях свидетельствуют данные распределения живорождений и мертворождений на протяжении суток (рис. 4.82). По приведенным данным видно, что преимущественно живорождения приходятся на ночное время суток, тогда как пик мертворождений приходится именно на дневной период, когда максимально проявляется и антигравитационное напряжение сердечно-сосудистой системы по гравитационному фактору кровообращения.

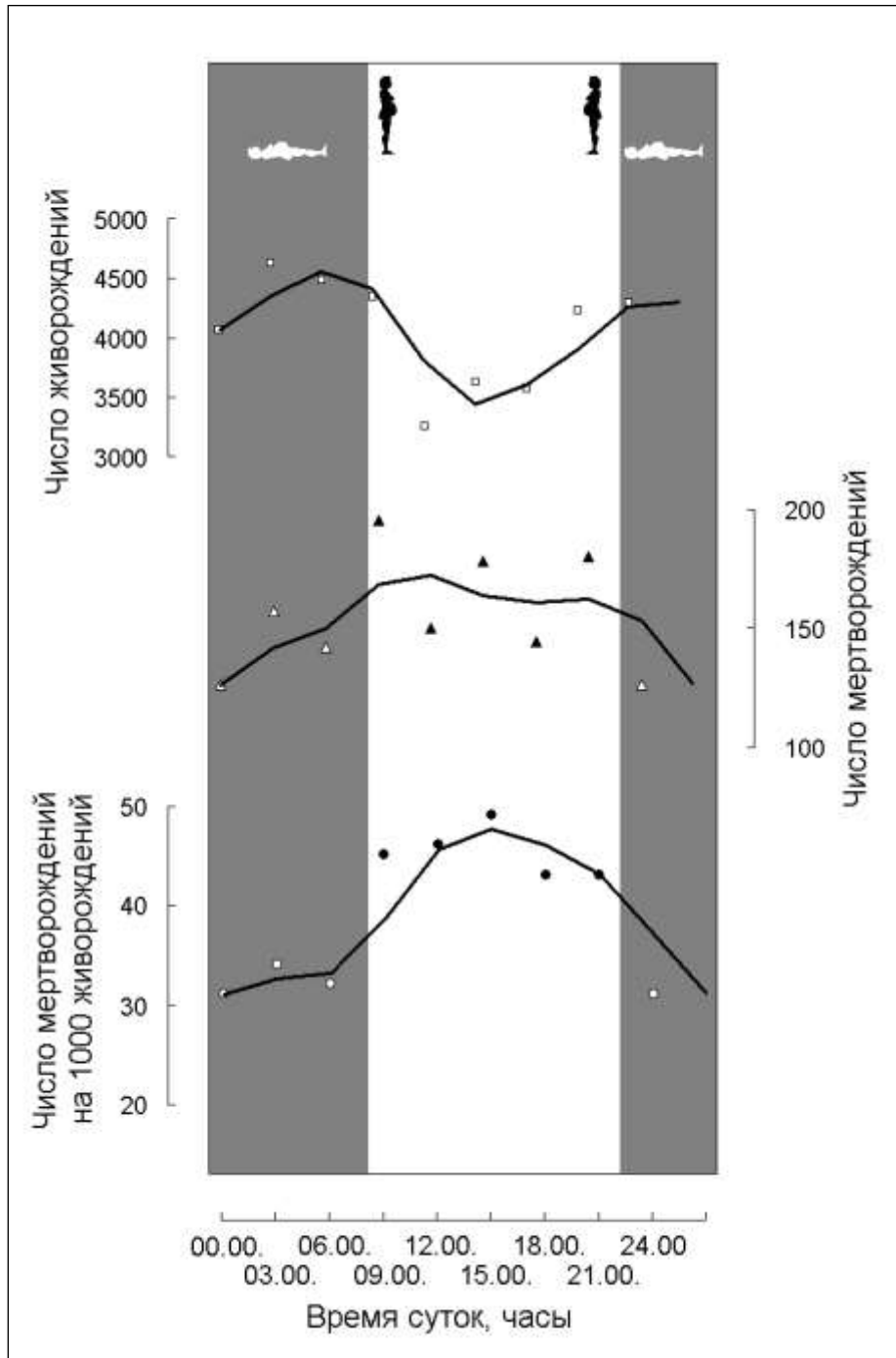


Рис. 4.82 Распределение по линиям трендов живорождений и мертворождений на протяжении суток (маркеры соответствуют фактическим величинам). Анализ проведен по данным (J.V.Derorte) материнской смертности и мертворождения в штате Нью-Йорк за 1915-1925 годы, приведенных А.В.Нолл, 1955)

Онтогенетический анализ данных по общей характеристике нозологического профиля (диагнозы, синдромы) проводился в сопоставлении с выборкой 1-го репродуктивного возраста (22-35 лет). Последняя принимается в качестве выборки сопоставления для оценки направленности отличий по остальным возрастным выборкам. Основанием тому является, что именно к этому возрасту завершаются ростовые процессы и стабилизируется соматическое состояние [Дильман, 1987; Кишкун, 2008; Белкания, Дилеян, Багрий и др., 2014б; Дилеян, Белкания, Багрий и др., 2015; Дилеян, 2016а]. Данная позиция усиливается и тем, что именно в пределах 1-го зрелого возраста преимущественно реализуется репродуктивная функция, а посему именно к этому возрасту осуществляется максимальная соматическая и функциональная стабилизация организма для оптимального обеспечения репродуктивной миссии.

С учетом этого обстоятельства нами проведен анализ данных по общей характеристике нозологического профиля (диагнозы, синдромы) по анализируемым возрастным выборкам. В таблицах 4.7 (у мужчин) и 4.8 (у женщин) приводятся данные по проявляемости (доля в % по выборке) у обследуемых по учитываемым общим диагностическим определениям и синдромам. На основании этих данных дается общая и аналитическая характеристика возрастной структуры нозологического профиля по общим состояниям, а также характеристика сегментарного распределения некоторых состояний (по диагнозу, синдромам), по основным сегментам тела (голова, легкие, живот, таз-бедро, голени) у мужчин и женщин.

Таблица 4.7 Аналитическая матрица общей характеристики нозологического профиля анализируемой выборки по онтогенетической модели у мужчин.

СОСТОЯНИЯ	МУЖЧИНЫ, возрастные группы (лет, n)						
	До 8 n=44	9-14 n=37	15-21 n=129	22-35 n=209	36-60 n=467	До 70 n=271	70+ n=151
По основным общим состояниям сердечно-сосудистой системы (ССС)							
Гипертония	0	0	1	2	28	30	46
Гипотония	0	3	0	1	1	2	4
КАРДИАЛГИЯ	0	8	24	11	29	31	23
ИБС	0	3	2	3	41	51	64*
Инфаркт	0	0	0	1	21	28	31
Сердечная недостаточность	0	0	0	0	0	0	0
Аневризмы	0	0	0	0	0	2	10
Пороки	0	3	0	0	1	1	0
Аритмии	0	0	0	0	3	7	13
По другим системным состояниям:							
Утомление	25	19	24	20	21	9	11
Анемия	0	0	0	0	0	1	0
Головокружение	0	11	23	9	18	16	17
Щитовидная железа	0	0	1	0	0	1	4
ГОЛОВА							
БОЛЬ	38	35	22	14	20	16	11
ШУМ	0	3	2	2	3	4	3
Инсульт, ишемия	0	0	1	1	6	5	14
ОРЗ	0	0	5	3	1	1	0
ЛЕГКИЕ							
БОЛЬ	0	3	1	0	0	0	0
Бронхит и др.	13	5	10	10	17	26	24
ОРЗ	0	0	5	3	1	1	0
ЖИВОТ							
БОЛЬ	0	14	17	16	11	7*	12
Боль почечная	0	3	4	3	5	2	3
Язвенная болезнь	0	0	2	4	11	18	12
Гастриты и т.п	0	8	19	12	17	10	19
Гепатит	13	5	4	5	5	2	3
Диабет	0	0	1	4	23	30	26
ТАЗ							
БОЛЬ	38	19	6	12	9	9	11
Геморрой	0	0	5	4	20	12	14

Мочекаменная болезнь	0	3	1	2	10	10	18
Простата	0	0	0	4	9	14	26
Запоры, метеоризм	0	0	8	6	12	12	14
Дизурия	0	3	0	4	6	8	15
ГОЛЕНЬ							
БОЛЬ	38	11	19	8	26	15	15
Ишемия	0	0	0	1	13	31	46
Варикоз	0	0	0	3	8	21	21

Таблица 4.8 Аналитическая матрица общей характеристики нозологического профиля анализируемой выборки по онтогенетической модели у женщин

СОСТОЯНИЯ	ЖЕНЩИНЫ, возрастные группы (лет, n)						
	До 8 n=11	9-14 n=31	15-21 n=97	22-35 n=117	36-60 n=191	До 70 n=142	70+ n=47
По основным общим состояниям сердечно-сосудистой системы (ССС)							
Гипертония	0	0	3	3	26	48	60
Гипотония	0	0	1	6	3	2	2
КАРДИАЛГИЯ	0	13	35	45	41	39	38
ИБС	0	0	4	15	25	43	62
Инфаркт	0	0	0	0	4	6	17
Сердечная недостаточность	0	0	0	0	2	0	0
Аневризмы	0	0	0	0	0	0	4
Пороки	0	3	3	1	3	5	2
Аритмии	0	0	0	0	2	5	13
По другим системным состояниям:							
Утомление	25	26	44	48	42	34	32
Анемия	0	0	2	1	1	1	0
Головокружение	0	13	24	57	42	31	37
Щитовидная железа	0	0	4	3	10	1	2
Предменструальный синдром	0	35	43	46	23	1	0
Пре- и климакс	0	0	0	0	7*	12*	0
ГОЛОВА							
БОЛЬ	38	22	46	65*	42	51	34
ШУМ	0	3	7	11	12	13	17
Инсульт, ишемия	0	0	2	1	9	7	8
ОРЗ	0	10	9	2	4	3	0
ЛЕГКИЕ							
БОЛЬ	0	6	1	0	1	1	0
Бронхит и др.	13	6	19	12	30	21	26
ОРЗ	0	10	9	2	4	3	0
ЖИВОТ							
БОЛЬ	0	10	56	40	29	32	15
Боль почечная	0	0	24	10	14	12	4
Язвенная болезнь	0	0	1*	7	16	12	9
Гастриты и т.п	0	10	38	33	47	42	30
Гепатит	13	0	10	9	6	4	9
Диабет	0	0	0	0	5	28	36
ТАЗ							
БОЛЬ	38	23	35	38	20	19	15
Геморрой	0	0	1	17	33	18	21
Мочекаменная болезнь	0	0	3	3	10	13	19
Матка, придатки	0	3	13	26	29	15	17
Запоры, метеоризм	0	3	9	19	32	27	23
Дизурия	0	0	3	3	14*	6	11
ГОЛЕНЬ							
БОЛЬ	38	6	19	34	27	21	30
Ишемия	0	0	0	0	8	14	40
Варикоз	0	0	1	5	10	13	21

Полученные данные анализировались в соответствии с непараметрическим критерием специфичности превалирования наибольшей доли [Генес, 1967] из суммы долей сопоставляемых подгрупп – выборки 1-го репродуктивного возраста (22-35 лет) и последовательно с остальными возрастными выборками. Жирным шрифтом выделены достоверные ($P \leq 0.05$) отличия от выборки 1-го репродуктивного возраста (22-35 лет), а также обозначены достоверно специфические доли ($P \leq 0.05$) синдрома по отдельной выборке. Цветом фона ячеек таблицы обозначена аналитическая характеристика клинической направленности отличий по оцениваемой доле синдромов по выборке или по сопоставляемым выборкам. Используется следующая маркировка фона ячеек:

- зеленое (белое) поле – отсутствие испытуемых и пациентов с учитываемыми диагнозами и синдромами (0) или достоверно (жирный шрифт $P \leq 0.05$) меньшая доля таких состояний по сравнению с выборкой I-го репродуктивного возраста (22-35 лет). Это расценивается как позитивная направленность отличий между оцениваемыми возрастными выборками и выборкой сравнения;
- серое поле – наличие синдромов при отсутствии отличий по сравнению с выборкой I-го репродуктивного возраста (22-35 лет);
- желтое поле – неопределенная ($P > 0.05$) по превалированию доля синдромов сравнительно с «выборкой сопоставления» (22-35 лет) или по отдельной выборке, такое состояние расценивается как переходное;
- красное поле – достоверно превалирующая специфическая (жирный шрифт $P \leq 0.05$) доля синдромов по отдельной возрастной выборке испытуемых и пациентов с учитываемыми диагнозами и синдромами или достоверно большая доля таких состояний по сравнению с выборкой I-го репродуктивного возраста (22-35 лет). Это расценивается как негативная направленность отличий между оцениваемыми возрастными выборками и выборкой I-го репродуктивного возраста.

При обзорной характеристике динамики нозологического (синдромального) профиля, особенно по группе болезней ССС, следует отметить, что она принципиально соответствует известным сведениям по возрастной динамике заболеваемости по отдельным нозологиям. Данное обстоятельство дополнительно верифицирует исследуемую выборку пациентов, повышая ее структурную репрезентативность.

Не останавливаясь на подробной характеристике отдельных групп или нозологических единиц, с точки зрения обоснования возрастной выборки (22-35 лет) как выборки сравнения, следует отметить, что как у мужчин, так и у женщин именно выборка по 1-му зрелому (репродуктивному) возрасту является как бы граничной по динамике большинства из учитываемых состояний. То же проявляется и по нозологическим группам (синдромам), ассоциированных с рассматриваемыми сегментами тела (голова, легкие, живот, таз, нижние конечности).

Действительно, именно до этого возрастного рубежа закономерно отмечается или отсутствие или достоверно меньшая доля лиц с теми или иными нозологическими состояниями или синдромами. А по тем возрастным группам детей и подростков, по которым выявляется достоверно большая доля таких состояний, к возрасту 22-35 лет проявляемость их уменьшается. Но особенно рельефно граничный характер именно данной возрастной выборки подчеркивается выраженным и достоверным увеличением доли лиц по большинству учитываемых нозологических состояний и синдромов после 35 лет. И это не просто увеличение, а перманентное нарастание проявляемости этих состояний по последующим возрастным выборкам. Особенно четко это видно по нозологиям, сцепленным с процессом старения [Дильман, 1987], демонстрируя при этом и половые особенности возрастной динамики. Среди них по таким состояниям как артериальная гипертония, ишемическая болезнь сердца (ИБС), инфаркт миокарда, аритмии, сосудистые заболевания мозга и нижних конечностей, язвенная болезнь желудка и 12-перстной кишки. диабет. После 35 лет отмечается очень четкое, особенно у мужчин, возрастное и перманентное нарастание всего комплекса нозологических состояний по тазовым органам и нижним конечностям (голеням).

Весьма показательной в этом отношении является возрастная динамика по ИБС. Скачкообразное повышение доли лиц с ИБС после 35 лет с дальнейшим перманентным и достоверным повышением на протяжении постдефинитивной (пострепродуктивной) стадии с достижением после 70 лет уровня специфической характеристики по выборке – 64% у мужчин ($P < 0.05$). Определенно высокой по данной возрастной выборке была и доля женщин с ИБС – 62%.

Половые отличия возрастной динамики по ИБС четко подчеркиваются по доле лиц с диагнозом постинфарктного кардиосклероза (см. в таблицах 3.9 и 3.10 – Инфаркт). При принципиально однонаправленной возрастной динамике доля лиц с перенесенным в анамнезе инфарктом миокарда у мужчин была большей, начиная с выборки 22-35 лет (у мужчин – 1%, у женщин – 0%), а в последующем по возрастным выборкам 36-60 лет, до 70 лет и старше 70 лет достоверно и выражено доля мужчин с постинфарктным кардиосклерозом была значительно большей (соответственно, 41%, 51% и 64%), чем у женщин, соответственно, 4%, 6% и 17%.

Такой же четкой по направленности, но уже более однозначной у мужчин и женщин, была возрастная динамика и по такой, с точки зрения видоспецифической для человека, патологии (антропатологии) как артериальная гипертензия [Белканиа, Дарцмелия, Демин и др., 1988; 1990].

Рассмотренная возрастная динамика по ИБС и постинфарктному кардиосклерозу, артериальной гипертензии принципиально соответствует данным литературы, что дополнительно верифицирует репрезентативность состава анализируемых выборок. Более четкие дискретные характеристики по возрастной динамике определяются, по-видимому, и более адекватной «антропогенетической моделью» (возрастной периодизации) для анализа онтогенетической динамики проявления характерных для человека и четко сцепленных со старением нозологических состояний.

В репродуктивном возрасте у женщин, помимо гинекологической патологии, безусловно, сопряженной со скрытыми нарушениями брюшного и тазового кровообращения, а также сердечной недостаточности [Белканиа, Коньков, Диленян и др., 2017в; 2018; Коньков, Белканиа, Диленян, Пухальская, 2017, 2018; Konkov, Belkaniya, Puhalska, 2018], связанными с регуляцией ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору, особую актуальность приобретает актуальность оптимального гемодинамического обеспечения для успешной реализации репродуктивной функции женщины, как прямоходящего существа - от поддержания нормального овариально-менструального цикла, оплодотворения яйцеклетки и сохранения беременности на всех ее этапах. При этом следует иметь в виду, что напряженность ССС по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения при беременности, синергично усиливается формирующимися физическими условиями в связи с ростом матки и плода. При этом принципиально важно учитывать, что и изменения в организме женщины, подготавливающие его к длительному вынашиванию беременности крупным плодом, в отличие от остальных животных, и сама беременность вынашивается преимущественно в вертикальном положении тела. Отсюда усиление антигравитационного напряжения и вазоконстрикторной регуляции ССС именно в этом положении тела, может стать основой преэклампсии и формирования артериальной гипертензии у беременных [Белканиа, Коньков, Диленян, 2019]. Предикторами такого развития беременности является четкое нарастание особо напряженного в положении стоя III типа динамической организации кровообращения, особенно при пре- и эклампсии, гиперрезистивность артериальных брюшных и тазовых сосудов - актуального циркуляторного звена в гемодинамическом обеспечении фетоплацентарного кровообращения и гемодинамически идентифицируемая сердечная недостаточность по перфузионному типу [Белканиа, Диленян, Рыжаков и др., 2017], как предиктора клинически значимой кардиомиопатии и сердечной недостаточности у беременных [Белканиа, Коньков, Диленян, Рыжаков и др., 2017; Белканиа, Коньков, Диленян и др., 2018; Коньков, Белканиа, Диленян, 2018; Konkov, Belkaniya, Puhalska, 2018]. Особенно выраженной такая динамика, по направленности отражающая динамику возрастного напряжения регуляции по гравитационному (гидростатическому) фактору кровообращения, является при патологии беременности, четко ассоциируясь между собой.

И у женщин и у мужчин на протяжении репродуктивного и социально активного возрастного периода антигравитационная напряженность относительно усиливается, особенно в 1 зрелом возрасте (22–35 лет), в связи с увеличением временной экспозиции пребывания в вертикальном положении тела (сидя, стоя, при ходьбе). Это связано с нарушением суточного ритма и увеличением времени пребывания в вертикальной позе с укорочением периода лежания, включая нарушения естественной синхронизации по биоритму день-ночь. Все это дополнительно усиливает напряжение организма в режиме антигравитационного обеспечения [Белканиа, Ткачук, Пухальская и др., 2003], реально

ведущее к развитию синдрома утомления [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2016; Белкания, Богданова, Диленян, 2019].

И, наконец, усиление антигравитационного напряжения ССС реально на фоне нарастающей на протяжении второго репродуктивного возраста (старше 35 лет) общей заболеваемости. Иные возможности адаптации к гравитационной нагрузке при прямохождении определяются у человека и в пострепродуктивном возрасте. Вполне естественно, что на фоне старения существенно ослабляется возможность поддерживать уровень антигравитационного напряжения организма. К этому времени, кроме болезненных состояний, накапливается уже солидный «багаж» амортизации тканей и органов, которые обеспечивали длительное время адаптацию организма к силе тяжести. Именно поэтому все большее время человек предпочитает находиться в покое, особенно в положении лежа.

С одной стороны, на фоне любых заболеваний дополнительно усиливается напряженность систем организма в режиме антигравитационного обеспечения. Отсюда широко практикующаяся врачебная рекомендация для болеющих людей – расширение режимного использования постельного режима. С другой стороны, характерные для человека болезни являются проявлением особой (нозологической) формы адаптации к относительно усилившемуся влиянию земной гравитации [Белкания, Дарцмелия, Демин и др., 1988, 1990; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2014в], что рано или поздно приводит к дизадаптации. Такое жизненное антигравитационное напряжение организма на протяжении всего постнатального онтогенеза, взаимодействуя с, так называемыми, факторами риска (средового и организменного происхождения), и определяет антропогенетическую основу процесса старения, включая главные неинфекционные болезни, а также качество и продолжительность жизни человека. С этих позиций представляется целесообразным пересмотр архаичного определения термина «антропатология», основанного на представлении о том, что развитие болезни у человека (будто бы у других животных иначе) «не ограничивается локальным процессом, а оказывает влияние на весь организм» [Плетнев, 1989; Покровский, 2001]. Хотя уже и тогда были [Лорин-Эпштейн, 1929а, 1929б], а в настоящее время особенно в связи с интенсивно развивающимися исследованиями в области эволюционной медицины [Белкания, 1987; Williams, Nesse, 1991; Белкания, Пухальска, Трумпикас, 2005; Белкания, Пухальска, Гибински и др., 2005; Varki, 2012; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2014в; Gluckman, Beedle, Buklijas et al., 2016; Grunspan, Nesse, Barnrs et al., 2018; Belkaniya, Dilenyay, Konkov et al., 2021] имеются достаточно обоснованные предпосылки связать определение «антропатология» с выдающимся биологическим качеством человека – прямохождением.

Предложенная «антропогенетическая модель» (периодизация) адаптации к земной силе тяжести в процессе формирования и жизнедеятельности человека в видоспецифических условиях прямохождения [Белкания, Пухальска, Трумпикас, 2005; Белкания, Пухальска, Гибински и др., 2005; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013, 2014; Belkaniya, Dilenyay, Konkov et al., 2021] проецируется на все три стадии постнатального развития человека (предефинитивная, дефинитивная и постдефинитивная) и, как показывает проведенный выше аналитический обзор, хорошо синхронизируется с принятой периодизацией его физического развития (см. рис. 4.4).

Рассмотренное представление и на его основе предложенная классификация (периодизация) постнатального онтогенеза Человека, ориентированная на его определяющее биологическое качество – прямохождение, позволяет по-иному рассматривать основные проявления его жизнедеятельности во всем диапазоне состояний – здоровье-нездоровье-болезнь, как перманентно протекающую на протяжении всей жизни этапную адаптацию к земной гравитации. Отсюда, исходя из антропогенетического представления о природе Человека как прямоходящего существа, **здоровье человека – это, прежде всего, последовательное и успешное формирование и закрепление признаков гоминидной триады (прямохождение, мозг, речь) с последующей успешной реализацией видовой репродуктивной и социальной миссии** (Белкания, 2013в). Такое представление является

необходимым синтезирующим элементом и в устоявшихся на данный момент представлениях о причинах и механизмах развития упомянутых выше главных неинфекционных болезней, сопряженных со старением, т.н. «четырёх моделей медицины» по В.М.Дильману (1987). Сформулированные им экологическая, генетическая, онтогенетическая и аккумуляционная модели, если с эволюционных позиций, то биологически обосновано и необходимо должны быть рассмотрены на основе и антропогенетической модели.

Рассмотренная антропогенетическая модель онтогенетической адаптации человека к земной гравитации, ориентированная на его основное биологическое качество, как прямоходящего существа, является основой развиваемого нами [Багрий, Белкания, Диленян, 2013; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013, 2016; Белкания, Коньков, Диленян и др., 2017; Белкания, Диленян, Коньков и др., 2020] антропофизиологического подхода, являющегося ключом в рассмотрении вопросов здоровья и нездоровья человека. Такой подход, на наш взгляд, вносит определенный конструктив в формирование теории медицины, а также в разработку средств и способов валеологической и медицинской (превентивной, лечебной) поддержки здоровья. В качестве примера практической результативности использования антропофизиологического подхода ниже рассматриваются данные исследования у пациентов с исключительно типичной для человека патологией сердечно-сосудистой системы (антропатологией) – облитерирующим эндартериитом.

4.5. Антропофизиологический подход как методологическая основа в разработке новых диагностических средств для превентивной медицины и поддержки здоровья.

Успешное развитие превентивного направления в современной медицине, включая информационную поддержку здоровья, требует новых методологических подходов в разработке диагностических средств во всем диапазоне соматического состояния организма: здоровье–нездоровье–болезнь. Это определяет определенные требования к диагностической чувствительности таких средств, особенно при оценке состояния ССС, как системы базового обеспечения любого соматического состояния организма и здоровья в целом. Состояние здоровья человека определяется многими факторами, но в первую очередь оно лимитируется состоянием его основных физиологических систем, среди которых ведущее место принадлежит сердечно-сосудистой системе (ССС). Именно эта система, первая из начинающих свое функционирование еще при внутриутробном развитии организма, обеспечивает адаптивные возможности, а, в конечном счете, и жизнеспособность организма в целом на всех этапах его постнатального развития и существования и в первую очередь адаптацию организма к земной гравитации в процесс формирования и жизнедеятельности в условиях прямохождения как базового биологического качества человека.

Поэтому неслучайно, как отмечалось выше, врожденные дефекты развития ССС или ее заболевания, а также возрастные и инволютивные процессы и "сцепленные" со старением состояния и заболевания наиболее существенно, чем аналогичные состояния других систем, ограничивают адаптивные возможности и продолжительность жизни организма. И как это было показано выше, особенно при обеспечении этапной онтогенетической адаптации к земной гравитации в процессе формирования прямохождения и жизнедеятельности человека в видоспецифических для него физических условиях прямохождения. Ярким подтверждением тому является и структура нозологического профиля человека и причин смерти, по которой ведущее место принадлежит, как известно, именно сердечно-сосудистым заболеваниям.

Поэтому антропофизиологический подход дополняется представлением об актуальности и адекватности для человека, как прямоходящего существа, системно связанной мультипараметровой характеристики сердечно-сосудистой системы не только в стандартно практикуемого в диагностике положении теле лежа, а и в наиболее типичных для человека условиях жизнедеятельности при прямохождении (стоя, сидя, при ходьбе). Это позволяет охватить полное информационной пространство (лежа и стоя) состояния больного и

здорового человека. При этом адекватность и объективность системной оценки кровообращения обеспечивается не только связанной по позным условиям стоя - лежа, но и по основным гемодинамическим механизмам (объем - емкость - насос - кровоток) и отделам ССС оценкой центрального и периферического кровообращения (рис. 4.83). На основе такого системного антропофизиологического подхода [Белкания, Диленян, Багрий и др, 2013, 2016] была разработана компьютерная диагностическая система оценки состояния сердечно-сосудистой системы АНТРОПОС-CAVASCREEN (), с использованием которой в рамках клинических испытаний (на базе отделений сосудистой хирургии Варшавского и Каунасского медицинских университетов) были проведены исследования у пациентов с такой типичной для человека нозологией как облитерирующий эндартериит или недостаточность артериального кровообращения нижних конечностей [Sobotnicki, Gibinski, Gacek et all, 2006; Багрий, Белкания Диленян, 2013; Белкания, Диленян, Багрий и др., 2016].

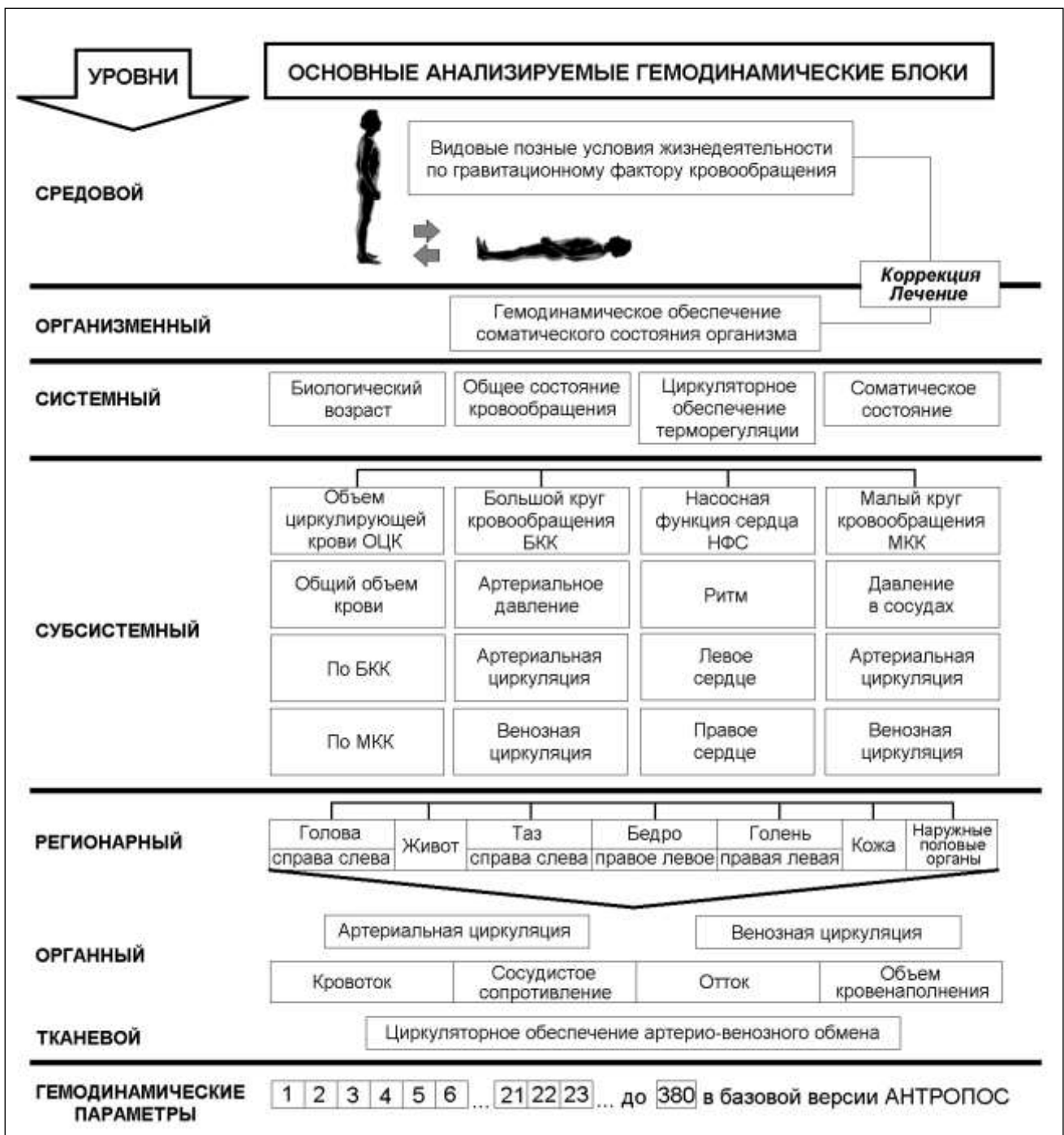


Рис. 4.83 Блок-схема экспертной диагностической системы АНТРОПОС – CAVASCREEN.

Клиническую группу составили больные (мужчины и женщины) с облитерирующим энтертериитом (артериосклерозом) с разной степенью нарушения проходимости артериальных сосудов (n=126), контрольную одновозрастную группу составили женщины и мужчины (n=233) без клинических проявлений (диагноза) нарушений артериального кровообращения нижних конечностей. Онтогенетический анализ проявляемости (в % по возрастным выборкам) циркуляторных синдромов по артериальному кровообращению нижних конечностей (ишемии, гиперрезистивности сосудов) проведен по общей базе данных обсервационного клинического исследования по следующим возрастным группам: до 5 лет (n=55), 6-7 лет (n=51), 8-21 год (n=297), 22-35 лет (n=489), 36-60 лет (n=658) и старше 60 лет (n=611).

Больные клинической группы обследовались по стандартному унифицированному протоколу, который включал в себя полное клиническое обследование с использованием рентгеноконтрастной и компьютерной ангиографии, ультразвуковой дуплексной доплерографии. Состояние артериального кровообращения пациентов контрольной группы оценивалось клиническими методами без использования ангиографии.

У всех больных и здоровых лиц проводилось комплексное реографическое системное исследование состояния ССС с использованием диагностического комплекса АНТРОПОС–CAVASCREEN [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013а, 2016]. Используемые модифицированные методики тетраполярной грудной и периферической реографии и электрометрии кожи, а также манжеточное измерение давления крови обеспечили неинвазивность и компактность аппаратной части диагностического комплекса.

С данными клинических исследований сопоставлялась проявляемость циркуляторных синдромов недостаточности артериального кровотока (по амплитуде дифференциальной реограммы – показатель артериального кровотока, АК) соответствующего сегмента тела: таз-бедро (слева и справа) и голени (левая и правая). Циркуляторный синдром недостаточности артериального кровообращения диагностировался при величине ПАК меньше нижнего нормативного предела по диагностической шкале [Белкания, Диленян, Багрий и др., 2013а, 2014а; Диленян, Белкания, Багрий и др., 2015а,б]. Синдром гиперрезистивности артериальных сосудов, как проявление циркуляторной ограниченности и предиктор недостаточности артериального кровообращения, оценивался по показателям соотношений ПАК с величиной ударного объема сердца (АК/УОС) и среднего артериального давления (АК/АД). Циркуляторный синдром гиперрезистивности артериальных сосудов диагностировался при величинах этих показателей больше верхнего нормативного предела. Оценка используемых показателей проводилась по положению стоя и лежа и с учетом их антропофизиологического соотношения – стоя/лежа.

Высокая диагностическая информативность АНТРОПОС–CAVASCREEN была подтверждена клиническими испытаниями, которые были проведены на группе больных с патологией периферических артериальных сосудов и на одновозрастной группе контрольных лиц. Чувствительность диагностики по группе больных составила 99% (рис. 4.82). Гораздо более важным, на наш взгляд, результатом, явилось заметное расхождение в диагностике по контрольной группе. Совпадение результатов клинических исследований по стандартному протоколу и по CAVASCREEN отмечено в 74%. В отличие от протокольных клинических исследований, которые стандартно проводятся в положении лежа, при диагностике с использованием CAVASCREEN гемодинамические синдромы недостаточности артериального кровообращения в положении лежа обнаруживались по разным отделам нижних конечностей (таз или голень, слева или справа) от 18% до 26% случаев. Но что особенно важно – от 31% и до 44% случаев эти синдромы выявлялись именно в положении тела стоя. Фактически это и есть реальный объем группы риска лиц с начальными состояниями развития сосудистой патологии, которые скрыты от стандартных клинических

исследований, потому что, во-первых, они ориентированы на очевидные клинические проявления нарушений артериального кровообращения и оказываются диагностически нечувствительными к функционально предшествующим состояниям, а, во-вторых, не инструментальная и инструментальная диагностика осуществляется исключительно в положении лежа. В то время, когда нарушения кровообращения нижних конечностей (артериального и венозного) адресуются, прежде всего, к положению стоя, с которого и начинают проявляться – клинически и инструментально. А в положении лежа проявляются уж закрепившиеся и очевидные нарушения кровообращения, и этому этапу развития этих нарушений не случайно соответствует 99% совпадение клинического диагноза с данными инструментального исследования, в том числе и по диагностической системе АНТРОПОС-CA|VASCREEN (см. рис. 4.84).

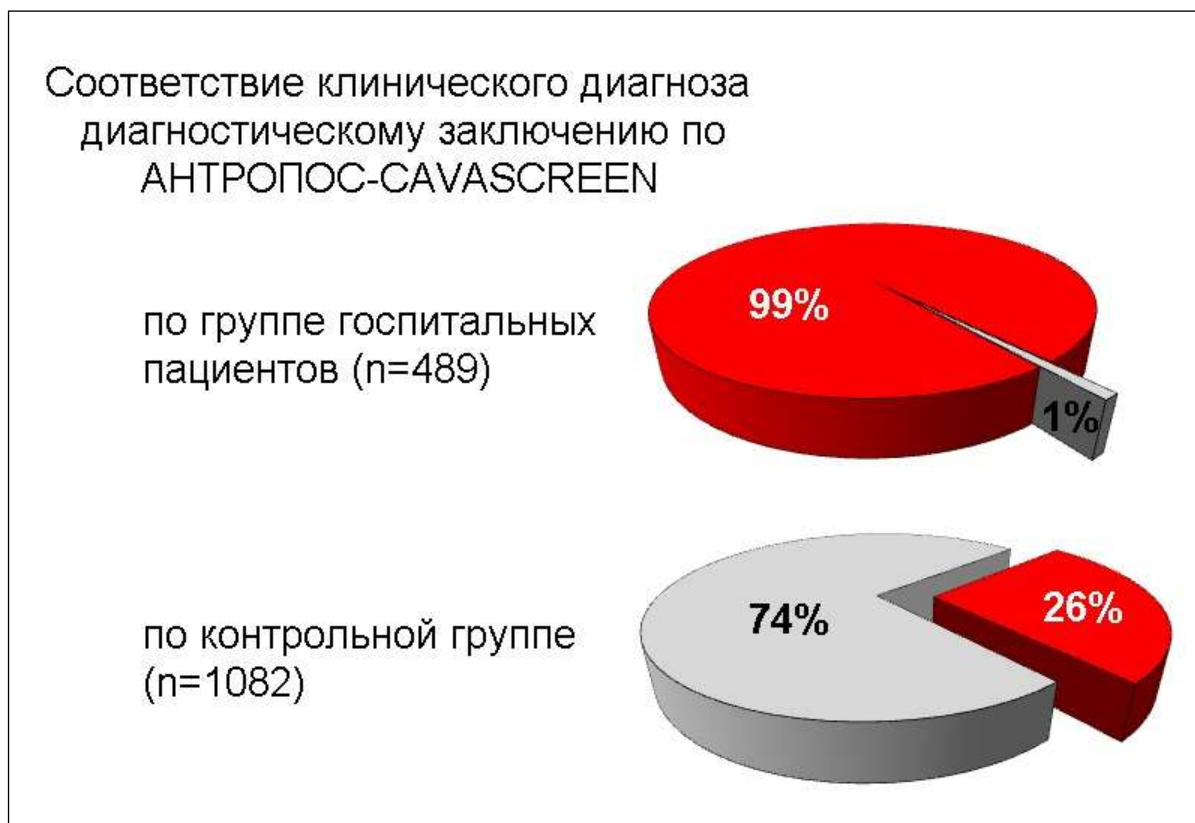


Рис. 4.84. Соответствие диагностического заключения системному антропифизиологическому исследованию с использованием диагностического комплекса АНТРОПОС-CAVASCREEN клиническому диагнозу недостаточности артериального кровообращения нижних конечностей у госпитальных пациентов с окклюзиями артериальных сосудов и у пациентов контрольной выборки (без окклюзий сосудов).

На диаграммах: цифры слева – совпадение, справа – расхождение заключения и диагноза.

Полученные данные свидетельствуют о более высокой диагностической чувствительности и полноте исследований с использованием реализованного антропифизиологического подхода в диагностической системе АНТРОПОС-CAVASCREEN, а также об особой актуальности проведения системной диагностики сердечно-сосудистой системы в положении тела стоя. Еще более убедительным обоснованием этому являются данные по онтогенетической динамике проявления недостаточности артериального кровообращения нижних конечностей, полученные на выборке из 2607 лиц (мужчин и женщин) в возрасте от 3 и до 94 лет. Выборка представлена следующими возрастными группами: до 5 лет (n=55), 6-7 лет (n=51), 8-21 год (n= 560), 22-35 лет (n=489), 36-60 лет

(n=909) и старше 60 лет (n=640). Возрастные группы выделялись соответственно критическим периодам формирования онтогенетической адаптации к жизни в условиях прямохождения.

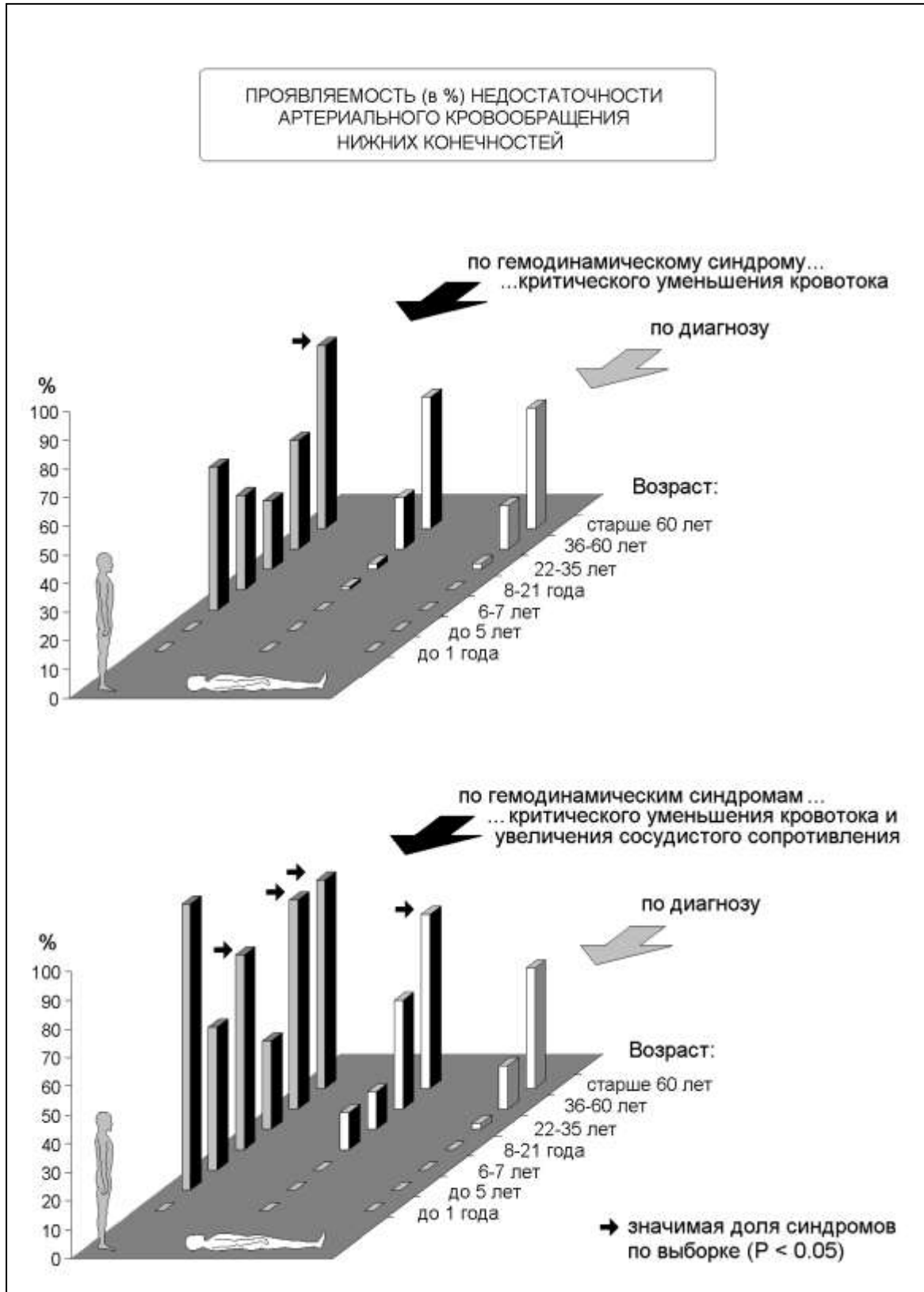


Рис. 4.85 Возрастная проявляемость (в %) синдромов циркуляторной ограниченности (гиперрезистивность) и недостаточности артериального кровообращения нижних конечностей по общей выборке людей (мужчины и женщины) в возрасте от 3 и до 94 лет.

Положение тела, в котором осуществляется диагностика, показано фигурками. Стрелками обозначены позиции, по которым доля пациентов является достоверно специфической ($P < 0.05$).

По возрастным группам пациентов с установленным по стандартным методам, как правило, в положении лежа клиническим диагнозом нарушений артериального кровообращения практически совпадает и идентификация по положению лежа циркуляторного синдрома критического снижения артериального кровотока или ишемии при использовании диагностической системы АНТРОПО-CAVASCREEN. Однако даже в положении лежа диагностическая чувствительность этой системы оказывается выше и диагностическая результативность опускается до детского возраста, если суммарно с синдромом критического уменьшения артериального кровотока оценивается и синдром повышения сопротивления артериальных сосудов (гиперрезистивность), который сопровождает нарушение артериального кровообращения и предшествует ему, циркуляторно ограничивая возможности артериальной циркуляции (на рис. 4.85 средний ряд диаграммы). А по возрастной группе старше 60 лет такой суммарный синдром достигает специфического уровня проявления (по доли в % по выборке).

Однако в положении тела стоя отмечается четкое и достоверное превалирование результативности выявления гемодинамического синдрома недостаточности артериального кровообращения нижних конечностей, во всяком случае, с использованием диагностической системы АНТРОПО-CAVASCREEN (на рис. 4.85, левый ряд диаграммы - вверху). Еще более выразительно это выглядит, если учитывать не только синдром артериальной недостаточности, но и гемодинамический синдром скрытого повышения сосудистого сопротивления, который является «зарытым» для стандартных методов клинического исследования. Это того циркуляторного состояния, которое предшествует развитию клинически выраженной патологии. При такой интегральной диагностической характеристике значительно и достоверно увеличивается количество и диагностируемых состояний как по положению тела лежа, так и особенно выразительно по положению тела стоя. Особенно важно, что такая высокая диагностическая чувствительность исследований с использованием на основе антропофизиологического подхода диагностической системы АНТРОПОС-CAVASCREEN опережает стандартные методы диагностики и позволяет выявлять нарушения артериального кровообращения по всей возрастной шкале постнатального онтогенеза – как в положении тела лежа, так и стоя. Причем, на наиболее раннем этапе развития недостаточности артериального кровообращения – этапе циркуляторной ограниченности при синдроме гиперрезистивности артериальных сосудов.

Проведенный на основе антропофизиологического подхода онтогенетический анализ с использованием системной оценки состояния сердечно-сосудистой системы при использовании диагностической системы АНТРОПОС-CAVASCREEN определяет возможности осуществлять раннюю диагностику циркуляторных состояний, которые лежат в основе недостаточности артериального кровообращения. Причем, задолго до формирования уже клинически выраженных проявлений такой недостаточности. В свою очередь, это позволяет объективно выявить донозологический этап этой сосудистой патологии и сдержать практически всегда фатальное ее развитие при облитерирующем эндартериите нижних конечностей.

В целом рассмотренная антропогенетическая модель постнатального онтогенеза показывает четкую синхронизацию развития систем организма с этапами адаптации к земной гравитации при формировании прямохождения и в процессе жизнедеятельности человека в видоспецифических для него физических условиях как прямоходящего существа. Особенно это касается ведущих систем первичной адаптации - двигательной и, особенно, сердечно-сосудистой. Сопряженность такой адаптации с морфо-функциональными и антропатологическими, в нашем определении (см. выше), проявлениями ориентирует на детский период постнатального онтогенеза как истока не только психических (Фрейд), а и

соматических нарушений и нозологических состояний, и тем самым расширяет возрастную зону профессионального внимания и активности медицины, особенно по ее превентивной составляющей.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Аджималаев Т.А. Системные механизмы роста и развития организма. - В кн.: Советская педиатрия (ежегодные публикации об исследованиях советских авторов, выпуск 7). - М.: Медицина, 1989, с.26-45.
- 2 Ажипа Я.И. Трофическая функция нервной системы. - М.: Наука, 1990. - 671 с.
- 3 Акушерство. Справочник Калифорнийского университета. - Под ред. К.Нисвандера, А.Эванса.- Пер. с англ. - М.: Практика, 1999. - 704 с.
- 4 Александров А.А., Антонова Л.Т., Надеждина Б.И. и др. Исследование уровне артериального давления и частоты артериальной гипертензии у детей школьного возраста в Москве и Каунасе. - В кн.: Артериальная гипертензия. Материалы советско-американского симпозиума. Сочи 20-23 июня 1978 г. - Под ред.. И.К.Шхвацабая и Дж.Х.Лара. - М.: Медицина, 1980, с.382-388.
- 5 Алексеев В.П. Становление человека. - М.: Политиздат, 1984, - 462 с.
- 6 Алексеев В.П. Историческая антропология и этногенез. - М.: Наука, 1989. -441с.
- 7 Алмазов В.А., Ткаченко Б.И., Самойленко А.В., Темиров А.А. Сравнительная характеристика влияния норадреналина на гемодинамику у людей и животных. - Физиология человека, 1976, т.2, №6, с.990-996.
- 8 Алмазов В.А., Цирдин В.А., Маслова Н.П. и др., Регуляция артериального давления в норме и патологии. Л.: Наука, 1983. - 160 с.
- 9 Андреева Н.И. Значение ортостатических сосудистых рефлексов и сосудистых реакций на тепло в филогенезе. - В кн.: Сборник трудов НИИ санитарии и гигиены ГССР. - Тбилиси, 1968, т.6, с.181-183.
- 10 Андреева Н.И. Некоторые механизмы сосудистых реакций на термические воздействия. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. - Тбилиси, 1970. - 22 с.
- 11 Анемии у детей. Руководство для врачей. - Под ред. В.И.Калиничевой. - Л.: Медицина, 1983. - 360 с.
- 12 Аничков Н., Волкова К. Атеросклероз. - В кн.: Большая медицинская энциклопедия. Том 2. - М.: «Сов. энциклопедия», 1957. столб.1003-1022.
- 13 Анохин П. К. Функциональная система как методологический принцип биологического и физиологического исследования. - В кн.: Системная организация физиологических функций. - М, 1968, с.5-7.
- 14 Анохин П. К. Теория функциональной системы. - Успехи физиол. наук, 1970, т.1, № 1, с.19-54.
- 15 Ардуванова Г.М., Беляев С.Е., Еникеева Д.Н., Казан А.Е., Осиповна М.Е., Степанова Р.Н. Железодефицитная анемия у детей сельской местности Башкирии. - В кн.: Анемия и анемические синдромы. Сборник научных трудов. - Под ред.. В.И.Калиничевой. - Уфа, 1991, с.17-19.
- 16 Арзамасцева Л.В., Мартынова М.И. Социально-демографическая характеристика семей детей больных сахарным диабетом. - Педиатрия, 1991, №2, с.10-14.
- 17 Артериальная гипертензия: материалы советско-американского симпозиума / Советско-американский симпозиум (20-23 июня 1978 г. Сочи); ред.: И. К. Шхвацабая, Дж. Х. Лар. - М.: Медицина, 1980. - 416 с.
- 18 Архангельская М. Е. Рефлексы с каротидного синуса на дыхание в онтогенезе. - Бюлл. эксперим. биологии и медицины, 1941, т.11, № 5, с.439-441.
- 19 Аршавский И.А. Механизмы регуляции и закономерности преобразования деятельности сердечно-сосудистой системы в различные возрастные периоды. Проблемы возрастной

- физиологии и патофизиологии сердечно-сосудистой системы. Материалы симпозиума (18-20 октября 1966 г.). – М., 1966, с.24-26.
- 20 Аршавский И.А. Очерки по возрастной физиологии. – М.: Медицина, 1967. – 475 с.
 - 21 Аршавский И.А. Особенности адаптации и механизмы ее осуществления в различные возрастные периоды. – В сб.: Приспособительные возможности стареющего организма. – Киев, 1968, с.61-78.
 - 22 Аршавская Э.И. К механизму возникновения состояний гипоплазии и инфантильности сердца в онтогенезе. – Проблемы возрастной физиологии и патофизиологии сердечно-сосудистой системы. Материалы симпозиума (18-20 октября 1966 г.). – М., 1966, с.13-16.
 - 23 Аршавский И.А. Факторы, определяющие рост (физиологические механизмы роста). – В кн.: Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975, с.147-161.
 - 24 Аршавский И.А. Антигипергравитация, рост, гиподинамия, невесомость в свете данных физиологии онтогенеза. - В кн.: Проблема адаптации человека к длительному космическому полету в трудах К.Э.Циолковского и современность. - М., 1979, с.87-91.
 - 25 Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. - М.: Наука, 1982. - 270 с.
 - 26 Аршавский И.А. Некоторые методологические и теоретические аспекты анализа закономерностей индивидуального развития организмов. – Вопросы философии, 1986, №11, с.95-105.
 - 27 Афанасьев И. Н. Предупреждение гипотонии и коллапсов при лечении аминозином. – Советская медицина, 1963, т.8, с.29-31.
 - 28 Афонская Н.И., Карпов Ю.А., Острогорский Ю.М., Руда М.Я. Влияние длительного сублингвального применения нитроглицерина на показатели гемодинамики и изменения суммарного смещения сегмента ST в 35 прекардиальных отведениях у больных с острым инфарктом миокарда // Кардиология, 1981, т.21, №1, с. 17-20.
 - 29 Багрий А.С., Белкания Г.С., Дилеян Л.Р. Антропофизиологический подход как методологическая основа в разработке новых диагностических средств превентивной медицины и поддержки здоровья // Медицинский альманах, 2013, №2(26), с. 165-168.
 - 30 Баландин Н.Ф. О происхождении нормальных кривизн у человека. – Дисс. СПб, 1871.
 - 31 Баргакян З.С. Геморрагические заболевания и синдромы. – М.: Медицина, 1988. – 528 с.
 - 32 Бахтадзе Г. Г. Гипотония положения (обзор иностранной литературы). Клин. медицина, 1964, № 4, с.92-99.
 - 33 Белкания Г.С. О роли нервной системы в патогенезе ортостатических расстройств дыхания, артериального давления и биоэлектрической активности головного мозга. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. - Винница, 1968а. - 20 с.
 - 34 Белкания Г.С. Влияние двухсторонней вестибулярной деафферентации на развитие ортостатического коллапса // Патол. физиол. и эксперимен. терапия, 1968б, 6, с. 18-22.
 - 35 Белкания Г.С. Почечный компонент антигравитационной функции организма // Космич. биол. и мед., 1972, 6, 8-13.
 - 36 Белкания Г.С., Разумеев А.Н., Лапин Б.А. Изменения физиологических функций у обезьян на стенде «пониженной гравитации». – Космическая биология и медицина, 1974, №5, с.17-27.
 - 37 Белкания Г.С. Функция дыхания и гравитация // Космич. Биол. и авиакосмич. мед., 1975, 2, с.3-8.
 - 38 Белкания Г.С. Состояние возбудимости нервно-мышечной системы при ортостатическом воздействии // Космическая биология и медицина, 1977, 6, 79-81.
 - 39 Белкания Г.С., Кантария П.М., Черкович Г.М. Регуляция сердечно-сосудистой системы у обезьян с экспериментальным инфарктом миокарда // Ж. Патологич. физиол. и эксперим. Терапия, 1977, 3, с.29-35.
 - 40 Белкания Г.С., Кантария П.М., Чувиров Г.И. К вопросу моделирования острых ишемических повреждений миокарда у животных. – В кн.: Моделирование патологических состояний человека. М., 1977, т. 2, с. 227-236.

- 41 Белкания Г.С., Куксова М.И. Система крови в симптомокомплексе вегетативных расстройств у обезьян на стенде «пониженной гравитации». – Космич. биология и медицина, 1977, №4, с.80-81.
- 42 Белкания Г.С. Сравнительный анализ электрокардиологических проявлений острого стресса у животных разных видов. – В кн. Сравнительная кардиология. Материалы международного симпозиума. Л.: Наука, 1981, с. 215-217.
- 43 Белкания Г.С. Функциональная система антигравитации. – Проблемы космической биологии. Т.45. – М.: Наука, 1982. – 288 с.
<https://www.researchgate.net/publication/316158342>
- 44 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Экспериментальная бипедия у обезьян - модель для многоцелевых исследований по гравитационной биологии и физиологии. – Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1983, т.17, №6, с.81-85.
- 45 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Прямохождение как фактор развития артериальной гипертонии у приматов. – Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1984, т.18, №3, с.14-19.
- 46 Белкания Г.С. Исследование адаптивных особенностей механизма регуляции гликемии у макаков резусов. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1984, т.18, №6, с.62-66.
- 47 Белкания Г, С., Воронцов В. И., Зданкевич Н. Н. Направленность гормональных сдвигов при острой стрессовой реакции у обезьян с различной реактивностью // Патологическая физиология и экспериментальная терапия, 1984, 4, с.52-57.
- 48 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Зависимость между конституциональными особенностями и функциональными характеристиками сердечно-сосудистой системы в клино- и в ортостатике у здоровых лиц и больных с артериальной гипертонией // Космическая биология и авиакосмическая медицина, 1986, т.20, №4, с. 76-78.
- 49 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Демин А.Н. Типологическая характеристика центральной гемодинамики в клино- и ортостатике у обезьян // Ж."Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1986, 2, с. 60-64.
- 50 Белкания Г.С., Курочки Ю.Н., Рахманов А.С., Симавонян К.В., Дарцмелия В.А., Демин А.Н., Филенко В.Е. Морфологические проявления адаптации обезьян к ортоградной статике и прямохождению. - Коомич. биол. и авиакосмич. мед., 1987, т.21, №6, с.50-54.
- 51 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Галустян М.В., Демин А.Н., Курочкин Ю.Н., Шеремет И.П. Антропфизиологическая основа видового стереотипа реактивности сердечно-сосудистой системы у приматов. Вестник АМН СССР, 1987а, 10, с.52-60.
- 52 Белкания Г.С., Галустян М.В., Дарцмелия В.А., Демин А.Н. Гемодинамические эффекты бета-адреноблокады обзиданом в клино- и ортостатике у человека. – Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1987, т.21, №6, с.90-94.
- 53 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Галустян М.В., Демин А.Н., Неборский А.Т., Шеремет И.П. О влиянии положения тела на изменения гемодинамики, возникающие при эмоциональном напряжении. - Физиология человека, 1987в, т.13, №2, с.345-351.
- 54 Белкания Г.С. Антропологические аспекты физиологии и патологии кровообращения у приматов. - В кн.: Материалы Всесоюзной конференции. Вопросы медицинской приматологии. Наиболее перспективное использование обезьян в медицине и биологии. Сухуми, 22-30 октября 1987. - Сухуми, 1987, с.119-121.
- 55 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Демин А.Н., Курочкин Ю.Н., Галустян М.И., Гвинджилия И.В. Антропфизиологическая основа формирования артериальной гипертонии у приматов // Физиологический журнал СССР. 1988. т.84, 11, с.1664-1676.
- 56 Белкания Г.С., Дарцмелия В.А., Демин А.Н., Галустян М.В., Шеремет И.П., Курочкин Ю.Н., Неборский А.Т. Эмоциональное напряжение, постуральная регуляция кровообращения и некоторые противоречия в представлениях о патогенезе артериальной гипертонии. // Успехи физиологических наук. 1990. т.21, 1. с.78-96.
- 57 Белкания Г.С., Ткачук В.Г., Пухальска Л., Корольчук А.П. Антропфизиологический подход в биоритмологическом обеспечении здоровья. Сообщение 1. Прямохождение как

- синхронизатор суточного ритма кардиодинамики // Физическое воспитание студентов творческих специальностей. – Харьков: ХГАДИ (ХХПИ), 2003, 3, с. 11-34.
- 58 Белкания Г.С., Ткачук В.Г., Пухальска Л., Корольчук А.П., Багрий А.С. Антропофизиологический поход в биоритмологическом обеспечении здоровья и подготовки спортсменов. 2. Диагностическая информативность электрометрии кожи для хронодесма. Педагогіка, психологія та медико-біологічні проблеми фізичного виховання і спорту. Харків, 2003, № 5, с.85-102.
- 59 Белкания Г., Пухальска Л., Трумпикас М. Фило- и онтогенетическая адаптация к прямохождению – антропогенетическая модель роста, физического развития, старения и патологии человека. – Научные труды I съезда физиологов СНГ. Сочи, Дагомыс, 19-23 сентября 2005 года. М.: Медицина-Здоровье, 2005, том 2, с. 208, №593. http://www.physiology-cis.org/files/1congress_v2_th571-869_p201-312.pdf
- 60 Белкания Г., Пухальска Л., Гибински П., Сobotниці О., Костенко Н., Левандовский К., Трумпикас М., Величка Л., Онищук Ф. Антропофизиологический подход в коррекции и поддержке здоровья. – Научные труды I съезда физиологов СНГ. Сочи, Дагомыс, 19-23 сентября 2005 года. М.: Медицина-Здоровье, 2005, том 2, с. 209, №594. http://www.physiology-cis.org/files/1congress_v2_th571-869_p201-312.pdf
- 61 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Пухальская Л.Г., Коньков Д.Г. Антропофизиологический подход в диагностической оценке состояния сердечно-сосудистой системы // Медицинский альманах, 2013а, 4(28), с. 108-114.
- 62 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Пухальская Л.Г., Коньков Д.Г. Особенности методического обеспечения антропофизиологической диагностики состояния сердечно-сосудистой системы // Медицинский альманах, 2013б, 6(30), с. 208-214.
- 63 Белкания Г.С. Основы валеологии и начала медицины. Антропофизиологический аспект. – Palmarium AcademicPublishing. Deutschland/Германия (2013в-12-11) – ISBN13: 978-3-659-98810-3. – 684 с. <https://www.researchgate.net/publication/316158304>
- 64 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Коньков Г.Д., Пухальская Л.Г. Антропофизиологический подход в формировании диагностической шкалы гемодинамических параметров // Медицинский альманах, 2014а, 2(32), с. 152-156.
- 65 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Коньков Д.Г., Пухальская Л.Г. Антропофизиологический подход в системном алгоритме критериального анализа состояния сердечно-сосудистой системы // Медицинский альманах, 2014б, 5(35), с. 170-174.
- 66 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Кононец В.В., Пухальская Л.Г. «Гравитационная биология – антропология» в антропогенетическом обосновании здоровья и нездоровья. Электронный научный журнал «Современные проблемы науки и образования», ISSN 2070-7428. №4, 2014в. <http://www.science-education.ru/118-13976>
- 67 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С. и др. Кардиодинамические основы и перспективы клинического использования реографии – Нижний Новгород: изд-во Нижегородской государственной медицинской академии, 2016. – 220 с.
- 68 Белкания Г.С., Шпукал Л.І., Кравчук Н.М. (укладачі) Лорін-Епштейн Мойсей Юлійович (1888-1945): збірник бібліографічних та наукових матеріалі. – Вінниця, 2017а. – 332 арк. <https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 69 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Пухальская Л.Г. Общие подходы в антропофизиологической характеристике возрастной динамики кровообращения человека // Патогенез, 2017б, т. 15, 4, с. 24-31. <https://www.researchgate.net/publication/348018345>
- 70 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Рыжаков Д.И., Пухальская Л.Г. Диагностическая информативность гемодинамической идентификации циркуляторных синдромов сердечной недостаточности // Патогенез, 2017, т. 10, №3, с. 84-92 <https://www.researchgate.net/publication/325347201>

- 71 Белкания Г.С., Коньков Д.Г., Диленян Л.Р., Разживин А.П., Пухальская Л.Г., Бочарин И.В., Тупицын В.П., Романова А.А., Сухов П.А., Корепанов С.К. Новый взгляд на кровообращение у беременных – антропофизиологическая диагностика гемодинамического обеспечения беременности. // Современные проблемы науки и образования. – 2017в. – № 5.;
<https://science-education.ru/ru/article/view?id=26872>
- 72 Белкания Г.С., Коньков Д.Г., Диленян Л.Р., Пухальская Л.Г. Антропофизиологический анализ системной вазоконстрикции и эндотелий зависимой вазодилатации в гемодинамическом обеспечении беременности // Актуальные вопросы современной гинекологии и перинатологии, 2018, 5, №1, с. 30-41.
<https://www.researchgate.net/publication/325094502>
- 73 Белкания Г.С., Пухальская Л.Г., Диленян Л.Р. Антропофизиологический анализ гемодинамического обеспечения физической нагрузки у здоровых лиц и при постинфарктном кардиосклерозе: только ли мышцы и кислородный долг? Research Gate, 2019. – 21 с. DOI: [10.13140/RG.2.2.22101.88806](https://doi.org/10.13140/RG.2.2.22101.88806)
- 74 Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Мартусевич А.К. Антропофизиологический анализ гемодинамического обеспечения физической работы у здоровых лиц // Журнал «Медицина», 2019, №1, с. 81-98.
<https://www.researchgate.net/publication/332550866>
- 75 Белкания Г.С., Коньков Д.Г., Диленян Л.Р. Антропофизиологический взгляд на адаптацию кровообращения при беременности как циркуляторную основу преэклампсии // ResearchGate, 2019. – 25 с. <https://www.researchgate.net/publication/337145058>
- 76 Белкания Г.С., Романова Р., Диленян Л.Р. Комплексная оценка состояния здоровья и раннего выявления синдрома утомления (антропофизиологический аспект) // ResearchGate, 2019. – 20 с. <https://www.researchgate.net/publication/332849619>
- 77 Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Коньков Д.Г., Пухальская Л.Г. Антропогенетическая модель адаптации к земной гравитации как концептуальная основа антропатологии // Препринт. ResearchGate, 2020. – 25 с.
- 78 Белоусов Л.В., Дорфман Я.Г., Игнатъева Е.Л. и др. Влияние невесомости на раннее эмбриональное развитие *Fundulus heteroclitus*. - Биологические исследования на биоспутниках "Космос". - М.: Наука, 1979, с.62-70.
- 79 Бельтюков В. И. О зависимости моторно-кардиальных рефлексов от позы. - В кн.: Экспериментальные исследования по физиологии, биохимии и фармакологии. - Пермь, 1961, вып.3, с.135-140.
- 80 Бенуа Н. Н., Левин В. Н., Лесняк Г. Н. Об электроплетизмографическом исследовании кровенаполнения черепно-мозговой полости. - Физиол. жури. СССР, 1966, т.52, № 1, с.3-7.
- 81 Берг М. Д. Материалы к вопросу о сдвигах гемодинамики при пассивных наклонных положениях тела. - В кн.: Моторно-висцеральные и позно-вегетативные рефлексы. Пермь, 1965, вып.6, с.59-65.
- 82 Бериташвили И. С. О нервных механизмах пространственной ориентации высших позвоночных животных. – Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1959. - 346 с.
- 83 Беркоу Р, Флетчер Э (ред.) Руководство по медицине. Диагностика и терапия. – В 2-х томах. Т.1: Пер. с англ. – М.: Мир, 1997а. – 1045 с. (Т.2. – 872 с.)
- 84 Беркоу Р, Флетчер Э (ред.) Руководство по медицине. Диагностика и терапия. – В 2-х томах. Т.2: Пер. с англ. Пер. с англ. – М.: Мир, 1997б. – 872 с.
- 85 Берман Р.Е., Воган В.К. (ред.) Педиатрия. Руководство. Книга 6. Болезни иммунной системы, эндокринно-обменные заболевания, детская гинекология. - Пер. с англ. - М.: Медицина, 1989. – 576 с.
- 86 Берман Р.Е., Воган В.К. (ред.) Педиатрия. Руководство. Книга 1. Общие вопросы: развитие, питание, уход за ребенком. - Пер. с англ. - М.: Медицина, 1991. – 704 с.
- 87 Биология старения. – Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1982. – 616 с.

- 88 Бирюков Д. А. Ребенок: Особенности строения и функции. Калуга. 1940.
- 89 Бобев Др., Иванова Ив. Болезни новорожденного. – София «Медицина и физкультура», 1982. – 296 с.
- 90 Бодрова Н. А., Веселова Н. А., Катинас Г. С, Яковлева Е. С. Возрастные изменения скелетных мышц с различной функцией. - В кн.: Труды 6-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. - Харьков, 1961, т.1, с.184-185.
- 91 Богданов Д.А., Гурфинкель В.С., Панфилов В.В. Изменение позы человека при стоянии в условиях пониженного тяготения. - Биофизика, 1970, т.15, №1, с.179-183.
- 92 Богданов В.И., Кротов В.П., Колемеева Л.Я. Водно-солевой обмен у крыс при различном расположении тела относительно вектора земной гравитации. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1982, т.16, №6, с. 48-50.
- 93 Бобев Др., Иванова Ив. Болезни новорожденного. – София: Медицина и физкультура, 1982. – 296 с.
- 94 Бравков В.Ф., Бершадский Б.Г. Роль барорецепторов в регуляции сердечного ритма у бодрствующих животных. - Физиологический журнал СССР, 1978, т.64, №4, с.475- 482.
- 95 Браунвальд Е. и др. (ред) Внутренние болезни. В 10 книгах. Книга 7. – Под ред. Е.Браунвальда, К.Дж.Иссельбахера, З.Г.Петерсдорфа и др. – Пер с англ. – М.: Медицина, 1996. – 720 с.
- 96 Браунвальд Е. и др. (ред) Внутренние болезни. В 10 книгах. Книга 9. – Под ред. Е.Браунвальда, К.Дж.Иссельбахера, З.Г.Петерсдорфа и др. – Пер с англ. – М.: Медицина, 1997. – 464 с.
- 97 Бредфорд Хилл А. Основы медицинской статистики. – Пер. с англ. / Под ред. проф. А.М.Меркова. – М.: Медгиз, 1958. – 307 с.
- 98 Бровар В.Я. Сила тяжести и морфология животных. - М.: Изд-во АН СССР, 1960. - 238 с.
- 99 Брод Я. Изменения кровообращения, сопровождающие отрицательную эмоцию. – В кн.: Физиология и патология сердца. - М.: Медгиз, 1963, с.14-27.
- 100Бряннов И. И., Емельянов М. Д., Матвеев А. Д. и др. Особенности соматокинетических реакций. - В кн.: Космические полеты на кораблях «Союз»: Биомедицинские исследования. - М.: Наука, 1976, ч.2, с.195-229.
- 101 Бузулина В.П. Влияние положения тела на переносимость физических нагрузок после гипокинезии по показателям кардиореспираторной системы. Автореферат дисс. ...канд. биол. наук. М.: ИМБП МЗ СССР, 1984. – 18 с.
- 102 Бунак В. В. О возрастных особенностях наклона таза и их морфологическом значении. - Русский антропол. журн., 1923, т.12, с.3-4.
- 103 Бунатян Н.А. (ред.) Справочник по анестезиологии и реаниматологии./ Под ред. Н.А. Бунатяна. - М.: Медицина, 1982. - 408 с.
- 104 Бурлак С.И. Распространенность сахарного диабета среди населения Камчатской области и его факторы риска. – Проблемы эндокринологии, 1982, т.28, №5, с.17-22.
- 105Буянов П. В., Писаренко Н. В. Динамика сердечного сокращения в условиях гиподинамии: II. Изменения фаз сердечного цикла при пассивной ортостатической пробе. - В кн.: Физиологические проблемы детренированности. - М.: Медицина, 1968, с.50-59.
- 106 Бьюстранд Х. (ред) Космическая биология и медицина./Под редакцией Х.Бьюстранда. - Бюлл. космич. биол. и мед., 1960. №2-3, с. 3-10.
- 107Ваврейн В., Пршерровский И., Лингарт И. Клиренс ткани при варикозном синдроме. - Эксперим. хирургия и анестезиология, 1962, т.1, №3, с.49-52.
- 108 Вайднер И.С., Мюллер Х., Йенсен Т.К., Скаккебэк Н.Е. Факторы риска крипторхизма и гипоспадии. – Международный медицинский журнал, 1999, №99, с.440-445.
- 109 Вальдман В.А. Заболевания венозной системы: Краткая анатомическая характеристика венозной системы. - В кн.: Руководство по внутренним болезням. - М., 1964, т.2, с.556.
- 110 Ванков В.Н. Строение вен. - М.: Медицина, 1974. - 208 с.

- 111 Ванюшина Ю. В. О функциональных сдвигах в сердечно-сосудистой системе после воздействия гиподинамии. - В кн.: Авиационная и космическая медицина. Материалы конф. - М., 1963, с.92-96.
- 112 Ванюшина Ю. В., Панферова Н. Е. Влияние длительного пребывания в положении «среднефизиологического покоя» на приспособленность человека к вертикальной позе. - Патол. физиология и эксперим. терапия, 1967, т.11, № 2, с.21-26.
- 113 Васильев П. В. О профилактике неблагоприятного влияния невесомости на организм человека. - В кн.: Невесомость: (Медико-биологические исследования). - М.: Медицина, 1974, с.278—298.
- 114 Васильев П.В., Котовская А.Р. Длительные линейные и радиальные ускорения. - В кн.: Основы космической биологии и медицины. - Москва-Вашингтон, 1975, т.2, кн.1, с.177-231.
- 115 Велитченко А.В. Физкультура для ослабленных детей. - м.: Физкультура и спорт, 1989. - 109 с.
- 116 Верещагин Н. Внутривнутрибрюшное давление. - В кн.: БМЭ, 2-е изд., 1958, т.5, с.741-742.
- 117 Веселкин П.М. Изменения уровня температурного гомеостаза в норме и патологии. - В кн.: Гомеостаз. Под ред. П.Д.Горизонтова. - М.: Медицина, 1976. С. 363-375.
- 118 Веселова Н.А. Известия естественного научного института им. П.Ф.Лесгафта, 1954, с.26 (приведено по Нагорному А.В., Никитину В.Н., Буланкину И.Н.,
- 119 Видимски И., Вишек В., Андел М. и др. Превентивная кардиология. - Пер. с чешского. - Киев: Здоров'я, 1986. - 392 с.
- 120 Винников Я. А. Цитологические и молекулярные основы рецепции: Эволюция органов чувств. - Л.: Наука, 1971. - 297 с.
- 121 Винников Я.А., Газенко О.Г., Титова Л.К. и др. Рецептор гравитации. Эволюция структурной, цитохимической и функциональной организации. - Проблемы космической биологии, том 12, Л.: Наука, 1971, с.86-239.
- 122 Винников Я.А., Газенко О.Г., Титова Л.К. и др. Эволюция рецептора гравитации и его исследование в условиях ускорения и невесомости.- Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1974, т.66, №1, с.22-30.
- 123 Винников Я.А. Эволюция структурно-функциональной организации статоцистов головоногих моллюсков и вестибулярный аппарат позвоночных. - В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, с.17-31.
- 124 Винников Я.А., Газенко О.Г., Лычаков Д.В., Пальмбах Л.Р. Развитие вестибулярного аппарата в условиях невесомости. - Журн. общ. биол., 1983, т.44, №2, с.147-163.
- 125 Вихерт А.М., Жданов В.С., Матова Е.Е. Характеристика атеросклероза аорты и венечных сосудов по секционным материалам Риги. - В кн.: Эпидемиология артериальной гипертонии и коронарного атеросклероза (Сборник статей). - Под ред. И.А.Рывкина. - М.: Медицина, 1969, с 14-33.
- 126 Власов Ю.А. Онтогенез кровообращения человека. - Новосибирск: Наука, 1985. - 266 с.
- 127 Власов Ю.А., Окунева Г.Н. Кровообращение и газообмен человека. - Новосибирск: Наука, 1992. - 319 с.
- 128 Власова Т.А., Певзнер М.С. О детях с отклонениями в развитии. - М.: Просвещение, 1973. - 175 с.
- 129 Внутренние болезни. В 10 книгах. Книга 7. - Под ред. Е.Браунвальда, К.Дж.Иссельбахера, З.Г.Петерсдорфа и др. - Пер с англ.. - М.: Медицина, 1996. - 720 с.
- 130 Внутренние болезни. В 10 книгах. Книга 9. - Под ред. Е.Браунвальда, К.Дж.Иссельбахера, З.Г.Петерсдорфа и др. - Пер с англ.. - М.: Медицина, 1997. - 464 с.
- 131 ВОЗ. Сахарный диабет. Серия технических докладов ВОЗ. №727. - Женева, 1987. - 127 с.
- 132 ВОЗ. КИТАЙ (национальное обследование инвалидов, 1987 г.). Ежегодник мировой санитарной статистики. 1990. - Женева: ВОЗ, 1992. - 685 с..

- 133 ВОЗ. Мировая статистика здравоохранения 2012 // Всемирная Организация Здравоохранения, Женева, 2013. – 180 с.
- 134 Воккен Г.Г., Тарасов С.А. Основные закономерности окостенения скелета туловища и конечностей домашних животных. - Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1968, с.7-8.
- 135 Воскресенский А.Д., Соколов В.И. Зависимость между потреблением кислорода и легочной вентиляцией при ортостатических пробах. - Космич. биология и медицина, 1969, т.3, №5, с.86-88.
- 136 Вотчал Б. Е. Венозный тонус в клинике. - В кн.: Современные проблемы физиологии и патологии сердечно-сосудистой системы / Под ред. В. В. Парина. - М.: Медицина, 1967, с.42-51.
- 137 Врзбиеску, Костипиу М., Епаекеску Г. Развитие экспериментальных поражений раннего старения, вызываемых в продолжительных условиях гравитации порядка одного G. - XV International astronautical congress. 1964. Warszawa, Bioastronautics, Sept. С. 7-18.
- 138 Выговская Я.И. и др. Диагностика, профилактика, терапия дефицитных анемий у детей раннего возраста: Методические рекомендации. – Львов, 1978. – 18 с.
- 139 Гаевый М.Д., Мальцев В.Г., Погорелый В.Е. Ауторегуляция мозгового кровообращения при ортостатических воздействиях. - Физиологический журнал СССР, 1979, т.65, №2, с.263-268.
- 140 Газенко О.Г., Яздовский В.И., Черниговский В.Н. Медико-биологические исследования на искусственных спутниках Земли. - Проблемы космической биологии. - М.: Изд-во АН СССР, 1962, т.1, с.285-288.
- 141 Газенко О. Г., Гюрджиан А. А. Физиологические эффекты гравитации. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1967, т.6, с.22-42.
- 142 Газенко О.Г., Генин А.М., Ильин Е.А. и др. Адаптация к невесомости и ее физиологические механизмы. - Изв. АН СССР, Серия биол., 1980, №1, с.5-18.
- 143 Газенко О.Г., Парфенов Г.П. Космическая биология в третьем десятилетии. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1982, т.16, №2, с.4-12.
- 144 Гайтон А. Минутный объем сердца и его регуляция. - М.: Медицина, 1969. - 472 с.
- 145 Галустян М.В., Белкания Г.С., Демин А.Н., Дарцмелия В.А., Неборский А.Т. Модифицирующее влияние ортостатики на реактивность сердечно-сосудистой системы у человека и обезьян. - В кн.: XVIII совещание постоянно действующее группы социалистических стран по космической биологии и медицине по программе «Интеркосмос». Материалы симпозиума. - М.: 1985, с.П4-П5.
- 146 Галустян М.В. Значение гравитационного фактора кровообращения в реактивности сердечно-сосудистой системы у человека и животных. - Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М.: ИМБП МЗ СССР, 1987. - 23 с.
- 147 Генин А. М., Сорокин П. А. Длительное ограничение подвижности как модель влияния невесомости на организм человека. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.9-16.
- 148 Гейманс Г., Кордые Д. Дыхательный центр. М.-Л.: Медгиз, 1940. - 200 с.
- 149 Гейхман К. Л., Могендович М. Р. О механизме адаптации человека к антиортостатической позе. - В кн.: Проблемы космической медицины. М., 1966, с.112-113.
- 150 Гейхман К. Л., Могендович М. Р. Антигравитационное напряжение и психо-вегетативные реакции: Моторно-висцеральные координации и их нарушения. - Науч. труды Перм. гос. мед. ин-та, 1969, т.95, вып.9, с.48-63.
- 151 Генес В.С. Некоторые простые методы кибернетической обработки данных диагностических и физиологических исследований. М.: Наука, 1967. 167 с.
- 152 Генин А.М., Сорокин П.А. Длительное ограничение подвижности модель влияния невесомости на организм человека. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.9-16.

- 153 Генин А.М., Какурин Л.И. 30-суточный эксперимент с моделированием физиологических эффектов невесомости. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1972, т.6, №4, с.26-28.
- 154 Георгиевский В. С, Какурин Л. И., Михайлов В. М. Реакция сердечно-сосудистой системы здорового человека на ортостатическое воздействие. - Кардиология, 1967, т.7, №6, с.95-98.
- 155 Гертвиг О. Клетка и ткани: Основы общей анатомии и физиологии. - С-Пб., 1900.
- 156 Гинецинский А.Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. – М.-Л.: Наука, 1964. – 426 с.
- 157 Глазунов И.С., Александров А.А., Чазова Л.В. и др. Материалы по борьбе с артериальной гипертензией в Москве. – В кн.: Артериальная гипертензия. Материалы советско-американского симпозиума. Г.Сочи 20-23 июня 1978 г. – Под ред. И.К.Шхвацабая и Дж.Х.Лара. – М.: Медицина, 1980, с.354-363.
- 158 Говырин В.А. Развитие сосудодвигательной иннервации в онто- и филогенезе. - Журнал эволюц. биохимии и физиологии, 1977, т.13, №5, с.614-620.
- 159 Говырин В.А., Букиннич А.Д. Распределение адренэргических волокон в стенке кровеносных сосудов млекопитающих. - Архив анатомии, гистологии, эмбриологии, 1974, т.67, №12, с.30-36.
- 160 Гогин Е.Е., Сененко А.Н., Тюрин Е.И. Артериальные гипертензии. Л.: Медицина, 1978. – 272 с.
- 161 Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. - М.: ИЛ, 1957. - 340 с.
- 162 Гончаров С.С. Распространение артериальной гипертонии среди жителей города Иркутска. – Эпидемиология хронических неинфекционных заболеваний. Научные труды, вып..109. – Иркутск, 1971, с.113-115.
- 163 Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. - М.: ИЛ, 1957. - 340 с.
- 164 Гриппи М. А. Патофизиология легких. М., 1997, 344с.
- 165 Гудзенко П.Н. (ред.) Детские болезни. – Под ред. проф. П.Н.Гудзенко. – Киев: Вища школа, 1994. – 776 с.
- 166 Гудкова П. А. Некоторые особенности строения полых вен человека. - В кн.: Вопросы хирургии органов средостения и магистральных кровеносных сосудов. - М., 1962, с. 3.
- 167 Гуревич М., Озерецкий Н. Психомоторика. - М.-Л., 1930.
- 168 Гурова Н.И. Возрастная морфология грудной клетки человека. – М.: Просвещение, 1965. – 215 с.
- 169 Гурфинкель В. С., Коц Я. М., Шик М. Л. Регуляция позы человека. - М.: Наука, 1965. - 256 с.
- 170 Давыдова Л.И. Артериальная гипертензия, распространенность, факторы риска ее возникновения. Врачебная практика, 1998, №1, с.5-8.
- 171 Давыдовский И.В. проблемы причинности в медицине (этиология). – М., 1962.
- 172 Данилова Е.И., Свиридов А.И. Рост и окостенение скелета конечностей в условиях экспериментально измененной нагрузки. - Зоол. журнал, 1953, т.32, №4, с.780-786.
- 173 Данилова Е.И. Эволюция руки. - Киев: «Вища школа», 1979. - 368 с.
- 174 Данкан Г. Клиническая картина начала диабета. – В кн.: Диабет. – Под ред. Р.Уильямса / Пер. с англ. – М.: Медицина, 1984, с.299-307.
- 175 Дарбинян Т.М., Магницкая Л.П. Изменения гемодинамики при таламонал-эпонтоловом, фонтамил-эпонтоловом, кетаминовом и тиопенталовом вводимом наркозе. - Вестник хирургии, 1976, №7, с.100-105.
- 176 Дарцмелия. В.А. Значение ортостатического фактора в развитии и выявлении артериальной гипертонии. – автореф. Дисс. ... канд. мед. наук. _ М.: ИМБП МЗ СССР, 1984. – 24 с.

- 177 Дарцмелия В.А., Белкания Г.С. Типологическая характеристика гемодинамических состояний в ортостатике у здоровых лиц. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1985, т.19, №2, с.26-33.
- 178 Дарцмелия В.А., Белкания Г.С., Демин А.Н. Типологический анализ центральной и периферической гемодинамики в ортостатике у здоровых лиц и больных с артериальной гипертонией. - Физиология человека, 1985, т.П, №5, с.770-777.
- 179 Даум С. Кровообращение в легких. - В кн.: Патопфизиология дыхания. - М.: Медицина, 1967, с.199—261.
- 180 Дедов И.И., Курева Т.Л., Петеркова В.А., Щербачева Л.Н. Сахарный диабет у детей и подростков. Руководство для врачей. – М.: Универсам Паблишинг, 2002. – 392 с.
- 181 Демин А.Н., Белкания Г.С., Дарцмелия В.А. Типологическая характеристика центральной гемодинамики у обезьян в клиностаике и ортостатике // Космическая биология и авиакосмическая медицина, 1986, т.20, №2, с. 60-64.
- 182 Демин А.Н. Сравнительный физиологический анализ регуляции кровообращения в ортостатике у животных и человека. Автореф. Дисс. ... канд. биол. наук. – Л.: Институт физиологии им. И.П. Павлова АН СССР, 1990. – 20 с.
- 183 Детские болезни. – Под ред. проф. П.Н.Гудзенко. – Киев: Вища школа, 1994. – 776 с.
- 184 Джохансон Д., Иди М. Люси: истоки рода человеческого. - М.: Мир, 1984. – 295 с.
- 185 Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Коньков Д.Г., Пухальская Л.Г. Антропофизиологическое обоснование типологического определения оптимальности и неоптимальности гемодинамического обеспечения соматического состояния организма // Медицинский альманах, 2014, 1(31), с. 119-122.
<https://www.researchgate.net/publication/333295647>
- 186 Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Багрий А.С., Корепанов С.К., Рыжаков Д.И., Андропова Л.Н., Пухальская Л.Г. Антропофизиологическая характеристика «гемодинамической модели» возрастной динамики кровообращения у человека // Современные проблемы науки и образования. – 2015а. – № 2-2.; <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21900>
- 187 Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Багрий А.С., Рыжаков Д.И., Коньков Д.Г., Пухальская Л.Г. Синдромальный анализ состояния сердечно-сосудистой системы. Медицинский альманах, 2015б, 1(36), с. 125-130. <https://www.researchgate.net/publication/316243701>
- 188 Диленян Л.Р. Антропогенетическая и онтогенетическая модели гемодинамического обеспечения соматического состояния у человека: общие подходы и характеристика. // Медицинский альманах, 2016, 1(41), с. 145-150.
<https://www.researchgate.net/publication/316244284>
- 189 Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Багрий А.С., Миозов В.С., Рыжаков Д.И., Чубаров В.К., Пухальская Л.Г., Диленян А.Л., Короленко А.Г. Антропофизиологическая характеристика типологического отражения общей синдромальной структуры циркуляторного состояния сердечно-сосудистой систем // Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 3.; URL: <http://science-education.ru/ru/article/view?id=24870>
- 190 Диленян Л.Р., Белкания Г.С., Мартусевич А.К. Антропофизиологический анализ гемодинамического обеспечения физической работы у здоровых лиц // Журнал «Медицина», 2019, №1, с. 81-98. <https://www.researchgate.net/publication/332550866>
- 191 Дильман В.М. Четыре модели медицины. – Л.: Медицина, 1987. – 288 с.
- 192 Донован Б.Т., ван дер Верф тен Бош Дж.Дж. Физиология полового развития. – Пер. с англ.. – М.: Педагогика, 1974. – 192 с.
- 193 Дорфман Л.Г., Чердацев В.Г. Дестабилизация соплазматической сегрегации и дробления под действием клиностаирования. - Онтогенез, 1977, т.8, №3, с.238-249.
- 194 Дубинин Н.П., Ваулина Э.Н. Эволюция и гравитация. - В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, с.7-16.
- 195 Дюльдин А.А. Размеры тела и гравитация. Оценка влияния гравитации на размеры организма методом подобия и размерностей. - В кн.: Гравитация и организм.- М.: Наука,

- 1976, гл.4, с.47-73.
- 196 Дьяченко В.А. Аномалия развития позвоночника в рентгенологическом освещении. - М.: Медгиз, 1949.
- 197 Ежегодник мировой статистики. 1978. Том II. – Инфекционные болезни. Заболеваемость и смертность. – Женева: ВОЗ, 1982. – 203 с.
- 198 Ежегодник мировой статистики. 1980-1981. – Инфекционные болезни. Заболеваемость и смертность. – Женева: ВОЗ, 1984. – 285 с.
- 199 Ежегодник мировой статистики. 1983. – Заболеваемость. Ресурсы здравоохранения. Глобальный обзор. Приложения. – Женева: ВОЗ, 1985. – 1186 с.
- 200 Ерохин А.П., Воложин С.И. Крипторхизм. – М.: ТОО «Люкс-арт», 1995. – 344 с.
- 201 Ефимов А.С., Скробонская Н.А. Клиническая диабетология. – Київ: Здоров'я, 1998. – 320 с.
- 202 Жеденов В.Н. Сравнительная анатомия приматов. - М.: Высшая школа, 1962. - 626 с.
- 203 Заболеваемость лейкозами и лимфомами населения СССР. Сборник научных трудов. – Под ред. М.П.Хохловой и др.. – М., 1977. – 72 с.
- 204 Заварзин А.А., Щелкунов С.И. Руководство по гистологии. - Л.,1954. - 700 с.
- 205 Засухина В.Н., Федорова Е.Ф. Гипертонические и гипотонические состояния у детей и подростков. – М.: Медицина, 1969. – 171 с.
- 206 Захарьевская М.А. Изменения мышцы сердца при ортостатическом коллапсе у кроликов. - В кн.: Сборник трудов, посвященных И.Н. Аничкову. - Л.; 1946, с.62-67.
- 207 Зенкевич Л.А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. - Журн. общей биологии, 1944, т.5, №3, с.129.
- 208 Зильбер А.П. Операционное положение и обезболивание: Постуральные реакции кровообращения и дыхания в анестезиологии. - Петрозаводск, 1961.
- 209 Зильман В.Л. Изменение оксигевограммы человека при изменении положения тела в пространстве в зависимости от тренированности. - В кн.: Биологические науки в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1968, с. 302—304.
- 210 Иванов С.М. Врачебный контроль и лечебная физкультура. - М.: 1959, с.123-125.
- 211 Игнатова М.С., Вельтищев Ю.Е. Детская нефрология. – Л.: Медицина, 1989. – 456 с.
- 212 Иллигнворт Р. Здоровый ребенок. Некоторые проблемы первых лет жизни и их лечение. – Пер. с англ. – Ростов-на-Дону: Изд-во «Феникс», 1997. – 608 с.
- 213 Ильин А.А. Геморрагические васкулиты у детей. – Л.: Медицина, 1984. – 112 с.
- 214 Ильин Е.А., Корольков В.И., Стелинговский К.В., Тюрина Э.В., Березов В.П., Зенин В.Ф. Компенсаторные реакции почек на ортостатическое воздействие. Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1976, т. 12, №5, с.43-46.
- 215 Ильин Е.А. Исследования на биоспутниках "Космос". - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1984, т.18, №1, с.57-66.
- 216 Йонаш В. Клиническая кардиология. Прага, 1968. - 1048 с.
- 217 Какурин Л.И., Катковский Л.И. Некоторые физиологические аспекты длительной невесомости. - В кн.: Итоги науки: Физиология человека и животных. - М.: ВИНТИ, 1966, с.6-34.
- 218 Какурин Л.И., Шумаков В.И., Катков В.Е., Куваев А.Е. Динамика и регуляция венозного возврата, минутного объема и ударного выброса при изменении положения тела. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1973, т. 7, №5, с.60-64.
- 219 Калюжная Р.А. Гипертоническая болезнь у детей и подростков. – Л.: Медицина, 1980. – 208 с.
- 220 Калиничева В.И. (ред.) Анемии у детей. Руководство для врачей. – Под ред. В.И.Калиничевой. – Л.: Медицина, 1983. – 360 с..
- 221 Карк Р., Гельман Д. Поражение почек при диабете. – В кн.: Диабет. – Под ред. Р.Уильямса / Пер. с англ. – М.: Медицина, 1984, с.440-453

- 222 Карпов Ю.А., Ноева Е.А. Гемодинамический эффект накожных аппликаций мазей нитроглицерина у больных острым инфарктом миокарда // Кардиология, 1983, т.23, №1, с. 60-65.
- 223 Каро К., Педли Т., Шротер Р., Сид У. Механика кровообращения. - М.: Мир, 1981. – 624 с.
- 224 Карпицкий В.В., Словеснов С.В., Рерих Р.А. Определение сердечного выброса у мелких лабораторных животных методом тетраполярной реографии. - Патологич. физиология и эксперим. терапия, 1986, №1, с.74-77.
- 225 Карпман В.Л. Фазовый анализ сердечной деятельности. - М.: Медицина, 1965. - 275 с.
- 226 Карпман В.Л., Иваницкая И.Н., Иоффе Л.А., Шхвацабая Ю.К. Взаимосвязь кардиодинамики и кровенаполнения сердца. - В кн.: Современные проблемы физиологии и патологии сердечно-сосудистой системы / Под ред. В.В. Парина. - М.: Медицина, 1967, с.72-83.
- 227 Карпман В.Л., Парин В.В. Величина сердечного выброса. - В кн.: Руководство по физиологии. - Л.: Наука, 1980, с.271-279.
- 228 Касаткина Л.А. Геморрагические васкулиты у детей города Иркутска. – В кн.: Эпидемиология хронических неинфекционных заболеваний. Научные труды. Вып.. 109. – Иркутск, 1971, с.185-188.
- 229 Касаткина Э.П. Сахарный диабет у детей. – М.: Медицина, 1990. – 272 с.
- 230 Катинас Г.С. Рост мышц передней брюшной стенки у детей. - В кн.: Возрастная морфология и физиология. - М., 1959, с.102-123.
- 231 Катков В.Е., Куваев А.Е., Власов В.Б. Роль экстракардиальной иннервации в компенсации ортостатической нагрузки. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1973, т. 7, №4, с.34-38.
- 232 Катков В.Е. Динамика и регуляция кровообращения в ортостазе. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. - М.: ИМБП МЗ СССР, 1974. - 12 с.
- 233 Катков В.Е. Изменения нейтрального и периферического кровообращения и кислотно-щелочного состояния крови собак во время пассивной ортостатической пробы. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1976, т. 10, №1, с.31-36.
- 234 Катков В.Е. Регуляция кровообращения во время пассивной ортостатической пробы. - Кардиология, 1977, т. 17, №1, с.123-127.
- 235 Катков В.Е., Какурин Л.И. Роль тонуса скелетных мышц в регуляции кровообращения в ортостазе. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1978, т. 12, №1, с.75-78.
- 236 Катков В.Е. Гравитационные изменения в системе кровообращения здорового человека. Автореф. дисс. ...доктора мед.наук. – М.: ИМБП МЗ СССР, 1987. – 52 с.
- 237 Катковский Б.С., Бузулина В.П., Пометов Ю.Д. Гемодинамика здорового человека при умеренных физических нагрузках, выполняемых «лежа», «сидя» и «стоя» // Физиология человека, 1980, т.6, №6, с.1009-1013.
- 238 Кауров А.Ф. Некоторые материалы об эпидемиологии язвенной болезни в Иркутской области. – В кн.: Эпидемиология хронических неинфекционных заболеваний. Научные труды, выпуск 109. – Иркутск, 1971, с.182-185.
- 239 Кацитадзе Э.И. Эволюция вертикальной ходьбы: анатомо-биологический очерк. - Тбилиси: «Сабчота Сакартвело», 1968. - 200 с.
- 240 Керпель-Фрониус Э. Патология и клиника водно-солевого обмена. - Будапешт: Изд-во АН Венгрии, 1964
- 241 Керпель-Фрониус Э. Педиатрия. – Будапешт: АН Венгрии, 1981. – 623 с.
- 242 КИТАЙ (национальное обследование инвалидов, 1987 г.). Ежегодник мировой санитарной статистики. 1990. – Женева: ВОЗ, 1992. – 685 с.
- 243 Кишкун А.А. Биологический возраст и старение: возможности определения и пути коррекции. Руководство для врачей. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008. – 976 с.

- 244 Клебанова Е.А. Опорно-двигательный аппарат и развитие движений. - В кн.: Основы морфологии и физиологии организма детей и подростков. - М.: Медицина, 1969, с.14-121.
- 245 Козырев Г.С. Возрастные особенности положения центра тяжести у человека. - Учен. зап. Харьк. ун-та им. А.М. Горького, 1947, т.12, с.259-274.
- 246 Коваленко Е.А., Васильев П.В. Патогенез синдрома невесомости. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 3, с.356-369.
- 247 Коваленко Е. А. Патологический анализ действия на организм невесомости. - В кн.: Невесомость: Медико- биологические исследования. - М.: Медицина, 1974, с.237-277.
- 248 Коваленко Е.А., Гуровский Н.Н. Гипокинезия. - М.: Медицина, 1980. - 320 с.
- 249 Ковешникова А.К., Котикова Е.А. Влияние измененных условий статики на строение мышц и скелета. - Изв. естеств.-научно, ин-та им. Лесгафта, 1936, т.20, №1, с.203-222.
- 250 Ковешникова А.К. Влияние измененной статики животного на строение его мышц и скелета. - Изв. АПН РСФСР, 1951, вып.35, с.19-34.
- 251 Козлова В.И., Фарбер Д.А. (ред.) Физиология развития ребенка. - М.: Педагогика, 1983. - 296 с.
- 252 Комендантов Г.Л. Физиологические основы пространственной ориентировки: Лекции для слушателей Военно-медицинской академии. - Л., 1959.
- 253 Комфорт А. Биология старения. - М.: Мир, 1967. - 397 с.
- 254 Коньков Д. Г., Белкания Г. С., Диленян Л. Р., Пухальская Л.Г. Мультидисциплинарный взгляд на состояние гемодинамического обеспечения беременности. Антропофизиологический подход // Охрана материнства и детства (2017) №1 (29), с. 5-13. <https://www.researchgate.net/publication/318299333>
- 255 Коньков Д.Г., Белкания Г.С., Диленян Л.Р., Пухальская Л.Г. Антропофизиологическая характеристика «циркуляторной модели» гемодинамического обеспечения беременности // Репродуктивное здоровье. Восточная Европа, 2018, том 8, №1, с. 55-75. <https://www.researchgate.net/publication/323839882>
- 256 Конради Г.П. Регуляция сосудистого тонуса. - Л.: Наука, 1973. - 328 с.
- 257 Конради Г.П., Осадчий Л.И. Депонирование крови при системной ортостатической реакции. - Физиологический журнал СССР, 1981, т. 57, №1, с.56-63.
- 258 Корнев Н.М. Некоторые аспекты профилактики и лечения артериальной гипертонии у детей и подростков. Врачебная практика, 1997, 31, с.20-22.
- 259 Коржуев П.А. Гемоглобин. Сравнительная физиология и биохимия. - М.: Изд-во АН СССР, 1964. - 358 с.
- 260 Коржуев П.А. Силы гравитации и филогенез позвоночных животных. - Успехи современной биологии, 1965, т. 60, вып. 2/5/, с.271-286.
- 261 Коржуев П.А. Физико-биохимические аспекты проблемы невесомости. - В кн.: Медико-биологические исследования в невесомости. - М.: Медицина, 1968, с. 89-93.
- 262 Коржуев П.А. Эволюция, гравитация, невесомость. - М.: Наука, 1971. - 152 с.
- 263 Коржуев П.А. Проблема оксигенации гемоглобина. - Успехи физиологических наук, 1973, т. 4, №3, с.69-112.
- 264 Коржуев П.А. Эволюция скелета позвоночных животных и силы гравитации.- В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, гл. 3, с.31-46.
- 265 Коркушко О.В. Сердечно-сосудистая система и возраст (клинико-физиологические аспекты). М.: Медицина, 1983. 176 с.
- 266 Корнева Е.А. Эволюция рефлекторной регуляции сердечной деятельности. - Л.: Медицина, 1965. - 250 с.
- 267 Коровин А.М. Рефлекторные обморочные состояния. - Клиническая медицина, 1969, т.47, №11, с.151-154.
- 268 Королев Б.А. О характере изменений ЭКГ и фаз сердечного сокращения при ортостатических пробах после длительной гипокинезии. - Космическая биология и медицина,

- 1969, т.3, № 5, с.67-71.
- 269 Корольков В.И. Влияние гипо- и гиперволемии на ортостатическую устойчивость. - Патология, физиология и эксперимент, терапия, 1970, т.14, №2, с.88-91.
- 270 Костенко И.Г., Буянова Н.Н., Прокубовский В.И., Константинова Г.Д. К оценке состояния кровообращения у больных с варикозной болезнью нижних конечностей. - Кардиология, 1978, т.18, № 7, с.75-80.
- 271 Костюк П.Г. (ред.) Биология старения / Руководство по физиологии – Л.: Наука, 1982. – с. 612.
- 272 Коштоянц Х.С. Основы сравнительной физиологии. - Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. I. - 523 с.
- 273 Кравцов В.Л., Шумаков В.А. Гемодинамические эффекты нитроглицерина у больных острым инфарктом миокарда // Кардиология, 1982, т. 22, №10, с. 68-71.
- 274 Краковский Н.Н., Золотаревский В.Я. О венозном оттоке при облитерирующем эндартерите нижних конечностей. - Эксперим. хирургия и анестезиология, 1962, т.7, № 3, с.45-48.
- 275 Крапивинцева В. П. Изучение рефлекторных механизмов прямостояния и их возрастных изменений у школьников. - Авторе. дис. ... канд. – М., 1954.
- 276 Крапивинцева В. П. Изменение рефлекса прямостояния в возрасте 7-15 лет. - В кн.: Труды 2-й науч. конф. по возрастной морфологии и физиологии. - М., 1955, с.285-290.
- 277 Красногорский Н.И. Высшая нервная деятельность ребенка. – Л., 1958. – 319 с.
- 278 Краузе Н. И. Внутривентриальное давление в пределах поддиафрагмального пространства и надчревя и его значение в хирургии печени и желудка. - Новый хирург. арх., 1924, т.5, с.516-532.
- 279 Кривицкий А.А., Нагайченко Б.И., Таболина Е.Т. Распространение язвенной болезни желудка и 12-перстной кишки среди населения промышленного города. – В кн.: Гастроэнтерология. Вып.5. – Киев: Здоров'я, с.30-31.
- 280 Крылов Д.Н., Кулакова Т.П. Роль биологических и социальных факторов в формировании нейрофизиологических функций.- В кн.: Соотношение биологического и социального в развитии человека. -М., 1974, с.66-69.
- 281 Кузнецов А.Г. Характеристика экстремальных факторов окружающей среды. - В кн.: Руководство по физиологии. - М.: Наука, 1979, с.5-18.
- 282 Куприянов В.В. Развитие сердечно-сосудистой системы. - В кн.: Основы морфологии и физиологии организма детей и подростков. - М.: Медицина, 1969, с.163-208.
- 283 Кушаковский М.С. Гипертоническая болезнь и вторичные артериальные гипертензии. Л.: Медицина, 1983. 288 с.
- 284 Ламонт К. Иллюзия бессмертия. - М.: Политиздат, 1984. - 286 с.
- 285 Ланг Г.Ф. Гипертоническая болезнь. - Л.: Медгиз, 1950. - 496 с.
- 286 Лангмейер Й., Матейчек З. Психическая деривация в детском возрасте. – Прага: Авиценум, 1984. – 335 с.
- 287 Лапин Ю.Е. Социально-гигиенические аспекты язвенной болезни у детей и подростков. Научный обзор. – М.: ВНИИМИ, 1976. – 80 с.
- 288 Лебедев А. Альбуминурия. - В кн.: БМЭ, 2 изд., 1956, т.1, с.833-838.
- 289 Легеньков В.И., Балаховский И.С., Береговкин А.В. и др. Изменения состава периферической крови при 18- и 24суточных космических полетах. – Космич. биология и медицина, 1973, т.7, №1, с.39-45
- 290 Леонтьева Г.Р. Определение катехоламинов в стенке кровеносных сосудов у круглоротых, рыб, амфибий и рептилий, - Журнал эволюц. биохим. и физиол., 1966, т. 2, №1, с.31-36.
- 291 Лорин-Эпштейн М.Ю. О значении сравнительно-антропологических исследований для хирургии и для патологии вообще. - Русский антропол. журн., 1927, т.15, №3/4, с.98-100.
- 292 Лорин-Эпштейн М.Ю. Положение конечностей или сегментов туловища при повреждениях или поражениях, их теоретико-флогенетический смысл и практическое

- значение – Материалы 20-го съезда российских хирургов. – М., 1029, с. 349-355 и Новый хирургический архив, 1928, т.16, кн. 4. С. 532-542.
- 293 Лорин-Эпштейн М.Ю. Конечные и пред конечные илеиты, илеоэвальвулиты и илеомезентериты как факторы страданий илео-цеко-аппендикулярного перекрестка. (К анатомии, физиологии и патологии конечного и преконечного отрезков подвздошной кишки и брыжейки ее в связи с переходом к вертикальному передвижению). – Новый хирургический архив, 1929а, т.19, книга 76, с.528-545.
<https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 294 Лорин-Эпштейн М.Ю. Рациональна ли интра- или экстраплевральная декомпрессия сердца при некоторых расстройствах компенсации, сопровождающихся увеличением размеров его. (Эволюционные предрасполагающие моменты в патологии сердца человека). – Русская клиника, 1929б, т.12, №63-64, с.116-137.
<https://www.researchgate.net/publication/319162411>
- 295 Лорин-Эпштейн М.Ю. Эволюция и значение червеобразного отростка и илеоцекальной заслонки в связи с выпрямлением туловища. - В кн.: Труды IV Всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Киев-Харьков: Госмедиздат УССР, 1931, с.250-252.
- 296 Лорин-Эпштейн М.Ю. Membrana omento-colica в связи со спиральностью толстой кишки. Роль генитально-мезентеральных связок в патологии – Вестник хирургии им. Грекова, 1935, т. 37, кн. 105-106-107, с. 77-89.
- 297 Лычко В.Г. Взаимоотношения в изменениях кровообращения, дыхания и биоэлектрической активности мозга при ортостатическом коллапсе. - В кн.: Патологическая физиология сердечно-сосудистой системы. - Тбилиси, 1964, т.1, с.441-442.
- 298 Лычко В.Г. Влияние функционального состояния центральной нервной системы на изменение дыхания и электрической активности головного мозга в процессе развития ортостатического коллапса. - Автореф. дис. ... канд. мед. наук. - Винница, 1967.
- 299 Люблина Е.И. Методика применения ортостатической пробы для хронических исследований на кроликах. - Физиол. журн. СССР, 1957, т.43, № 9, с.903-905.
- 300 Магнус Р. Установка тела. - М.-Л., 1962. - 624 с.
- 301 Мазо Р.Э., Надеждина Е.А. Артериальная гипертензия у детей. – Минск: Наука и техника, 1985. – 173 с.
- 302 Мазуркевич Г.С, Тюкавин А.И. Эволюция сосудистой системы. - В кн.: Физиология кровообращения: Физиология сосудистой системы. - Л.: Наука, 1984. - 652 с.
- 303 Маршак М.Е. Регуляция дыхания у человека. - М.: Медгиз, 1961. - 268 с.
- 304 Маршалл Р.Д., Шеферд Дж.Т. Функция сердца у здоровых и больных. - М.: Медицина, 1972. - 392 с.
- 305 Машковский М.Д. Лекарственные средства. - Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1962. - 768 с.
- 306 Маслов М.С. Ортостатическая альбуминурия. - В кн.: Учебник детских болезней. - Л.: Медгиз, 1953, с.358.
- 307 Матвеев М.П., Коровина Н.А. Особенности поражения почек у детей. В кн.: Основы неврологии. – Под ред. акад. Е.М.Тареева. В 2-х томах. М.: Медицина, 1972, т.2, с.769-816.
- 308 Мелехова О.П., Шилейко Л.В., Бурлакова О.В. Клиностамирование зародышей амфибий различного возраста. - В кн.: Гравитация и организм. - Вильнюс: «Минтис», 1976, с.44-58.
- 309 Мелехова О.П., Шилейко Л.В., Игнатьева О.Ю. Влияние клиностамирования на эмбриональное развитие птиц. - В кн.: Гравитация и организм. - Вильнюс: «Минтис», 1976, с.59-63.
- 310 Меркис А.И., Лауринавичюс Р.С., Ярошюс А. Теория Холодного-Вента и развитие физиологии геотропических движений растений. - Минск, 1972.
- 311 Меркис А.И., Лауринавичюс Р.С. Рост и развитие высших растений в условиях имитации

- невесомости. - В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, с.227-238.
- 312 Меркис А.И., Лауринавичюс Р.С, Швягжде Д.В. Пространственная ориентация и рост растений в невесомости и в поле искусственной силы тяжести. - В кн.: Биологические исследования на орбитальных станциях "Салют". - М.: Наука, 1984, с.72-81.
- 313 Мерт Дж. Справочник врача общей практики. – Пер. с англ.– М.: Практика, 1998. – 1230 с.
- 314 Михасев М. И., Соколов В. И., Тихонов М. А. Некоторые особенности внешнего дыхания и газообмена при длительной гиподинамии. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.71-78.
- 315 Могендович М.Р. Рефлекторное взаимодействие локомоторной и висцеральной систем. - Л.: Медгиз, 1957. - 430 с.
- 316 Моисеев А.А. (ред.) Человек. Медико-биологические данные / пер. с англ. Ю. Д. Парфенова (Публикация № 23 Международной комиссии по радиологической защите). Коллектив авторов. - М.: Медицина, 1977. - 496 с.
- 317 Молчанов Н.С. Гипотонические состояния. – Л.: Медицина, 1962. – 204 с.
- 318 Молчанов Н.С. Клиника нейроциркуляторной гипотонии. - В кн.: Руководство по внутренним болезням. – М., 1964, т.2, с.535.
- 319 Молчанов Н. Гипотоническая нейроциркуляторная дистония. – В кн.: Ежегодник Большой медицинской энциклопедии. Том II. М.: «Сов. энциклопедия», 1969, столб.236-242.
- 320 Молчанов В.И., Домбровская Ю.Ф., Лебедев Д.Д. Ортостатическая альбуминурия. - В кн.: Профилактика детских болезней. - М.: Медгиз, 1952, с.318.
- 321 Москаленко Ю.Е., Науменко А.И. О движении цереброспинальной жидкости у нормальных животных. - Физиол. журн. СССР, 1959, т.45, № 5, с.562-568.
- 322 Москаленко Ю.Е., Бенуа Н.Н., Граунов О.В. Динамика кровенаполнения головного мозга при изменениях направления гравитационного поля. - Физиологический журнал СССР, 1963, т. 49, №4, с. 405-411.
- 323 Москаленко Ю.Е., Граунов О.В., Газенко О.Г., Касьян И.И. Реакция сосудистой системы черепномозговой полости при эквивалентных продольных гравитационных перегрузках $\pm G$. - В кн.: Проблемы космической биологии, т. 3. - М.: Наука, 1964, с.366-378.
- 324 Москаленко Ю.Е. Динамика кровенаполнения головного мозга в норме и при гравитационных нагрузках. - В кн.: Проблемы космической биологии. – Л.: Наука, 1967, т. 5. - 218 с.
- 325 Москаленко Ю.Е. Гравитационная устойчивость системы мозгового кровообращения. - В кн.: Проблемы космической биологии, т. 33. - М.: Наука, 1976, с.92-114.
- 326 Москаленко Ю.Е., Кравченко А.И., Павлов Н.А., Гардовска Д.Х. Сравнительно-физиологические аспекты функциональной устойчивости системы мозгового кровообращения. - Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1983, т. 19, №4, с.374-378.
- 327 Москаленко Ю.Е. Развитие циркуляторной функции сердечно-сосудистой системы. - Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1985, т. 21, №1, с.3-12.
- 328 Мясников А.Л. Гипертоническая болезнь и атеросклероз. - М.: Медицина, 1965. - 615 с.
- 329 Навратил М. Распределение воздуха в легких. - В кн.: Патофизиология дыхания. Москва, Прага, 1967, с.94-147.
- 330 Нагорный А.В., Никитин В.Н., Буланкин И.Н. Проблемы старения и долголетия. – М.: Медгиз, 1963. – 756 с.
- 331 Нетаката Ж.Н. Язвенная болезнь детей и подростков. – Киев: «Здоров'я», 1974. – 136 с.
- 332 Наточин Ю.В. Механизмы мочеобразования. – В кн.: Основы нефрологии. – Под ред. акад. Е.М.Тареева. В 2-х томах. М.: Медицина, 1972, т.1, с.27-50.
- 333 Нестурх М.Ф. Типы локомоции у обезьян и прямохождение у человека в связи с антропогенезом. - Советская антропология, 1957, №2, с.159-169.
- 334 Нестурх М.Ф. Приматология и антропогенез. - М.: Медгиз, 1960. - 187 с.

- 335 Никитюк Б.А, Факторы роста и морфо-функционального созревания организма. - М.: Наука, 1978. - 144 с.
- 336 Нисвандер R., Эванс А. (ред.) Акушерство. Справочник Калифорнийского университета. – Под ред. К.Нисвандера, А.Эванса.- Пер. с англ. – М.: Практика, 1999. – 704 с.
- 337 Образцова Г.А. Формирование вестибулярной функции в онтогенезе. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. - 131 с.
- 338 Оганов В.С. Физиологические механизмы адаптации скелетных мышц млекопитающих к невесомости. - Автореф. дисс. ... докт. - М: ИМБП МЗ СССР, 1984. - 36 с.
- 339 Океанов А.Е. Анализ заболеваемости населения Белорусской ССР относительно редко встречающимися злокачественными новообразованиями. – В кн.: Злокачественные опухоли (по данным стран – странам СЭВ). Сборник научных работ. – Л., 1986. – 182 с.
- 340 Орбели Л.А. Лекции по физиологии нервной системы. - Л.: Медгиз, 1938.
- 341 Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
- 342 Организация борьбы с гипертонией и инсультом. Труды совещания ВОЗ. Токио, 11-13 марта 1974. – Под ред. С.Хатано, И.Сегемацу, Т.Штрассера. - Женева: ВОЗ, 1977. - 363 с.
- 343 Осадчий Л.И. Фармакологический анализ физиологических механизмов ортостатической устойчивости гемодинамики. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1980, т. 14, №1, с. 45-49.
- 344 Осадчий Л.И. Положение тела и регуляция кровообращения. - Л.: Наука, 1982. - 144 с.
- 345 Остерхаут В. (1917) Жизнь растений в опытах. 5-е изд. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1935.
- 346 Палладин В.И. Физиология растений. Пг.: Мысль, 1922, с.337-345.
- 347 Пальмбах Л.Р. Сила тяжести и развитие позвоночника животных. - В кн.: Гравитация и организм. - М.: Наука, 1976, с.74-91.
- 348 Папаян А.В., Шакалов Н.П. Геморрагические диатезы у детей. – Л.: Медицина, 1982. – 288 с.
- 349 Папаян А.В., Жукова Л.Ю. Анемия у детей. – СПб.: Питер, 2001. – 384 с.
- 350 Парин В.В., Касьян И.И. Медико-биологические исследования в невесомости. - М.: Медицина, 1968. - 464 с
- 351 Парин В.В., Крупина Т.Н., Михайловский Г.П., Тизул А.Я. Основные изменения в организме здорового человека при 120-суточном постельном содержании. - Космич. биология и медицина, 1970, т.4, № 5, с.59-64.
- 352 Парин В.В., Газенко О.Г., Юганов Е.М.и др. Невесомость: Медико-биологические исследования. - М.: Медицина, 1974. - 456 с.
- 353 Парфенов Г.П. Биологические исследования в космосе. - Мир науки, 1982, т.26, №4, с.8-12.
- 354 Парфенов Г.П. Невесомость и элементарные биологические процессы. - Л.: Наука, 1988. - 270 с.
- 355 Пархоменко Л.К. Язвенная болезнь у подростков. – Врачебная практика, 1997, №3, с. 8-11.
- 356 Пашутин В.В. Влияние тяжести крови на кровообращение. - В кн.: Лекции общей патологии, ч. 2. - С.-Пб., 1881, с. 584- 635.
- 357 Педиатрия. Руководство. – Под ред. Р.Е.Бермана, В.К..Вогана. – Книга 6. Болезни иммунной системы, эндокринно-обменные заболевания, детская гинекология. – М.: Медицина, 1989. - 567 с.
- 358 Педиатрия. Руководство. – Под ред. Р.Е.Бермана, В.К..Вогана. – Книга 1. Общие вопросы: развитие, питание, уход за ребенком. – М.: Медицина, 1991. - 704 с.
- 359 Пейпер А. Особенности деятельности мозга ребенка. - Л.: Медгиз, 1962. - 518 с.
- 360 Пестов И.Д., Тищенко М.П., Королев Б.Л. и др. Исследование ортостатической устойчивости после длительной гиподинамии. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.13, с.230-240.
- 361 Пестов И.Д., Гератеволь З.Дж. Невесомость. - В кн.: Основы космической биологии и медицины. - М: Наука, 1975, т.2, кн.1, с.324-369.

- 362 Пестов И.Д. Невесомость как экстремальный фактор космического полета. - В кн.: Руководство по физиологии. - М.: Наука, 1979, с.138-193.
- 363 Петридес П., Вайс Л., Леффлер Г., Вайланд О. Сахарный диабет. – Пер. с нем. – М.: Медицина, 1980. – 196 с.
- 364 Петров И.Р. Кислородное голодание головного мозга. - Л.: Медгиз, 1949. - 210 с.
- 365 Пипия И., Телия А. Язвенная болезнь детского и юношеского возраста. – Тбилиси, 1975. – 400 с.
- 366 Платонова Р.Н., Парфенов Г.П., Жваликовская В.П. Ориентация растений в невесомости. - В кн.: Биологические исследования на биоспутниках "Космос". - М.: Наука, 1979, с.149-161.
- 367 Плетнев Д.Д. Избранное / АМН СССР. – М.: Медицина, 1989. – 432 с.
- 368 Поединцев Г.М. О режиме движения крови по кровеносным сосудам. - В кн.: Развитие новых неинвазивных методов исследования в кардиологии. - Воронеж, 1983, с. 17-36.
- 369 Покк Л.Р. О возникновении ортостатического коллапса, морфологических изменениях во внутренних органах и расстройствах кровообращения в головном мозгу кролика при его пребывании в вертикальном положении. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. - Тарту, 1959. - 20 с.
- 370 Покк Л.Р. Возникновение ортостатического коллапса и морфологических изменений в органах кроликов при воздействии на центральную нервную систему. - Архив патологии, 1963, т.15, №5, с.26-34.
- 371 Покк Л.Р. О влиянии нарушения деятельности центральной нервной системы на развитие экспериментальных инфарктов сердца. - Кардиология, 1965, т.5, №3, с.8-12.
- 372 Покровский В.И. Энциклопедический словарь медицинских терминов. – М.: Медицина. 2005. – 1591 с.
- 373 Покровский В.М. Деятельность сердца при общей гипотермии и при охлаждении его в сердечно-легочном препарате. – Автореф.. дисс. ... докт. мед. наук. – Краснодар, 1970. – 30 с.
- 374 Покровский В.М., Шейх-заде ,Р., Воверейдт В.В. Сердце при гипотермии. – Л.: Наука, 1984. – 141 с.
- 375 Пономаренко В.Н. Морфологические особенности подкожных вен нижних конечностей и их клапанного аппарата. - Автореф. дис. ... канд. мед. наук. – М., 1965.
- 376 Превентивная кардиология: Руководство./Под ред. Г.И.Косицкого. – М.: Медицина, 1987. - 512 с.
- 377 Проссер Л. (ред) Сравнительная физиология животных. Т. 3./ Под ред. Л.Проссера. - М.: Мир, 1978. - 653 с.
- 378 Пфлюгер Эд. (1883) – приведено по И.П.Павлов. 1910.
http://az.lib.ru/p/pawlow_i_p/text_1910_pflugger.shtml
- 379 Разумеев А.Н., Григорьян Р.А. Мозжечок и гравитация. – Проблемы космической биологии. Т.10 - М.: Наука, 1964. - 454 с.
- 380 Рашмер Р. Динамика сердечно-сосудистой системы. – Пер. С англ. – М.: Медицина, 1981. – 600 с.
- 381 Резник Б.Я. и др. Гематология детского возраста с атласом миелограмм. – Киев: Здоров'я, 1974. – 391 с.
- 382 Решмидт Х. Детская и подростковая психиатрия. Введение в практику. – Пер. с нем. – М.: Изд-во ЭКСМО-Пресс, 2001. – 624 с.
- 383 Риккетс Г. Поражение сердечно-сосудистой системы при диабете. – В кн.: Диабет. – Под ред. Р.Уильямса / Пер. с англ. – М.: Медицина, 1984, с.429-439.
- 384 Розанова В.Д. Особенности гомеостатических реакций сердечно-сосудистой системы и их регуляции у собак в различные возрастные периоды. Проблемы возрастной физиологии и патофизиологии сердечно-сосудистой системы. Материалы симпозиума (18-20 октября 1966 г.). – М., 1966, с.114-117.

- 385 Розанова В.Д. Значение холинэргического и адренэргического субстратов ретикулярной формации ствола мозга, таламуса и гипоталамуса для развития состояния бодрствования и реакции активации в онтогенезе у собак. – В кн.: Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии. – М.: Медицина, 1968, часть 2, с.246-260.
- 386 Розанова В.Д. Физиологическая характеристика основных периодов постнатального развития у животных. – В кн.: Очерки по экспериментальной возрастной фармакологии. – Л.: Медицина, 1968, гл.1, с.9-46.
- 387 Руководство по медицине. Диагностика и терапия. – В 2-х томах. Т.1: Пер. с англ./ Под ред. Р.Беркоу, Э.Флетчера. – М.: Мир, 1997. – 1045 с. (Т.2. – 872 с.)
- 388 Руководство по медицине. Диагностика и терапия. – В 2-х томах. Т.2: Пер. с англ./ Под ред. Р.Беркоу, Э.Флетчера. – М.: Мир, 1997. – 872 с.
- 389 Румянцев А.В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. - М.: Изд-во АН СССР, 1958.
- 390 Румянцева О.Н. Пластические свойства скелетно-мышечной ткани. - М.: Изд-во АН СССР, 1960. - 128 с.
- 391 Рут Г. Прогноз идиопатического сахарного диабета. – В кн.: Диабет. – Под ред. Р.Уильямса / Пер. с англ. – М.: Медицина, 1984, с.502-512.
- 392 Рывкин И.А., Маслова К.К., Игнатова Л.Н., Тяпина Л.А. Артериальная гипертония в аспекте эпидемиологических, генеалогических и близнецовых исследований. Некоторые вопросы этимологии и патогенеза гипертонической болезни. – В кн.: Эпидемиология артериальной гипертонии и коронарного атеросклероза. (Сборник статей). – Под ред. И.А.Рывкина. – М.: Медицина, 1969, с.128-162.
- 393 Рябова Л.П., Масевич Ц.Г. Язвенная болезнь детей и подростков. – Л.: Медицина, 1975. – 176 с.
- 394 Савин Б.М. Гипервесомость и функции центральной нервной системы. - Л.: Наука, 1970. - 284 с.
- 395 Савин Б.М. Естественная гравитация и ее влияние на развитие и жизнедеятельность организмов. - В кн.: Руководство по физиологии. - М.: Наука, 1979, с.21-71.
- 396 Савицкий Н.Н. Биофизические основы кровообращения и клинические методы изучения гемодинамики. - М.: Медицина, 1963. - 311 с.
- 397 Самянц Г.И., Тютин В.А. К вопросу о заболеваемости язвенной болезнью по г.Ташкенту. – В кн.: Вопросы физиологии и патологии органов пищеварения. Вып.1. – Ташкент, 1964, с.122-129.
- 398 Светлов П.Г. Физиология (механика) развития.- Л.: Наука, 1978, с.85-122.
- 399 Семенова Л.К. Морфологическая характеристика развития скелетных мышц у человека на различных возрастных этапах. - Труды VI съезда анатомов и эмбриологов. - Киев, 1958.
- 400 Семенова Л.К. Возрастные и индивидуальные особенности формы положения некоторых органов брюшной полости у человека. – В кн.: Возрастная морфология и физиология. - М.: Изд-во АПН РСФСР, 1959, с.124-143.
- 401 Семенова Л.К. Возрастное развитие мышц, обеспечивающих вертикальную статику. - В кн.: Возрастная морфология скелетной мускулатуры человека. - М.: Изд-во АПН РСФСР, 1961, с.186-273.
- 402 Сахарный диабет. Серия технических докладов ВОЗ. №727. – Женева, 1987. – 127 с.
- 403 Северцев А.Н. Морфологические закономерности эволюции. - М.: Изд-во АН СССР, 1939. - 610 с.
- 404 Селезнев С.А., Вашетина С.М., Мазуркевич Г.С. Комплексная оценка кровообращения в экспериментальной патологии. - Л.: Медицина, 1976. - 207 с.
- 405 Сергеев А.А. Физиологические механизмы действия ускорений. - Л.: Наука, 1967. - 391 с.

- 406 Сергиевский М.В., Окунева Г.Н. Сравнительная оценка возбудимости и значения для регуляции дыхания каротидных синусов, продолговатого мозга и коры полушарий. - Физiol. журн. СССР, 1960, т.46, № 8, с.897-907.
- 407 Серова Л.В. История изучения физиологических эффектов невесомости и гипергравитации в онтогенетическом и эволюционном аспектах. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.7-26.
- 408 Серова Л.В. Перспективы изучения процессов роста и развития млекопитающих в условиях космического полета. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.156-161.
- 409 Серова Л.В., Денисова Л.А. и др. Влияние гипергравитации на развитие плода млекопитающих. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.32-37.
- 410 Серова Л.В., Денисова Л.А. и др. Сравнительный анализ влияния невесомости и гипергравитации на пренатальное развитие млекопитающих. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.147-151.
- 411 Симченко В. П., Хмелевский С.И., Черных Б.Т. Голова человека и высших позвоночных животных как носитель основных гравитационных систем. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1969, т.10, с.293-313.
- 412 Скуратова С.А., Органов В.С. и др. Постнатальная дифференцировка скелетных мышц. - В кн.: Онтогенез млекопитающих в невесомости. - М.: Наука, 1988, с.88-97.
- 413 Слоним А.Д. О физиологических механизмах природных адаптаций животных и человека. – Доклад на ежегодном заседании ученого совета, посвященном памяти акад. К.М.Быкова. 25 января 1963 г. - М.-Л.: Наука, 1964., – 64 с.
- 414 Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. - М., 1971. - 445 с.
- 415 Смитт А.Г. Основы гравитационной биологии. – В кн.: основы космической биологии и медицины. Совместное советско-американское издание. – М.: Наука, 1975, т.2, кн.1, гл.4, с 141-176.
- 416 Смиттен Н.А. Симпато-адреналовая система в фило- и онтогенезе позвоночных. - М.: Наука, 1972. - 347 с.
- 417 Соколов В.И. Некоторые особенности внешнего дыхания и энергетических затрат при ортостатических пробах до и после 18-часового пребывания в иммерсионной среде. - Космич. биология и медицина, 1970, т.4, № 4, с.52-58.
- 418 Соколов Е.И., Белова Е.В. Эмоции и патология сердца. – М.: Наука, 1983. – 302 с.
- 419 Степанцев В.И., Еремина А.В., Тихонов М.А. Средства и методы физиологической тренировки человека в длительных космических полетах. - В кн.: Невесомость. - М.: Медицина, 1974, с.278-313.
- 420 Таирбеков М.Г., Парфенов Г.П. Современное состояние вопроса о механизме гравирецепции у растений. - Изв. АН СССР, серия биол., 1978, №4, с.535-544.
- 421 Тареева И.Е., Ленчик В.И. Поражение почек при геморрагическом васкулите. В кн.: Основы неврологии. – Под ред. акад. Е.М.Тареева. В 2-х томах. М.: Медицина, 1972, т.2, с.626-634.
- 422 Тимирязев К.А. Жизнь растений: Десять общедоступных чтений (1878). Лекция VII. Рост. - Л., 1940.
- 423 Ткаченко Б.И. Венозное кровообращение. - Л.: Медицина, 1979. - 224 с.
- 424 Трон Х.Л., Кирш К. Активные и пассивные компоненты реакции венозной системы у человека и животных при ортостатической нагрузке. - В кн.: Труды Международного симпозиума по регуляции емкостных сосудов. – М.: Медицина, 1977, с. 197-220.
- 425 Тур А.Ф. Физиология и патология периода новорожденности. - Л., 1958.
- 426 Тур А.Ф. Рахит. – Л.: Медицина, 1966. – 171 с.
- 427 Тур А.Ф. Гематология детского возраста. – Л.: Медицина, 1978. – 396 с.

- 428 Тычкова Н.В., Диленян Л.Р., Белкания Г.С. Антропофизиологическая характеристика гравитационного градиента в вентиляции и перфузии легких // Вестник Ивановской медицинской академии, 2013, т.18, 2, с. 50-58.
- 429 Тюкавин А.И. Системная гемодинамика при острой массивной кровопотере у позвоночных. - Автореф. дисс. ... канд. мед. наук. – Л., 1981. - 22 с.
- 430 Уайт П. Юношеский диабет. – В кн.: Диабет. – Под ред. Р.Уильямса / Пер. с англ. – М.: Медицина, 1984, с.308-314.
- 431 Уиллоуби М. Детская гематология. – Пер. с англ. – М.: Медицина, 1981. – 672 с.
- 432 Украинский В.Г. Клапаны вен человека и животных в морфофункциональном освещении. - В кн.: Труды VI Всесоюзн. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. - Харьков., 1961, т.1, с.356-358.
- 433 Украинский В.Г. Клапаны вен человека и животных в морфофункциональном освещении. - В кн.: Труды 6-го Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. - Харьков, 1961, т.1, с.356-358.
- 434 Успенский С.И. Об ориентировке головы человека по статической горизонтали в связи с методикой краниологического исследования. - Учен. записки МГУ, 1954, вып.166, с.47-56.
- 435 Ухтомский А.А. Очерк физиологии нервной системы (1939/40 гг.).— Собран. сочин. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1954, т. IV.
- 436 Уэст Дж. Физиология дыхания. Основы. М. 1988, 198 с
- 437 Фарфель В.С. Развитие двигательных актов у детей дошкольного, возраста. - В кн.: Труды 2-й науч. конф. по возрастной морфологии и физиологии. - М., 1955, с.169 -274.
- 438 Фелистович В.И. Изменения эфферентной импульсации на дыхательный центр с барорецепторов каротидного синуса. - В кн.: Вопросы регуляции дыхания в норме и патологии. - М.: Изд-во АМН СССР, 1959, с.114-121.
- 439 Фелистович В.И. О роли пессимального торможения в механизме взаимодействия сосудистого и дыхательного центров. - В кн.: Нервная система. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1963, вып.4, с.87-91.
- 440 Физиология развития ребенка / под ред.. В.И.Козлова, Д.А.Фарбер. – М.: Педагогика, 1983. – 296 с.
- 441 Фолков Б., Нил Э. Кровообращение. - М.: Медицина, 1976. - 463 с.
- 442 Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека: в 3-х томах. Т.3: Проблемы и подходы. / Пер. с англ.. – М.: Мир, 1990. – 366 с.
- 443 Фостер Д.У. Сахарный диабет. – В кн.: Внутренние болезни. В 10 книгах. Книга 9. – Под ред. Е.Браунвальда, К.Дж.Иссельбахера, З.Г.Петерсдорфа и др. / Пер с англ.. – М.: Медицина, 1997, с.185-226.
- 444 Фоули Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. - М., Мир, 1990. - 367 с.
- 445 Фролькис В.В., Аршавский И.А., Аринчин Н.И.и др (ред.) Биология старения / Руководство по физиологии – Л.: Наука, 1982. – 612 с.
- 446 Фролькис В.В., Мурадян Х.К. Экспериментальные пути продления жизни. - Л.: Наука, 1988. - 245 с.
- 447 Харрисон Дж., Уайнер Дж., Таннер Дж., Барникот Н. Биология человека. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1968. – 440 с.
- 448 Хатано, Сегемацу, Штрассер (ред.) Организация борьбы с гипертонией и инсультом. Труды совещания ВОЗ. Токио, 11-13 марта 1974. – Под ред. С.Хатано, И.Сегемацу, Т.Штрассера. - Женева: ВОЗ, 1977. - 363 с.
- 449 Хаютин В. М. Сосудодвигательные рефлексы. М.: Наука, 1964. – 353 с.
- 450 Хаютин В. М., Санина Р. С., Лукошкова Е. Е. Центральная организация вазомоторного контроля. М.: Медицина, 1977. – 352 с.

- 451 Хаютин В.М., Шендеров С.М., Захаров А.Г., Рогоза А.Н. Ортостатическая неустойчивость кровообращения: роль детренированности резистивных сосудов. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1984, т. 18, №4, с. 4-12.
- 452 Хвилицкая М.И., Шиллер В.А., Плотицина А. Г. Влияние изменения положения тела на количество циркулирующей крови. - В кн.: Вопросы кардиологии и гематологии. - Л., 1940. с.193-206.
- 453 Хилл А.Б. Основы медицинской статистики. – Пер. с англ. М.: Медгиз, 1958. – 307 с.
- 454 Хлопин Н.Г. Развитие сосудистой системы в филогенезе. - Архив анатомии, гистологии, эмбриологии, 1961, №7, с. 3-20.
- 455 Хохлова М.П. и др.(ред.) Заболеваемость лейкозами и лимфомами населения СССР. Сборник научных трудов. – Под ред.. М.П.Хохловой и др.. – М., 1977. – 72 с.
- 456 Хрисанфова Е.Н. Эволюционная морфология скелета человека. - М., 1978.
- 457 Цанкетти А. Существуют ли маркеры патофизиологии эссенциальной гипертензии? – Тезисы лекций, прочитанных на IX Всемирном конгрессе кардиологов // Терапевтический архив, 1982, т.54, №5, с. 9.
- 458 Циммерман Я.С. Очерки клинической гастроэнтерологии. – Пермь: Изд-во Пермского университета, 1992. – 336 с.
- 459 Цибульский Н. О влиянии положения тела на давление крови, пульс и дыхание. – Военно-мед. журн., 1879, вып.135, с.173-200
- 460 Человек. Медико-биологические данные / пер. с англ. Ю. Д. Парфенова (Публикация № 23 Международной комиссии по радиологической защите). Коллектив авторов. - М.: Медицина, 1977. - 496 с.
- 461 Череданцев Е.М. Роль силы тяжести в раннем эмбриогенезе костистой рыбы *Brachidanio regio*. - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1983, т.17, №4, с.37- 40.
- 462 Чижевский А. Л. Структурный анализ движущейся крови. — М., 1959.
- 463 Шамбуров Д.А. Спинномозговая жидкость. - М.: Медгиз, 1954. - 279 с.
- 464 Шапиро Г. Клинические исследования над влиянием положения тела и прижатия периферических артерий на деятельность сердца. - Врач, 1881, т.2, с.154-157.
- 465 Шванцара Й. и др. – Диагностика психического развития. – Прага: Авиценум, 1978. – 388 с.
- 466 Шеремет И.П. Психофизиологическая характеристика динамики условно рефлекторного обучения у обезьян при подготовке к экспериментам на биоспутнике. Автореф. ... канд. биол. наук. – М.: ИМБП МЗ СССР, 1987. – 23 с.
- 467 Шеремет И.П., Белкания Г.С. Типологические особенности условно рефлекторного обучения у обезьян. Журнал высшей нервной деятельности, 1987, т.37, вып..5, с.888-896.
- 468 Шеррингтон Ч. (1906) Интегративная деятельность нервной системы. – Пер с англ. Л.: Наука, 1969. – 391с.
- 469 Шеферд Дж.Т. Рефлекторная регуляция емкостных сосудов. - В кн.: Труды международного симпозиума по регуляции емкостных осудов. - М.: Медицина, 1977, с.88-108.
- 470 Шик Л.Л., Сергеева К.А. Моисеев В.А. Изучение причин ортостатической неустойчивости. - В кн.: Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1975, т.31, с.157-164.
- 471 Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. - 328 с.
- 472 Шмальгаузен И.И. Определение основных показателей в методике исследования роста. – В кн.: Рост животных. – М.-Л., 1935. с.74-84.
- 473 Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста. - В кн.: Рост животных. - М.-Л.: Биомедгиз, 1935, с.8-60.
- 474 Шмальгаузен И.И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. - В кн.: Рост животных. - М.-Л.: Биомедгиз, 1935, с.61-74.
- 475 Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. - М.: Наука, 1964. - 271 с.

- 476 Шмальгаузен И.И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. - М.: Наука, 1964.
- 477 Шмидт-Ниельсон К. Физиология животных. Приспособление и среда. - М.: Мир, 1982, т.1. - 341 с.
- 478 Шмидт-Ниельсон К. Физиология животных. Приспособление и среда. - М.: Мир, 1982, т.2. - 384 с.
- 479 Шмидт-Ниельсон К. Размеры животных: почему они так важны? - М.: Мир, 1987. - 259 с.
- 480 Шошенко К.А. Кровеносные капилляры. - Новосибирск: Наука, 1975. - 376 с.
- 481 Шошенко К.А. Сердечно-сосудистая система. - В кн.: Руководство по физиологии: Экологическая физиология животных, ч. 2.-Л.: Наука, 1981. - 528 с.
- 482 Шпек О. Люди с умственной отсталостью. Обучение и воспитание. - Пер. с нем. - М.: Издательский центр «Академия», 2003. - 432 с.
- 483 Штефко В.Г. Возрастная остеология. - М.-Л., 1947.
- 484 Шульженко Е.Б., Виль-Вильямс И.С. Возможность проведения длительной водной иммерсии методом "сухого погружения". - Космич. биол. и авиакосмич. мед., 1976, т.10, №1, с.82-84.
- 485 Шхвацабая И.К. К вопросу о взаимоотношении прессорных и депрессорных гуморальных механизмов в патогенезе гипертонической болезни. - Терапевтический архив, 1971, т.43, №7, с.3-9.
- 486 Шхвацабая И.К., Метелица В.И., Андерс Г., Бетиг З. (ред.) Эпидемиология сердечно-сосудистых заболеваний. - М.: Медицина, 1977. - 372 с
- 487 Шхвацабая И.К. Современные представления о патогенезе и клинике гипертонической болезни. - В кн.: Нейрогуморальные механизмы артериальной гипертонии. - Новосибирск, 1978, с. 4-9.
- 488 Шхвацабая И.К. Вопросы нейрогуморальной регуляции и патогенез гипертонической болезни, - Кардиология, 1980а, т.20, №9, с.5-13.
- 489 Шхвацабая И.К. и Дж.Х.Лара (ред.) Артериальная гипертензия. Материалы советско-американского симпозиума. Сочи, 20-23 июня 1978 г. - М.: Медицина, 1980б.
- 490 Шхвацабая И.К., Константинов Е.Н., Гундарев И.А. О новом подходе к пониманию гемодинамической нормы. - Кардиология, 1981, т.21, №3, с.10-14.
- 491 Эберт Д. Физиологические механизмы йоги. / Пер. с нем. - СПб., 1999. - 160 с.
- 492 Элиаш Х., Лагер К., Норбэк К., Русен А., Скотт Х. Изменения системных гемодинамических эффектов посредством блокады бета-адренэргического рецептора при воспроизведении условий полета на тренажерных установках Линка. - В кн.: Эмоциональный стресс. Физиологические и психологические реакции. Медицинские, индустриальные и военные последствия стресса. Труды Международного симпозиума, 5-6 февраля 1965 г., Стокгольм, Швеция./Под ред. Л.Леви. - Л.: Медицина, 1970, с.141-151.
- 493 Эрина Е.В. Лечение гипертонической болезни ганглиоблокирующими средствами. - Терапевт. арх., 1954, т.26, №5. с.14-24.
- 494 Юков О.С. К вопросу о влиянии ортостатического коллапса на лимфообращение. - В кн.: Сборник научных трудов Красноярского мед. института. - Красноярск, 1955, с. 20-21.
- 495 Юровская В.З. Эволюция локомоции гоминоидов. - М.: Изд-во МГУ, 1989, с.155-180.
- 496 Ягодковский В.С., Трифтаниди Л.А., Горохова Г.П. О влиянии космического полета на кости скелета крысы. - Космич. биол. И авиакосмич. мед., 1977, т.11, №1, с.14-20.
- 497 Якобашвили А. «Снежный человек» - миф, легенда, истина? - Тбилиси: Сакпрофгами, 1991. - 176 с.
- 498 Яровая И.М. Особенности венозной системы человека в эмбриональном и постнатальном периодах развития. - В кн.: Труды 7-ой научн. конф. по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. - М., 1967, с.498-500.
- 499 Abel O. Grundzuge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.

- 500 Abel F., Waldhausen S. Influence of posture and passive tilting on venous return and cardiac output. - *Am. J. Physiol.*, 1968, v.215, p.1058-1066.
- 501 Abelmann W.H., Farreeduddin K. Circulatory response to upright tilt in patients with heart disease. - *Aerospace Med.*, 1967, v.38, N1, p.60-65.
- 502 Albert, 1961. – (приведено по Ерохин А.П., Воложин С.И.).
- 503 Alexander R. S. The peripheral venous-system. - In: *Handbook of physiology*. Wash., 1963, p.1075.
- 504 Alexander R.S. Contribution of plastoelasticity to the tone of the cat portal vein. - *Circulat. Res.*, 1971, v.28, p.461-469.
- 505 Altman P.L., Dittmer D.S. *Respiration and circulation*. - Bethesda, Federat. Amer. Soc. Exp. Biol., 1971. - 930 p.
- 506 Amberson W.R. Venous return. - *Bull. School Med. Univ. Maryland*, 1943. v.27, p.127.
- 507 Ananda S. *The complete book of Yoga*. - Orient Paperbacks. Delhi, 1980. (приведено по Эберт Д., 1999).
- 508 Angela H. Boal, Jason M.R.Gill, Naveed Sattar Shorter sleep: a new potential target to address cardiovascular and metabolic risk? *Cardiovascular Research*, Volume 116, Issue 8, 1 July 2020, Pages 1407–1409, <https://doi.org/10.1093/cvr/cvz330>
- 509 Ankerhold a. Grossmann, 1969. – (приведено по Ерохин А.П., Воложин С.И.).
- 510 Anthonisen N.R., Bartlett D., Tenney S.M. Postural effect on ventilatory control. - *J. Appl. Physiol.*, 1965, v.20, p.191-196.
- 511 Anthonisen N.R., Milic-Emili J. Distribution of pulmonary perfusion in erect man. - *J. Appl. Physiol.*, 1966, v.21, p.760. Anthonisen N.R., Milic-Emili J. Distribution of pulmonary perfusion in erect man. - *J. Appl. Physiol.*, 1966, v.21, p.760.
- 512 Anthonisen N.R., Robertson P.C, Ross W.R. D. Gravity-dependent sequential emptying of lung regions. - *J. Appl. Physiol.*, 1970, v. 28, N5, p.589-595.
- 513 Arborelius M., Lilja B. Effects of sitting, hypoxia and breath-holding on the distribution of pulmonary blood in man. - *Scand. J. Clin. and Lab. Invest.*, 1969, v.24, N3, p.261-269.
- 514 Ariens-Kappers C.U. *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen*. - Harlem, 1920-1921, 1,2.
- 515 Arnoldi C.C. *The venous pump of the calf* // Umeo, 1966, vol.36.
- 516 Arnoldi CC. The influence of posture upon the pressure in the veins of the normal human leg at rest and during rhythmic muscular exercise // *Acta Chir. Scand.* 1966,131(5):423-431.
- 517 Asmuseen E., Christensen E. H., Nielsen M. The regulation of circulation in different postures. – *Surgery*, 1940, v.8, N4, p.604-616.
- 518 Atzler E., Herbst R., Lehmann M. *Arbeitsphysiologische Studien*.— *Pflügers. Arch., gesamte Physiol.*, 1925, Bd.208, S.234.
- 519 Aub F.C. a. DuBois E.T. *Arch. Intern. Med.*, 1917, 19, 2, 823, 831 (приведено по Нагорному с соавт.).
- 520 Bagshaw Roger S. Evolution of cardiovascular baroreceptor control. - *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 1985, v.60, N2, p.121-161.
- 521 Balikian H. M., Brodie A. H., Dale S. L. et al. Effect of posture on the metabolic clearance rate, plasma concentration and blood production rate of aldosterone in man.—*J. Clin. Endocrinol. and Metabol.*, 1968, vol. 28. N 11, p. 1630—1640
- 522 Balint P., Laszlo K., Szalay Zs. The nervous regulation of sodium reab-sorption in renal tubules,—*Acta physiol. Acad. hung.*, 1956a, vol. 10, p. 247.
- 523 Balint P., Fekete A., Szalay Zs. The nervous regulation of renal adaptation.— *Acta physiol. Acad. hung.*, 1956b, vol. 10, p. 263.
- 524 Barcroft H., Swan H. S. *C Sympathetic control of human blood vessels*. L.: Arnold and Co., 1953.
- 525 Bayer L.M. a. Bayley N. Growth and maturation of a girl with idiopathic precocious puberty. - *Stanford med. Bull.*, 1953, 11, p.241-252.
- 526 Beatty J., Herbert P. H., Bell D. J. Famine edema.—*Brit. J. Nutr.*, 1948, vol. 2, 1, p. 47-65.

- 527 Belkaniya, G.S., Dilenyan, L.R., Konkov, D.G. *et al.* An anthropogenic model of cardiovascular system adaptation to the Earth's gravity as the conceptual basis of pathological anthropology. *J Physiol Anthropol* **40**, 9 (2021). <https://doi.org/10.1186/s40101-021-00260-2>
- 528 Behmann F.W., Bontke E. Die Regelung der Warmebildung bei künstlicher Hypothermie. I. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Narkosetiefe, *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 1958, vol. 266, p. 408–421.
- 529 Belkaniya G.S., Tatojan S.H. Electrocardiographic analysis of orthostatic reactions in rhesus monkeys // *Z. Versuchstierk.*, 1976, Bd.18, p.247-263.
- 530 Bevan A.T., Honour A.J., Stoff F.H. Direct arterial pressure recording in unrestricted men // *Clin. Sci.*, 1969, v.18, p.543-561.
- 531 Bevegard S. Studies on the regulation of the circulation in men.— *Acta physiol. scand.*, 1962, vol. 57. Biosatellite III. Results,—*Aerospace Med.*, 1971, vol. 42, N 3, p. 273—336.
- 532 Bishop B. Neural regulation of abdominal muscle contractions.—*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1968, vol. 155, N 1, p. 191—200.
- 533 Bjurstedt H., Hesser C. M., Lilje-strand G., Matell G. Effect of posture of alveolararteria! CO₂ and O₂ differences and on alveolar dead space in man.— *Acta physiol. scand.*, 1962, vol. 54, p. 65.
- 534 Bohnn B. J., Hyatt K- H., Kamenetsky L. G. et al. Prevention of bed rest induced orthostatism by 9-alpha-fluo-rohydrocortisone.— *Aerospace Med.*, 1970, vol. 41, N 5, p. 495—499.
- 535 Bouhuys A., Lennep H. J. Effect of body posture on gas distribution in the "lungs.— *J. Appl. Physiol.*, 1962, vol. 17, N 1, p. 38—42.
- 536 Brain E.D. Studies on the effects of prolonged rotation of plants on a horizontal klinostat. - J. Growth rate. - *New Phytologist*, 1935, 34, p.97.
- 537 Brand E.D., Britton S.W., French C.R. Gravitational shock in different animal species and various factor affecting resistance. - *Am. J. Physiol.*, 1951, v.165, p.539-547.
- 538 Brignole M., Moya A., de Lange F.J., Deharo J.-C., Elliott P.M., Fanciulli A., Fedorowski A., Furlan R., Kenny R.K., Martín A., Probst V., Reed M.J., Rice C.P., Sutton R., Ungar A., van Dijk J.G. 2018 ESC Guidelines for the diagnosis and management of syncope // *European Heart Journal*, Volume 39, Issue 21, 01 June 2018, Pages 1883–1948, <https://academic.oup.com/eurheartj/article/39/21/1883/4939241>
- 539 Briney S.R., Wunder C.C. Comparative study of effects of gravity on the growth of growth of hamsters and mice. - *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 1960, p.67:495-500.
- 540 Brody S. Bioenergetics and growth. Reinhold Publishing Corp., New York, xii + 1023 pp., 1945.
- 541 Brown J. J., Davies D. L., Lever A. F., and J. I. S. Robertson. Influence of sodium deprivation and sodium loading on the plasma renin in man.— *J. Physiol.*, 1964, vol. 173, 3, p. 408-419.
- 542 Bryan A. C, Bentivoglio L. G., Beul F. et al. Factors affecting regional distribution of ventilatition and per-fusion in the lung.— *J. Appl. Physiol.*, 1964, vol. 19, p. 395.
- 543 Brun C, Knudsen E. O. E., Kaachou F. On the cause of post syncopal oliguria.— *Acta med. scand.*, 1945, vol. 112, p. 486.
- 544 Buckmann D.— *Ztschr. vergl. Physiol.*, 1954, Bd. 36, S. 488–507
- 545 Buddenbrock W. *Vergleichende Phy-siologie: Sinnesphysiologie*. Basel: Birkhauser, 1952. Bd. 1, 504 S.
- 546 Burton R.R., Richards P.C., Smith A.N. Pathology of chronic acceleration. - *J. Aerospace Med.*, 1963, 34, p.3:249.
- 547 Capps R. B., Takats G. Late effects of bilateral carotid sinus denervation in man,—*J. Clin. Invest.*, 1938, vol. 17, p. 385-389.
- 548 Charpy P. *Traite d'anatomie humaine.*, 1911, vol. 1. (Цит. по Г. С. Козыреву).
- 549 Chaudhury K- N. Study of the chef.t expansion with increased vital capacity from sitting to standing posture.— *Ind. J. Physiol. and All. Sci.*, 1968, vol. 22, N'1— 2, p. 41—42.

- 550 Childhood and adolescent diabetes. – Ed. C.J.H.Kelnar, Chapman, Hall Medical, 1995 (приведено по Дебов И.И. и др., 2002).
- 551 Clarke S. W., Jones J. G., Glaister D. H. Change in pulmonary ventilation in different postures.— Clin. Sci., 1969, vol. 37, N 2, p. 357—369.
- 552 Clement D. Low blood pressure // e-Journal of Cardiology Practice Vol. 17, N° 28 - 06 Nov 2019 <https://mail.google.com/mail/u/0/#inbox/FMfcgxwDsFdTZnLsHxhpgpkKtMSfgRJJ>
- 553 Cohen E. L., Rovner D. R., Conn J. W. Postural augmentation of plasma renin activity.— J. Amer. Med. Assoc, 1966, vol. 197, N 12, p. 973—978.
- 554 Conn J. W., Cohen E. L., Rovner D. R. Suppression of plasma renin activity in primary aldosteronism.— J. Amer. Med. Assoc, 1964, vol. 190, p. 213.
- 555 Conte F.R., Wagner H.H., Harris O. Measurement of blood volume in the fish. - Am. J. Physiol., 1963, v.205, N3, p.533-540.
- 556 Coulam C., Wood E. Regional differences in pleural and esophageal pressures in head-up and head-down position. - J. Appl. Physiol., 1971, v.31, p.277.
- 557 Cowley A. W., Liard J. F., Guyton A. C. Role of baroreceptor reflex in daily control of arterial blood pressure and other variables in dogs.— Circulat. Res., 1973, vol. 32, p. 564— 576.
- 558 Crozier W. J. et al.—J. Gen. Physiol., 1934, vol. 6, p. 531—537.
- 559 Curnow R. T., Carr A. A. Plasma renin activity in man.— Clin. Res., 1966, vol. 14, p. 447.
- 560 Daly W., Bondurant S. Direct measurement of respiratory plural pressure changes in normal man.— J. Appl. Physiol., 1963, vol. 18, p. 513.
- 561 Day M.H. Bipedalism: Pressures, origins and modes. - In: Major topics in primate and human evolution. - Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1986, p.188-202.
- 562 Denison D., Ernsting J., Frayer D. L. The effect of the inverted posture upon the distribution of pulmonary blood flow in man.— J. Physiol., 1964, vol. 172, p. 49.
- 563 Deporte J.V. (приведено по А.В.Holl, 1955).
- 564 Dietlein L. F. Ground support studies of weightlessness detailed.— Electron. Xews, 1964, vol. 9, p. 443.
- 565 Doba N., Reis D. Role of cerebellum and the vestibular apparatus in regulation of orthostatic reflexes in the cat. - Clrcul. Res., 1974, v.34, N1, p.9-18.
- 566 Doba N., Reis D. Role of cerebellum and the vestibular apparatus in regulation of orthostatic reflexes in the cat. - Clrcul. Res., 1974, v.34, N1, p.9-18.
- 567 Dodart Denis “Sur l’affectation de la perpendiculaire, remarquable dans toutes les tiges”, *Mémoires de l’Académie royale des sciences*, 47, 1700: см. https://fr.wikipedia.org/wiki/Denis_Dodart
- 568 Dollery C.T, Dyson N.A, Sinclair J.D (1960) Regional variations in uptake of radioactive CO in the normal lung // J. Appl PHysiol, 1960, 15, p. 411-417.
- 569 Dollery C.T, West J.B, Wilcken D.E.L, Goodwin J.F, Hugh-Jones P Regional pulmonary blood flow in patients with circulatory shunts // Br. Heart J. 1976, 23, pp. 225-235.
- 570 Dowell ,A.R, Schaal S. F., Spielvogel R., Pohl S. A. Effect of lower body negative pressure upon pulmonary ventilation and perfusion as measured using xenon-133.— Aerospace Med., 1969, vol. 40, N 6, p. 651—657.
- 571 Dubinin N.P., Vaulina E.N. Gravity, weightlessness and the genetic structures of organisms. - Life Sci. and Space Res., 1974, 12, p.93.
- 572 Dusser de Barenne I. G. The labyrinthine and postural mechanisms.— In: Handbook of general experimental psychology. 1934. p. 204.
- 573 Dusan Petrovic, José Haba-Rubio, Carlos de Mestral Vargas, Michelle Kelly-Irving, Paolo Vineis, Mika Kivimäki, Solja Nyberg, Martina Gandini, Murielle Bochud, Peter Vollenweider, Angelo d’Errico, Henrique Barros, Silvia Fraga, Marcel Goldberg, Marie Zins, Andrew Steptoe, Cyrille Delpierre, Raphael Heinzer, Cristian Carmeli, Marc Chadeau-Hyam, Silvia Stringhini The contribution of sleep to social inequalities in cardiovascular disorders: a multi-cohort study. Cardiovascular Research, Volume 116, Issue 8, 1 July 2020, Pages 1514–1524, <https://doi.org/10.1093/cvr/cvz267>

- 574 Economos A.C. Gravity, metabolic rate and body size of mammals. - *Physiologist*, 1979, v.22, :S-71.
- 575 Ellis L. B., Haynes F. W. Postural hypotension with particular reference to its occurrence in disease of the antral nervous system.— *Arch. Intern. Med.*, 1936, vol. 58, N 5, p. 773—798.
- 576 Enthoven R. et al. Приведено по Б.Т.Донован, Дж.Дж. Ван Дер Верф тен Бош, 1974.
- 577 Epstein F. H., Goodyer A. V. N., Law-rason F. D., Relman A. S. Studies of the antidiuresis of quiet standing: The importance of changes in plasma volume and glomerular filtration rate.—*J. Clin. Invest.*, 1951, vol. 30, p. 63-72.
- 578 Epstein F., Post R., McDowell Al The effect of an arteriovenous fistula on renal hemodynamics and electrolyte excretion.— *J. Clin. Invest.*, 1953, vol. 32, 3, p.233-241.
- 579 Euler C. The proprioceptive control of the diaphragm.— *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1968, vol. 155. N 1, p. 204—205.
- 580 Faiman C. et al. Patterns of gonadotropins and gonadal steroids throudhoul life. – *Clin. Obstet. Gynaecol.*, 1976, 3:467 (приведено по: Внутренние болезни. Книга 9, с.270-306).
- 581 Farder S., Becker W., Eichne L. Electrolyte and water excretions and renal hemodynamics during induced congestion of the superior and inferior vena cava in man.— *J. Clin. Invest.*, 1953, vol. 32, 11. p.1145-62.
- 582 Fedorowski A. Syndromes of orthostatic intolerance: a hidden danger // *Journal of Internal Medicine*, 2013, Vol. 273, Issue 4, pp 322-335.
- 583 Fick K. *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. Bd.1.* – Jena, 1904.
- 584 Fischer C.J., Johnson Ph.C., Berry Ch.A. Red blood cell mass and plasma volume changes in manned space flight/ - *J.Amer.Med.Assoc.*, 1967, v.200, p.579-583.
- 585 Fitzhugh F.W., McWhorter R., Estes E.H., Warren J.V. a. Merill A.J. The effect of application of tourniquets to the legs on cardiac output and renal function in the normal human subjects.— *J. Clin. Invest.*, 1953, vol. 32, 11, p.1163-1170.
- 586 Foldi M, Szabo G. *Die Regulation der Natrium und Wasserausscheidung. Bp.*, 1959
- 587 Folkow B., Neil E. *Circulation.* New York: Oxford University Press. London-Toronto, 1971 (см. Фолков Б., Нил Э. Кровообращение. - М.: Медицина, 1976. - 463 с.).
- 588 Forsyth R. P., Nies A. S., Wyler F. et al. Normal distribution of cardiac output in the unanesthetized, restrained rhesus monkey.— *J. Appl. Physiol.*, 1968, vol. 25, N 6, p. 736—741.
- 589 Francis L. A., Waldhausen J. A. Influence of posture and passive tilting on venous return and cardiac output.—*Amer. J. Physiol.*, 1968, vol. 215, N 5, p. 1058—1066.
- 590 Frith J., Newton J. Combination non-pharmacologic intervention for orthostatic hypotension in older people: a phase 2 study // *Age and Ageing*, 2020, Vol. 49, Issue 2, pp 253–557 <https://doi.org/10.1093/ageing/afz173>
- 591 Gauer O., Henry I., Sicker H., Wendt W. The effect of negative pressure breathing on urine flow.— *J. Clin. Invest.*, 1954, vol. 33, 2, p.287-296.
- 592 Gauer O., Znidema J. D. *Gravitational stress in aerospace medicine.* Boston, 1961.
- 593 Gauer O.H., Thron H.L. Postural changes in the circulation. -In: *Handbook of Physiol.*, 1965, v.3, Sec.2. *Circulation*, p.2409-2440.
- 594 Gauer O. Osmocontrol versus volume control.—*Fed. Proc*, 1968, vol. 27, N 5, p. 1132—1136.
- 595 Generales C. New nosologic concepts in weightless man.—*N. Y. J. Med.*. 1966, vol. 66, No 20, p. 2646—2657.
- 596 Gernandt B. E., Thulin C. A. Reciprocal effects upon spinal motoneurons from stimulation of bulbar reticular formation,—*J. Neurophysiol.*, 1955, vol. 18, p. 129—133.
- 597 Gesell A. *Wolf Child and Human Child: Being a Narrative Interpretation of the Life History of Kamala, the Wolf Girl.* – London: Harper & Brothers, 1940.
- 598 Gillian L.A. A blood supply to primitive mammalian brains. – *J. Comp. Neurol.*, 1972, v.145, N.2, p.209-221.
- 599 Glaister D. H. Regional ventilation and perfusion in the lung during positive acceleration measured with Xe133.—*J. Physiol.*, 1965, vol. 177, p. 73.

- 600 Gluckman P., Beedle A., Buklijas T., Low F., Hanson M. Principles of Evolutionary Medicine, Second edition. Oxford University Press, 2016a. – 376 pp.
- 601 Gobbato F., Meda A. Analysis of the factors that may influence the duration of isotonic systole in normal conditions.— *Cardiologia*, 1956, vol. 29, N 2, p. 114—131.
- 602 Goodyer A., Seldin D. The effect of quiet standing on solute diuresis.— *J. Clin. Invest.*, 1953, vol. 32, p. 242.
- 603 Goormaghtigh N. Existence of an endocrine gland in media of the renal arterioles.— *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1939, vol. 42, p. 688.
- 604 Gordon R. D., Wolff L. K., Island D. P., Liddle G.W. A diurnal rhythm in plasma renin activity in man.— *J. Clin. Invest.*, 1966, vol. 45, N 10, p. 1587-1592.
- 605 Gowenlock A. H., Mills J. X., Thomas S. Acute postural changes in aldosterone and electrolyte excretion in man.— *J. Physiol.*, 1959, vol. 146, p. 133—141.
- 606 Graveline D. E., McCally M. Body fluid distributions implications for zero gravity.— *Aerospace Med.*, 1962, vol. 33, N 11, p. 1281 — 1290.
- 607 Graybiel A., Clark B. Symptoms resulting from prolonged immersion in water: The problem of zero G. asthenia.— *Aerospace Med.*, 1961, vol. 32, N 3, p. 181 — 196.
- 608 Grebe H. Erbischer Zwergwuchs. *Ergeb. Inn. Med/ Kinderheilkd.*, 1959, 12, p.343-427 (приведено по Фогель Ф., Мотульски А., 1990).
- 609 Gregg D. £., Hawthorne E., Permuff S. et al. Physiology in the space environment. Wash.: Acad. press, 1968, vol. 1.
- 610 Griffin J.E., Wilson J.D. Disorders of the testes and male reproductive tract. – In: Williams' Textbook of endocrinology, 7th ed./Eds. J.D.Wilson, D.W.Foeter. Philadelphia, Saunders, 1985, p.259-312 (приведено по: Внутренние болезни. Книга 9, с.248-270).
- 611 Gregg D. £., Hawthorne E., Permuff S. et al. Physiology in the space environment. Wash.: Acad. press, 1968, vol. 1.
- 612 Grunspan D.Z., Nesse R.M., Barnes M.E., Brownell S.E. Core principles of evolutionary medicine: A Delphi study // *Evolution, Medicine, and Public Health*, 2018 (1), pages 13–23.
- 613 Gualtierotti T. et al. Effect of acceleration on cerebellar potentials in birds and its relation to sense of direction. - *Am. J. Physiol.*, 1959, 197, p.2:469.
- 614 Guyton A. Circulatory physiology: Cardiac output and its regulation. Philadelphia; L.: N. B. Saunders Co., 1963 (см. Гайтон А. Минутный объем сердца и его регуляция. - М.: Медицина, 1969. - 472 с.).
- 615 Haldane J.B.S. Possible Worlds and other Papers. - Harpers, New York, 1928.
- 616 Hamilton W.F. Measurement of the cardiac output. - In: *Handbook of Physiology*. Washington, 1962, S.2, v.1, p.551-584.
- 617 Hansen B. Diabetes mellitus In: LeRoith D, Taylor S, Olefsky J, eds. *Primate Animal Models of Non-Insulin-Dependent Diabetes Mellitus*. Philadelphia: Lippincott-Raven; 1996, p 595–603.
- 618 Hardisty R.M., Speed D.E., Till M. Granulocytic leukemia in childhood. – *Brit. J. Haemat.*, 1964, v.10, p.551.
- 619 Hausam L., 1958. – Приведено по Лангмейер Й., Матейчик З.).
- 620 Havel P.J., Kievit P., Comuzzie A.G., Bremer A.A. Use and Importance of Nonhuman Primates in Metabolic Disease Research: Current State of the Field. *ILAR J.*, 2017, 1; 58(2): 251–268.
- 621 Hayama S., Preuschoft H., Gunther M.M. Curvature of the Japanese macaque vertebral column in the acquisition process of bipedalism. - *Prim. Rep*, 1983.
- 622 Hayama S. Spinal compensatory curvature found in Japanese macaques trained for the acquisition of bipedalism. - *Сэйте, J. Growth*, 1986, 25, N4, p.177-178.
- 623 Hedeland H., Dymling J. F., Hofelt B. Catecholamines, renin and aldosterone in postural hypotension.—*Acta endocrinol.*, 1969, vol. 62, N 3, p. 399—410.
- 624 Henry J., Pearce I. The possible role of cardiac atrial stretch receptors in the induction of changes in urine flow.—*J. Physiol.*, 1956, vol. 131, p. 572.

- 625 Henry J., Gauer O., Sieker O. The effect of moderate changes in blood volume on left and right atrial pressures.— *Circulat. Res.*, 1956a, vol. 4, p. 91.
- 626 Henry J, Gauer O., Reeves J. Evidence of the atrial location of receptors influencing urine flow.— *Circulat. Res.*, 1956b, vol. 4, p. 85.
- 627 Herberg L., Coleman D. L. Laboratory animals exhibiting obesity and diabetes syndromes *Metabolism*, 1977, 26(1):59-99.
- 628 Herberg L Spontaneously hyperglycemic laboratory animals -- models of human diabetes syndrome? *Horm. Metab. Res.*, 1979, 11(5):323-31.
- 629 Herberg L. – Приведено по Петриде П. и др., 1980.
- 630 Hildebrandt G., Cuntze H. Pnemo-melrische Untersuchungen uber die bronchomotorische Reaktion bei Arbeit.— *Intern. Ztschr. angew. Physiol.*, 1965, Bd. 21, N 4, S. 247—268.
- 631 Hill L. Syncope produced in rabbits by the vertical feet down position.- *J. Physiol.*, 1898, v.22, p.53-54.
- 632 Hill L., Barnard H. The influence of the force of gravity on the circulation. - *J. Physiol.*, 1897, v.21, p.323-352.
- 633 Holl Ф.В. Principles of medical statistics/ 6-th. London, Publ.: The Lancet Limited, 1955 (Пер. с англ.: А.Бредфорд Хилл. Основы медицинской статистики. М.: Медгиз, 1958. – 307 с.)
- 634 Holton P., Wood L B. The effects of bilateral removal of the carotid bodies and denervation of the carotid sinuses in two human subjects.— *J. Phvsiol.*, 1965, vol. 181, N 2, p. 365—378.
- 635 Hommes F., Drost V., Geraets W., Reijenda M. The energy requirement for growth: implication of Aktinson’s metabolic price system. – *Pediat. Rev.*, 1975, v.9, p.51-55.
- 636 Howard C.F. Longitudinal studies on the development of diabetes in individual *Macaca nigra*. *Diabetologia*. 1986 May; 29(5):301-306.
- 637 Huse K., Wiecken H. Das Kreislaufverhalten des sitzenden Patienten in Neuroleptan-Anasthesie bei neurochirurgischen Eingriffen // *Anaesthesist*, 1979, v.28, No. 12, s.557-563.
- 638 Hyatt K.H., Kamenetsky L. G., Smith W. M. Extravascular dehydration as an etiologic factor in post-recumbency orthostatism.— *Aerospace Med.*, 1969, vol. 40, N 6, p. 644—650.
- 639 Jacobsen, C. F., Jacobsen, M. M., & Yoshioka, J. G. Development of an infant chimpanzee during her first year. *Comparative Psychology Monographs*, 1932, 9(1), Serial No. 41, pp. 1–94.
- 640 Jasper H.H., Cipriani A.J. Physiological studies on animals subjected to positive G. - *J. Physiol.*, 1945, v.104, N1, p.6-7.
- 641 Jngvar S. Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. – *Folia neurobiol.*, 1917-1919, v.II, p.205-495.
- 642 Jongbloed J., Noyons A.K. The influence of acceleration upon the circulation. – *Arch. Ges. Physiol.*, 1933, 233, p.67-97.
- 643 Juraschek S.P., Lipsitz L.A., Beach J.L., Kenneth J Mukamal K.J. Association of Orthostatic Hypotension Timing With Clinical Events in Adults With Diabetes and Hypertension: Results From the ACCORD Trial // *American Journal of Hypertension*, Volume 32, Issue 7, July 2019, Pages 684–694.
- 644 Kaneko K-, Milic-Emili J., Dolovich M. B. et al. Regional distribution of ventilation and perfusion as a function of body position.— *J. Appl. Physiol.*, 1966, vol. 21, p. 767.
- 645 Kalin J. Zur Systematik und evolutiven Deutung der hohen Primaten. - *Experientia*, 1955, v.II, N1, p.1-17.
- 646 Kalra D.K.,1 Anvi Raina A. a. Soha S. Neurogenic Orthostatic Hypotension: State of the Art and Therapeutic Strategies // *Clin. Med. Insights. Cardiol.* Published online 2020 Aug 30
doi: [10.1177 / 1179546820953415](https://doi.org/10.1177/1179546820953415)
- 647 Karlberg P. Determinations of standard energy metabolism (basal metabolism) in normal infants. *Acta Paediatr Suppl*, 1952, 41(89):1-151.
- 648 Kay H.E.M., Playfair J.H.L., Wolfendale M. a. Hopper P.K. *Nature*, 1962, v.196, N48-51, p.238-240.

- 649 Kelnar C.J.H. (ed.) Childhood and adolescent diabetes. – Ed. C.J.H.Kelnar, Chapman, Hall Medical, 1995 (приведено по Дебов И.И. и др., 2002).
- 650 Keys A., Bzozek J., Hensckel A. et al. The biology of human starvation/ Minneapolis: Minnesota press, 1950.
- 651 Klaatsch H. Da Werden der Mensch-heit. Berlin; Leipzig, 1936.
- 652 Kleiber M. Further consideration of the relation between metabolic rate and body size. - In: Energy metabolism of forma animals. – News castle-on-Tyne: Orient. Press, 1968, p.505-511.
- 653 Knight T. A. On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. – Philos. Trans. Roy. Soc, 1806, vol. 96, p. 1–99.
- 654 Kochud S., Eyal-Giladi H. Bilateral symmetry in chick embryo determination by gravity. – Science, 1971, 171, p.3975.
- 655 Köning K. Der Mongolismus. – Stuttgart, 1959.
- 656 Konkov Dmytro, Belkaniya Georgy, Puhalska Liana The Modern Hemodynamic features of predictive diagnosis of preeclampsia / Gynecological Endocrinology the 18th World Cogress, 2018. <https://www.researchgate.net/publication/323616144>
- 657 Krueger J. J., Baint T., Patterson J. L Elevation gradient of intrathoracis pressure.—J. Appl. Physiol., 1961, vol. 16, p. 465.
- 658 Krug H., Schlicher L. Die Dynamik des venoscн Ruckstroms. Leipzig, 1960.
- 659 Lamb L. E. An assessment of the circulatory problem of weightlessness in prolonged space flight.— Aerospace Med.. 1964, vol. 35, N 5. p. 413— 419.
- 660 Landis E. M., Hortenstine J. O. Functional significance of venous blood pressure.— Physiol. Revs, 1950. vol. 80, p. 1-32.
- 661 Leaf A., Mamby A. R. An antidiuretic mechanism not regulated by extracellular fluid tonicity.— J. Clin. Invest., 1952, vol. 31, p. 60.
- 662 Lee T.D., Lindeman R.D., Yiengat M.J., Schock H.W. Reactions cardiovascular system and kidneys upon changes of body position. – J. Appl. Physiol., 1966, v.21, p.55-63.
- 663 Lewis J., Buie R., Sevier S., Harrison R. The effect of posture and of congestion of the head on sodium excretion in normal subjects.— Circulation. 1950, vol. 2, p. 822.
- 664 Lion Ch. Action of gravity on basypetal transport of auxin. - Plant. Physiol., 1965, 40, p.953.
- 665 Lion Ch. Growth physiology of the wheat seedling in Space. – In: The Experiments of Biosatellite II. Washington. D.C., NASA, 1971, p.167.
- 666 Liu C,T., Anderson K.L., Lape H.E., Rosenberg F.J. Effect of ganglion blocking agent on the orthostatic response in the rat.- Arch. Internat. de Pharmacodin. et Ther., 1967, N3, p.465-472.
- 667 Lorin-Epshtein M. Das ätiologische Grundprinzip. Ergebnisse d. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 1927, Bd. 27.
- 668 Luft R., Euler U.S (1953)/ Приведено по Бахтадзе Г. Г. Гипотония положения (обзор тностанной литературы). Клин. медицина, 1964, № 4, с.92-99.
- 669 Magnus R. (1924) – Магнус Р. Установка тела. - М.-Л., 1962. - 624 с.
- 670 Marlz et al. Renin release by kidney as a result of tilting.— J. Lab. and Clin. Mcd.. 1964, vol. 64, p. 884.
- 671 Mayerson H. S. The influence of posture on blood flow in the dog.— Amer. J. Physiol., 1940, vol. 129, p. 421.
- 672 Mayerson H. Effect of gravity on the blood pressure of the dog. - Am. J. Physiol., 1942, v.135, N2, p.411-418.
- 673 McCally, M. , Graveline, D. E. , Physiologic Aspects of Prolonged Weightlessness, New Eng. J. Med., 1963, 269: 508-516
- 674 McCally, M., Piemme, T. E. , Murray, R. H. , Tilt Table Responses of Human Subjects Following Application of Lower Body Negative Pressure, Aerospace Med. , 1966, 37, 12: 1247-1249.
- 675 McCally M., Thompson L. I., Helm J. W. Postimmersion orthostatic intolerance and protective techniques,— Fed. Proc, 1966, vol. 25, p. 461.

- 676 McCally M., Pohl Sh. A., Samson P. A. Relative effectiveness of selected space flight deconditioning countermeasures.— *Aerospace Med.*, 1968, vol. 39, N 5, p. 722—734
- 677 McCance R. A. *Studies of undernutrition*. L., 1951.
- 678 McCubbin J. W., Page I. H. Renal pressor system and neurogenic control of arterial pressure.— *Circulat Res.*, 1963, vol. 12, p. 553.
- 679 McManus J. P. A. The juxtaglomerular apparatus.— *Lancet*, 1942, vol. 2, p. 394.
- 680 Mellander S., Oberg B. Transcapillary fluid absorption and other vascular reactions in the human forearm during reduction of the circulating blood volume.— *Acta physiol. scand.*, 1967, vol. 71, p. 37—46.
- 681 Meyer P., Alexandre J.M., Milliez P. Variations de la renine plasmatique au cours de L-orthostatisme—*J. Urol. and Nephrol.*, 1965, vol. 71, 12, p. 1107-1111.
- 682 Milic-Einili J., Henderson J. A. M., Do-lovich M. B. et al. Regional distribution of inspired gas in the lung.— *J. Appl. Physiol.*, 1966, vol. 21, p. 149.
- 683 Millar-Craig M.W., Bishop N.C., Raffery E.B. Circadian variation of blood pressure // *Lancet*, 1978, v.1, p.795-797.
- 684 [Morris](#) Ch. J., [Hastings](#) J.A., [Boyd](#) K., [Krainski](#) F., [Perhonen](#) M.A., [Scheer](#) F., [Levine](#) B.D. Day/Night Variability in Blood Pressure: Influence of Posture and Physical Activity *American Journal of Hypertension*, Volume 26, Issue 6, June 2013, p. 822–828.
- 685 Naatanen E. *On the structure of the internal jugular vein in man*. – Helsinki: Suomalainen tiedeakatemia, 1946.
- 686 Newhous M. T., Wright F. J., Ingham G. K., Hughes L., Hopkins O.' Studies of pulmonary function using the scintillation camera and Xc135 for evaluation of topical ventilation and blood flow in man.— *Trans. Amer. Nucl. Soc*, 1968, vol. 11, N 1, p. 58.
- 687 Nylin G., Levander M. Studies on the circulation with the aid of tagged erythrocytes in a case of orthostatic hypotension (asympathicotonic hypotension).— *Ann. Internal. Med.*, 1948. vol. 28, N 4, p. 723—746.
- 688 Oeconomos Sp. Sur les fonctions endocrines des reins.— *Arch. Union med. Balkan.*, 1965, vol. 3, N 4. p. 399—406.
- 689 Okada M. Primate bipedal walking: Comparative kinematics. - In: *Primate Morphophysiology, Locomotors Analyses and Human Bipedalism*. – Ed. Sh.Kondo. - Univ. Tokeyo Press, 1985, p.47-58.
- 690 Opitz H. Transkapillarer Flüssigkeits- und Stofftransport. In.: Opitz H. und Pfeiffer C. *Das kardiovaskuläre System*. – Thieme, Leipzig, 1984, 144 (приведено по Эберт Д. Физиологические механизмы йоги. – Пер. с нем. – СПб., 1999. – 160 с).
- 691 Osterhout W.J. (1917) – Остерхаут В. *Жизнь растений в опытах*. 5-е изд. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1935.
- 692 Ostrem J. A new look at Dinosaurus. - *National Geographic*, 1978, v.154, p.152-185.
- 693 Oyama J., Solgaard L., Corrales J., Monson C.B. Growth and development of mice and rats conceived and reared at different G-intensities during chronic centrifugation. - *Physiologist*, Suppl.1985, v.28, No6, p.83-84.
- 694 Page I.H., Dunstan A.P. A new potent antihypertensive drug.- *J. Am. led. Assoc*, 1969, v.170, p.1265-1271.
- 695 Paillard, J. The patterning of skilled movements. In: Field, J., Magoun, H.W., Hall, V.E. (Eds.), *Handbook of Physiology. Sect. I: Neurophysiology, Vol. III*. Am. Physiol. Soc., Washington, DC, 1960. pp. 1679–1708.
- 696 Paillard, J. Tonus, posture et mouvement [Tonus, posture and movement], In: Kayser, C. (Ed.), 3rd. Edit. *Physiologie*, Vol. III. Flammarion, Paris, 1976, pp. 521–528.
- 697 Paintal A. A study of right and left atrial receptors.—*J. Physiol.*, 1953, vol. 120, p. 596.
- 698 Paley H., McDonald I., Blumenthal J., Mailot J. The effect of posture and isoproterenol on the velocity of left ventricular contraction on man.— *J. Clin. Invest.*, 1971, vol. 50, p. 22— 83.
- 699 Palma J-A, Kaufmann H. Epidemiology, Diagnosis, and Management of Neurogenic Orthostatic Hypotension // *Movement Disorders. Clinical Practice*, 2017, 4(3):298-308.

- 700 Patti A., Lo Presti T., Guarnaccia C, Geraci E. La distribuzione verticale del flusso sanguigno pulmonare in rapporto allo stato di espansione del pulmone.— *Boll. Soc. ital. biol. sper.*, 1969, vol. 44, N 22, p. 1864—1868.
- 701 Pearce M., Newman E. Some postural adjustments of salt and water excretion // *J. Clin. Invest.*, 1954, vol. 33, p. 1089.
- 702 Peiper A. Die Eigenart der kindlichen Hirntätigkeit. Leipzig, 1956 (см. Пейпер А. Особенности деятельности мозга ребенка. - Л.: Медгиз, 1962. - 518 с.).
- 703 Peters J. P. Symposium on fluid and electrolyte needs of surgical patient structure of blood in relation to surgical problems.— *Ann. Surg.*, 1940, vol. 112, p. 490.
- 704 Piper J., Aoyagi K. Auswirkungen der normalen Schwerkraft auf den alveo-larcm Gasaustausch am narkotisiertem Hund // *Pflügers Arch, gesamte Physiol*, 1965, Bd. 286, N 4, s. 297—310.
- 705 Plenert W., Hermann J. Anämien im Kindesalter. – Leipzig: Thime, 1977. – 142 p.
- 706 Pollack A. A., Wood E. H. Venous pressure in the saphenous vein at the ankle in man during exercise and changes in position.— *J. Appl. Physiol.*, 1949, vol. 1, p. 649—662.
- 707 Popovici D., Sahleanu V. Hormoni si patoioogia cardiovasculara. Buc, 1966/1967.
- 708 Prosser C. L., Brown F. A. Comparative animal physiology. Philadelphia; London: W. B. Saunders Co., 1962.
- 709 Pruss T. P., Johnson R. Participation of sympathetic nervous system and adrenals in AD reactions to change of position.— *Arch, intern, pharma codyn. et therap.*, 1967, vol. 169, N 2, p. 295—301.
- 710 Puchalska L., Belkania G.S. Haemodynamic respons to the dynamic exercise in subjects exposed to different gravitational conditions. In: *Journal of physiology and pharmacology*, 2006, vol.57, N11, p. 103-113.
- 711 Pueschel S.M. Kinder mit Down-Syndrom. Wachsen und Lerner. Marburg/Lahn, 1987.
- 712 Raclavsky V. Funkcni vyseteni plic.— In: *Csl. pneumol. spol. Olomouc*, 1949.
- 713 Rademaker G. G. Das Stehen. B., 1931.
- 714 Raine J. M. The influence of age and posture on some aspects of lung function.— *Med. J. Austral.*, 1965, vol. 1, N 22, p. 791.
- 715 Rao S. Cardiovascular responses to head-stand posture. *J. Appl. Physiol.*, 1963, 18, p.987 (приведено по Эберт Д., 1999).
- 716 Rauschkolb E., Farrel G. Evidence for diencephalon regulation of aldosterone secretion.— *Endocrinology*, 1956, vol. 59, p. 526.
- 717 Riely L, Permutt, Said S. et al. Effect of posture on pulmonary dead space in man.—*J. Appl. Physiol.*, 1959, vol. 14, p. 339.
- 718 Reeves V., Grover R., Blount G., Fil-ley G. Cardiac output response to standing and treadmill kalking.— *J. Appl. Physiol.*, 1961, vol. 16, p. 283.
- 719 Regoli D., Vane J. R. The continuous estimation of angiotension formed in the circulation of the dog.— *J. Physiol.*, 1966, vol. 183, N 3, p. 513—531.
- 720 Rewers M., LaPorte R.E., King H., Tuomilehto J. Тенденции распространенности и частоты новых случаев диабета: инсулинозависимый сахарный диабет в детском возрасте. – В кн.: Ежеквартальный обзор мировой санитарной статистики. Избранные статьи (т.41). – Женева: ВОЗ, 1990. – 208 с.
- 721 Ring-Larsen H., Henriksen J.H., Wilken Ch. Clausen J., Pals H., Christensen N.J. Diuretic treatment in decompensated cirrhosis and congestive heart failure: effect of posture // *British Medical Journal*, 1986, Vol. 292(6532): pp. 1351-1353.
- 722 Robbins W.J, Brody S, Hogan A.G, Jackson, C. M. & Greene, C. W. Changes in body proportions from the 2nd fetal mo to adulthood. In: *Growth*. New Haven: Yale University Press, 1928.
- 723 Robertson P. C., Anthonisen N. R., Ross D. Effect of inspiratory flow rate on regional distribution of inspired gas.— *J. Appl. Physiol.*, 1969, vol. 26. N 4, p. 438—443.

- 724 Rogge J. D., Fasda A. F., Martz M. D. Peripheral venous renin levels during + GZ acceleration.— *Aerospace Med.*, 1967, vol. 38, N 10, p. 1024—1028.
- 725 Romer A.S. *Vertebrate Paleontology*. - University of Chicago Press, 1966.-468 p.
- 726 Romero-Ortuno, R., O'Connell, M.D., Finucane, C. *et al.* Insights into the clinical management of the syndrome of supine hypertension – orthostatic hypotension (SH-OH): The Irish Longitudinal Study on Ageing (TILDA). *BMC Geriatr* **13**, 73 (2013). <https://doi.org/10.1186/1471-2318-13-73>
- 727 Rose M.D. Bipedal Behavior of Olive Baboons (*Papio anubis*) and its Relevance to an Understanding of the Evolution of Human Bipedalism. – *Am. J. Phys. Anthrop.*, 1976, v.44, issue 2, p.247-282.
- 728 Rossi G. F., Zancheiti A. The brain stem reticular formation: Anatomy and physiology.— *Arch. ital. biol.*, 1957, vol. 95, Fasc. 3/4.
- 729 Rowell L. Regulation of splanchnic flow in man. - *Physiologist*, 1973. v.16, N1-2, p.127-142.
- 730 Rundle, Primrose a. Carachi, 1982. – (приведено по Ерохин А.П., Воложин С.И.).
- 731 Rutlen D.L., Supple E.N., Powell W.S. β -adrenergic regulation of total systemic intravascular volume in the dog.-*Circul. Res.*, 1981, v.48, N1, p.112-120.
- 732 Sacher G.A. Ciba Foundation. Colloquia on ageing. 5. The lifespan of Animale. London, 1959, p.115-133 / см. Нагорный, Никинтин, Буланкин, 1963
- 733 Salisbury F.E. Expected biological responses to weightlessness // *BioScience* 1969, 19, pp. 407-410.
- 734 Salmoiraghi G.C., Burns D.J. – *Neurophysiology*, 1960, vol. 23, No2, h. 14-26.
- 735 Schmitt G. H. Vasopressin-aldosterone interrelationships in diuresis and anti-diuresis-relevance to space travel.— *Aerospace Med.*, 1967. vol. 38, N 8, p. 838—842.
- 736 Schneider P. B. Orthostatic hypotension.—*Arch. Intern. Med.*, 1962, vol. 110, N 2, p. 144—242.
- 737 Schwartz W. B., Bennett W., Curelop S., Bartter F. C. Studies on the mechanism of a sodium losing syndrome in two patients with mediastinal tumors.— *J. Clin. Invest.*, 1956, vol. 35. p. 734.
- 738 Scorer C.G., Farrington G.H. Congenital deformities of the testes and epididymis. – London: Butherworth's. Inc., 1971. – 203 p.
- 739 Selkurt E.E. The renal circulation. - In: *Handbook of physiology. Circulation*, vol. II (1963), - Washington, 1963, pp.1457-1516.
- 740 Sen L., Borella L. Clinical importance of lymphoblast's with T markers in childhood acute leukemia. – *New Engl. J. Med.*, 1975, v.292, p.828.
- 741 Seymour R. S. Dinosaurs, endothermy and blood pressure.— *Nature*, 1976, vol. 262, X 5565. p. 207—208.
- 742 Seymour R.S., Lillyulite U.B. Blood pressure in snakes from different habitat. - *Nature*, 1976, v.264, p.664-666.
- 743 Shaver J. The occurrence twinning in *Fundulus heroclitus* afterfugation,- *Biol. Bull.*, 1951, v.101, No2, p.201.
- 744 Sherrington Ch. International congress of physiologists (Heidelberg, 1907).— In: *Selected writings of sir Charles Sherrington*. N. Y., 1940 (см. Шеррингтон Ч.).
- 745 Sieker H., Gauer O., Henry J. The effect of continuous negative pressure breathing on water and electrolytes excretion by the human kidney.— *J. Clin. Invest.*, 1954, vol. 33, p. 572.
- 746 Sjostrand T. Volume and distribution on blood and their significance in regulating the circulation.— *Physiol. Revs.*, 1953, vol. 33, p. 202—228.
- 747 Skinner S. L., McCubbin J.W., Page I. H. Control of renin secretion.— *Circulat. Res.*, 1964, vol. 15, 1, p. 64-76.
- 748 Smith A.N., Abbott U.K. Embryonic development during chronic acceleration. - *Growth*, 1981, v.24, N6, p.73-74.
- 749 Smith A.N., Winget C.M., Kelly C. Growth and survival of birds under chronic acceleration. - *Growth*, 1959, p.23-97.

- 750 Smith A.H. Physiological changes associated with long-term increase in acceleration.- In: COSPAR: Life Sciences and Space Research 14. Berlin, Akademie Verlag, 1976, p.91-100.
- 751 Smith A.H. The roles of body mass and gravity in determining the energy requirements of homoiotherms.- In: COSPAR: Life Sciences and Space Research 16. Oxford, Pergamon Press, 1978, p.83-88.
- 752 Sobotnicki Aleksander, Gibinski Pawel, Gacek Adam, Hein Sebastian, Puhalska Liana, Belkania George, Palko Tadeusz, Piatkowska-Janko Analysis of the agreement of CAVASCREEN system diagnostic suggestions with the real clinical state of a patient // Proceeding of the XI International Conference «Medical Informatics & Technology». Ed. E.Pietka, J.Leski, S.Franjel. Mit, 2006, p.151-156
- 753 Spady D., Payne P., Picou D. Energy balance recovery from malnutrition. – Amer. J. Clin. Nutr., 1976, v.39, p.1073-1088.
- 754 Spodick D. H., Meyer M. B., Pierre S., Raoul J. The effect of β -adrenergic blockade on cardiac responses to orthostatic stress.— Amer. Heart J., 1972, vol. 83. X 5, p. 719—722.
- 755 Spodick D. H., Lance V. O. Comparative orthostatic responses: standing vs head-up tilt.— Aviat. Space and Environ. Med.. 1977, vol. 48, N 5, p. 432—433.
- 756 Spingam C L., Hitzig W. M. Orthostatic circulatory insufficiency.— Arch. Intern. Med., 1942, vol. 69, N 1. p. 23—40.
- 757 Spitz H. Die körperliche Entwicklung des Kindes. 2. Aufl. Wien, 1926.
- 758 Stacy R. W., Williams D. T., Warden R. E., McMorris R. O. Essentials of biological and medical physics. N. Y. etc.: McGrawhill Book Co., 1955.
- 759 Stead E. A., Ebert R. V. Postural hypotension.— Arch. Intern. Med., 1941, vol. 67, N 3, p. 546—562.
- 760 Steel F.L., Mueller G.C., Cherniack N.S. Early growth of rats in increased gravitational field. - Nature, 1962, 193, 4, p. 815:583.
- 761 Steinmetz P. R., Eisinger R. P. Influence of posture and diurnal rhythm on the renal excretion of acid: Observations in normal and adrenalectomized subjects.— Metabolism., 1966, vol. 15, N 1, p. 76—87.
- 762 Steppacher J. Psychomotorische Förderung bei leichter geistiger Behinderung. Eine Studie zu einem Übungsprogramm im basalen Funktionsbereich. Berlin, 1987.
- 763 Stevens P. M. Cardiovascular dynamics during orthostasis and the influence of intravascular instrumentation.—Amer. J. CardioL, 1966, vol. 17, N 2, p. 211—218.
- 764 Stevens P. M., Lynch T. N., Johnson R. L., Lamb L. E. Effects of 9-alpha fluorohydrqeortisone and venous ac-clusive cuffs on orthostatic decondi-tioning of prolonged bed rest.— Aerospace Med., 1966, vol. 37, p. 1049—1056.
- 765 Stone P.W. Man's motor performance including acquisition of adaptation effects in reduced gravity environment. - In: IV Intern. Man in Space Symp. - Yerevan, 1971, p.96-97.
- 766 Streeten D. H., Speller P. J. The role of aldosterone and vasopres sin in the postural changes in renal excretion in normal subjects and patients with idiopathic edema.— Metabolism, 1966, vol. 15, N 1, p. 53—64.
- 767 Surihshin A., Hoeltzenbein J., White H. Some effects of negative pressure breathing on urine excretion.— Amer. J. Phvsiol., 1955, vol. 180, 3, p. 612-616.
- 768 Svanberg L. Influence of posture on the Jung volumes, ventilation and circulation in normals.— Scand. J. Clin. and Lab. Invest.. 1957, vol. 25, p. 116.
- 769 Talbot F. Mschr. Kinderheilk., 1924, 27, 5, 465-503 (приведено по Нагорному с соавт.).
- 770 Tan U. Psychomotor theory: Mind-brain-body triad in health and disease. In: Sarbadhikari SH, editor. Depression and dementia: Progress in Brain Research, clinical applications. Hauppauge, New York: Nova Science Publishers, Inc; 2005. pp. 21–53.
- 771 Tan U. Uner Tan Syndrome: History, Clinical Evaluations, Genetics, and Dynamics of Human Quadrupedalism / Open Neurol J. 2010; 4: 78–89. doi: [10.2174/1874205X01004010078](https://doi.org/10.2174/1874205X01004010078)
- 772 Tarazi R.C., Melsher H.S., Fuston H.P., Frohlich E.D. Plasma volume changes with upright: studies in hypertension and syncope. - J. Appl. Physiol., 1970, v.28, N1, p.121-128.

- 773 Tauraginskii R., Lurie F., Agalarov R., Kravchenko N., Borsuk D. The Change of Venous Wall Tension During Prolonged Load of Physiologic Hydrostatic Pressure: A Pilot Ex Vivo Study. //Journal of Vascular Surgery: Venous and Lymphatic Disorders: March 2021 (Volume 9, Issue 2), p.548-549. [https://www.jvsvenous.org/article/S2213-333X\(20\)30691-0/fulltext](https://www.jvsvenous.org/article/S2213-333X(20)30691-0/fulltext)
- 774 Thompson D. W. On growth and form. Cambridge: Univ. press, 1942.
- 775 Thompson D.W. On growth and form (an abridged edition by J.T. Bonner). - Cambridge University Press, 1961. – 346 p.
- 776 Thompson A. B., Graybile A., Cramer D. B. Determining the effectiveness of fractional G levels in reducing circulatory deconditioning of space-flight crews — a new technique and preliminary results.— In: Proc. 17th Intern. Astronaut. Congr. Madrid, 1966. P. etc., 1967, p. 57—64.
- 777 Tofler G.H., Brezinski D., Schafer A.I., Czeisler C.A., Rutherford J.D., Willich S.N., Gleason R.E., Williams G.H., Muller J.E. Concurrent morning increase in platelet aggregability and the risk of myocardial infarction and sudden cardiac death. – New England J. of Medicine, 1987, 316(24), p.1514-1518.
- 778 Tucker V.A. Energetic cost of locomotion in animals. - Comp. Biochem. Physiol., 1970, v.34, N4, p.841-846.
- 779 Tuckman J., Shillinford J. Effect of different degrees of tilt on cardiac output heart rate and blood pressure in normal man. - Brit. Heart. J., 1966, v.28, N1, p.32-39.
- 780 Vagnucci A. H. Effect of posture on renal and adrenal cycles.— Clin. Res., 1966, vol. 14, p. 479.
- 781 VanCitters R. L. Blood pressure flow-studies in free-ranging and other animals.— Biomed. Sci. Instr., 1968. vol. 4, p. 17—27.
- 782 Varki A. Nothing in medicine makes sense, except in the light of evolution // Journal of Molecular Medicine, 2012, vol. 90, Issue 5, pp 481–494.
- 783 Vintemberger P., Claver J. Sur la fréquence relative de la struosite double et le degre d'instabilite de l'orientation de l'oeuf dans luterus cher differents oiseaux. - C.r. Acad. sci., Paris, 1956, 243, 25, p.2149.
- 784 Vogt P. B. Effect of exiremity cuff-ftourniquet on tilt tolerance after water immersion.— Aerospace Med., 1965, vol. 36, N 5, p. 422—447.
- 785 Vogt F. B., Johnson P. C Study of effect of water immersion in healthy adult male subjects: Plasma volume and fluid-electrolyte changes.— Aerospace Med., 1965, vol. 36, N 5, p. 447—451.
- 786 Wagner H.H. Orthostatic hypotension. - Bull. Johns Hopkins Hosp., 1959, v.105, H5, p.322-359.
- 787 Wagner R.P., Mitchell H.K. Genetic and Metabolism. – Wiley a. Sons. – New York, 1957.
- 788 Walters G.R., Wunder C.C., Smith L. Multi field centrifuge for live-long exposure of small mammals. - J. Appl. Physiol., 1960, p. 15:307.
- 789 Ward R. J., Tolas A. G., Benveniste R. J., Hansen J. Al, Bonica J. J. Effect of posture on normal arterial blood gas tensions in the aged.— Geriatrics, 1966a, vol. 21, X 2, p. 139—143.
- 790 Ward R. et al. Cardiovascular effects of change of posture.— Aerospace Med., 1966b, vol. 33, p. 257—259.
- 791 Waterfield R. L. The effects of posture on the volume at the leg.— J. Physiol., 1931, vol. 72, p. 121-131.
- 792 Wei Jeane Y., Mendelowitz D., Anastasi N., Rowe J. Influence of age on cardiovascular reflex response in anesthetized rats.- Am. J. Physiol., 1985, v.249, R-31- R-38.
- 793 Weigman D.C., Miller F.M., Harris P.D. Modification of alfa-adrenergic responses of small arteries by altered P_{CO2} and pH // Europ. J. Pharmacol., 1979, v.57, p.307-315.
- 794 Went F.W. The size of man.- Amer. Sci., 1986, v.56, p.400-413.
- 795 Werko L., Bucht H., Josephson B. The renal extraction of pH and oxygen in man during functional changes of the circulation.— Scand. J. Clin. and Lab. Invest., 1949, vol. 1, p. 321.

- 796 Wiesner J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche – Denkschriften der K. Akademie der Wissenschaften zu Wien», 1878–80.
- 797 Wilkins R., Tinsley C, Culbertson J. et al. The effects of venous congestion of the limbs upon renal tolerances and the excretion of water and salts.—*J. Clin. Invest.*, 1953, vol.32, 11, p.1101-1116.
- 798 Williams A. F. A comparative study of the venous valves in the limbs, – *Surg., Gynecol. and Obstetr.*, 1954, vol. 99, N 6, p. 676—678.
- 799 Williams George C.; Nesse Randolph M. The Dawn of Darwinian Medicine // *The Quarterly Review of Biology*, 1991, vol. 66, No. 1, pp. 1-22.
- 800 Wislocki, 1933. – (приведено по Ерохин А.П., Воложин С.И).
- 801 Woessijne K. P., van de, Trop D., Clement J. La compliance pulmonaire statique: Influence de la position corporelle et du volume d'air dans le ballonnet oesophagien.— *J. Physiol. (France)*, 1969, vol. 61, Suppl/1, p. 183.
- 802 Wood E., Nolan A. C, Donald D. E., Cronin L. Influence of acceleration on pulmonary" physiology.— *Fed. Proc*, 1963, vol. 22, p. 44.
- 803 Wunder C.C. Gravitational aspects of growth as demonstrated by continual centrifugation of the common fruit fly larvae. - *Proc. Exp. Biol. med.*, 1955, 34, p.3:270.
- 804 Wunder C.C. Survival and growth of organisms during lifelong exposure to high gravity. - *Aerospace Med.*, 1962, v.33, p.355-356.
- 805 Wunder C.C., Lutherer L.O., Dodge C/M. Survival and growth of organisms during life-long exposure to high gravity. *Aerospace Med.*, 1963, v.34, N1, p.5-11.
- 806 Wunder C.C, Duling B., Bengel H. Gravity as a biological determinant. –*Hydrodynamics and hypogravity*. - «N.Y.: Acad. press, 1968, p.1-69.
- 807 Yakovlev P.I., Lecours A.R. Regional development of brain in early life. Ed. A.Mikowski. Oxford, 1967, p. 3-70. (Приведено по Я.И.Ажипа. Трофическая функция нервной системы – М.: Наука, 1990, с. 191).