

Дж. Уэст

Физиология дыхания. Основы

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 61
ББК 5
Д40

Д40 **Дж.Уэст**
Физиология дыхания. Основы / Дж.Уэст – М.: Книга по Требованию, 2013. –
198 с.

ISBN 978-5-458-29480-5

Джон Б. Уэст — крупнейший специалист в области физиологии дыхания — широко известен как основоположник современной теории о роли вентиляции легких и легочного кровообращения в формировании адекватного газообмена организма человека с внешней средой. Особое место среди научных работ Дж. Уэста занимает его монография «Respiratory Physiology — The Essentials», вышедшая в США третьим изданием в 1985 г. Название книги — «Физиология дыхания. Основы» — наиболее точно отражает ее содержание. Это — компактное изложение основных принципов и закономерностей, лежащих в основе современных представлений о физиологии дыхания. Работа написана предельно ясно, самые сложные вопросы изложены так, что кажутся очевидными. Автор, не вдаваясь в детали, сосредоточил внимание на объяснении самого важного и необходимого для свободного оперирования частными вопросами. Все это делает монографию Дж. Уэста прекрасным учебным пособием для студентов, изучающих физиологию человека, и весьма полезным для научных работников, занимающихся физиологией дыхания или смежными вопросами.

ISBN 978-5-458-29480-5

© Издание на русском языке, оформление

«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,

«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

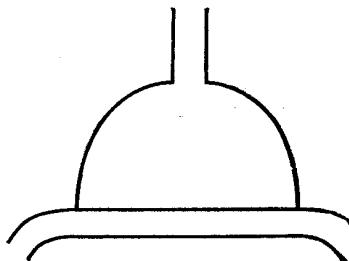
Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, кляксы, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

Предисловие к третьему изданию

Многие разделы настоящего издания — в том числе посвященные метаболизму в легочной ткани, сурфактанту и регуляции вентиляции легких — были дополнены в соответствии с современными данными. В то же время общий объем книги остался прежним. Некоторые вопросы, например отек легких и легочные защитные системы, лежат на стыке нормальной и патологической физиологии. Более подробно они освещены в другой нашей книге (J. B. West, Pulmonary Pathophysiology — The Essentials, ed 2. Baltimore, Williams and Wilkins, 1982).



Глава 1

Структура и функция легких

Как строение легких обеспечивает их деятельность

Легкие — это органы газообмена. Их главное назначение состоит в том, чтобы обеспечить переход кислорода из воздуха в венозную кровь, а углекислого газа — в обратном направлении. Легкие выполняют и другие функции: здесь происходит метаболизм некоторых веществ, фильтрация и удаление вредных продуктов из кровотока и депонирование крови. В то же время главная их задача — газообмен, поэтому мы прежде всего рассмотрим строение альвеолярно-капиллярного барьера, т. е. поверхности раздела кровь/воздух, где этот газообмен происходит.

Альвеолярно-капиллярный барьер

Перенос кислорода и углекислого газа между воздухом и кровью происходит путем простой диффузии, т. е. от области с высоким парциальным давлением газа¹⁾ к области

¹⁾ Парциальное давление газа можно рассчитать, умножив его концентрацию в газовой смеси на общее давление этой смеси. Так, концентрация кислорода в сухом воздухе 20,93 %, и его парциальное давление (P_{O_2}) на уровне моря (атмосферное давление — 760 мм рт. ст., 1 мм рт. ст. = 133,322 Па) составляет $20,93/100 \times 760 = 159$ мм рт. ст. При прохождении воздуха через верхние дыхательные пути он нагревается и увлажняется, и давление водяных паров в нем становится равным 47 мм рт. ст. Таким образом, общее давление «сухой» газовой смеси составляет лишь $760 - 47 = 713$ мм рт. ст. Следовательно,

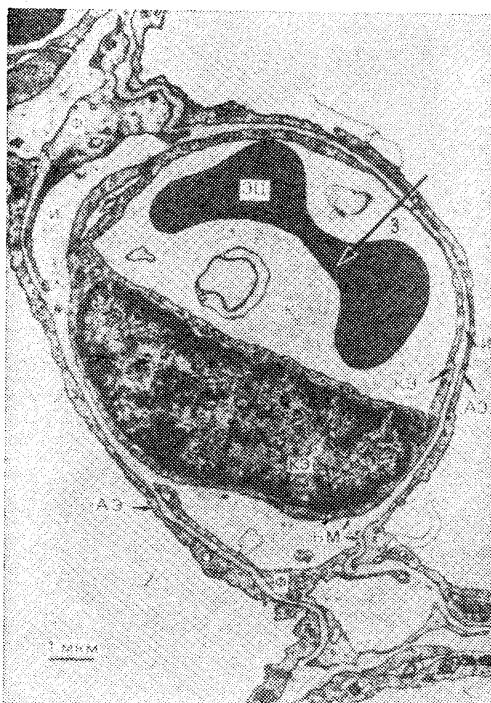


Рис. 1.1. Электронная микрофотография легочного капилляра (К), проходящего в стенке альвеолы. Обратите внимание, насколько тонок альвеолярно-капиллярный барьер (его толщина меньше 0,5 мкм). Длинная стрелка соответствует пути диффузии дыхательных газов от альвеол внутрь эритроцитов (ЭЦ). При этом газам необходимо пройти через слой сурфактанта (здесь не виден), альвеолярный эпителий (АЭ), интерстиций (И), капиллярный эндотелий (КЭ) и плазму крови. Видны фрагменты соединительнотканых клеток — фибробластов (Ф), базальная мембрана (БМ) и ядро эндотелиальной клетки (Е. R. Weibel: Respiration Physiology 11 : 54, 1970)

с низким парциальным давлением (подобно тому, как вода течет сверху вниз). Согласно закону диффузии Фика, количество газа, перемещающееся через слой ткани, прямо пропорционально площади этого слоя и обратно пропорциональ-

P_{O_2} во вдыхаемом воздухе равно $20,93/100 \times 713 = 149$ мм рт. ст. Если жидкость привести в соприкосновение с газовой смесью и выждать, пока между этими двумя средами установится равновесие, то парциальное давление газа в жидкости станет таким же, как и в газовой смеси. Более подробно газовые законы изложены в приложении.

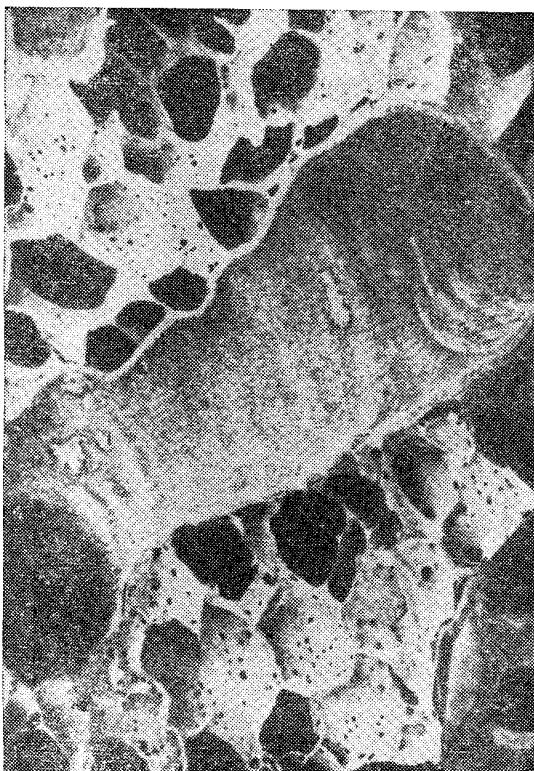


Рис. 1.2. Многочисленные альвеолы и мелкая бронхиола на срезе легкого. Легочные капилляры проходят в толще альвеолярных стенок (см. рис. 1.1.). Отверстия в стенах альвеол — это альвеолярные поры Кона (микрофотография сделана с помощью сканирующего электронного микроскопа; J. A. Nowell, W. S. Tyler)

но его толщине. В легких барьер между кровью и воздухом (альвеолярно-капиллярный барьер) чрезвычайно тонок (рис. 1.1), а поверхность его составляет 50—100 м². Значит, по своим характеристикам этот барьер вполне подходит для процессов газообмена.

Каким же образом в ограниченной грудной полости разместилась такая колоссальная диффузационная поверхность? Оказывается, мельчайшие кровеносные сосуды (капилляры) оплетают громадное число маленьких воздушных мешочек — альвеол (рис. 1.2). В легких человека около 300 млн. альвеол,

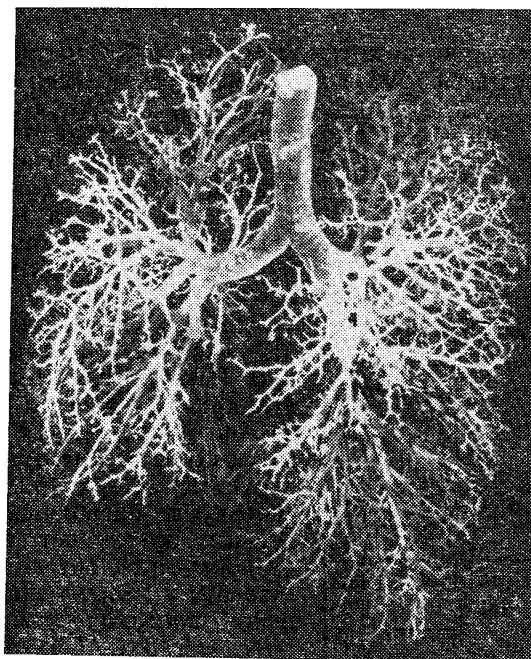


Рис. 1.3. Слепок воздухоносных путей человеческого легкого. Альвеолы при изготовлении слепка оторвались, однако дыхательные пути от трахеи вплоть до конечных бронхиол видны

а диаметр каждой из них составляет около $1/3$ мм. Если бы альвеолы имели строго сферическую форму¹⁾, то общая площадь их поверхности составила бы 85 м^2 , а общий объем — лишь 4 л. Для сравнения: внутренняя площадь одиночной сферической структуры такого объема составила бы лишь $0,01 \text{ м}^2$. Таким образом, огромная диффузионная поверхность в легких обусловлена разделением этих органов на колоссальное число субъединиц.

Газы доставляются к альвеолярно-капиллярному барьеру по дыхательным путям, а кровь (с другой его стороны) — по кровеносным сосудам.

¹⁾ Альвеолы представляют собой не сферы, а многогранники. Кроме того, не вся их поверхность участвует в диффузии (см. рис. 1.1). Таким образом, здесь приведены лишь приближенные цифры.

Дыхательные пути и движение в них воздуха

Воздухоносные пути представляют собой последовательно разветвляющиеся трубочки. По мере погружения в легочную ткань они сужаются, укорачиваются и увеличиваются в числе (рис. 1.3). Трахея разделяется на правый и левый главные бронхи, те в свою очередь на долевые, затем на сегментарные бронхи, и так далее до конечных бронхиол, еще не связанных непосредственно с альвеолами. Вся эта система образует *проводящие (кондуктивные) воздухоносные пути*. Главное их назначение состоит в подведении вдыхаемого воздуха к газообменной поверхности легких (рис. 1.4). Поскольку в проводящих воздухоносных путях нет альвеол и, следовательно, они не могут участвовать в газообмене, их называют *анатомическим мертвым пространством*. Объем его составляет около 150 мл.

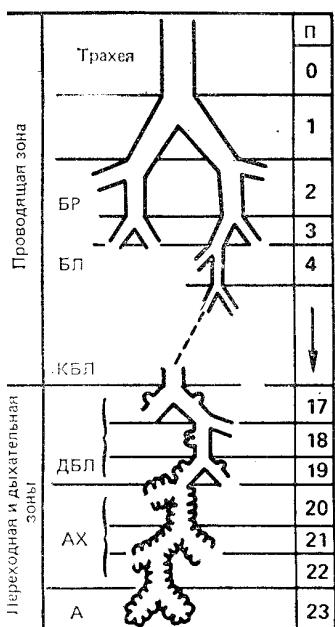


Рис. 1.4. Упрощенная схема воздухоносных путей человека по Вейбелю. Видно, что к проводящей зоне легких относятся дыхательные пути 0—16 порядков (П), а к дыхательной (или переходной и дыхательной) зоне — 17—23 порядков. БР — бронхи; БЛ — бронхиолы; КБЛ — конечные бронхиолы; ДБЛ — дыхательные бронхиолы; АХ — альвеолярные ходы; А — альвеолы (E. R. Weibel: Morphometry of the Human Lung. Berlin, Springer-Verlag, 1963, p. 111).

вичную *долюку*, или *ацинус*. Альвеолы до самой дальней альвеолы составляют порядка 5 мм, однако на дыхательную зону приходится большая часть легких: ее объем равен примерно 3000 мл.

Конечные бронхиолы разветвляются на дыхательные бронхиолы, в стенах которых в виде выпячиваний уже появляются одиночные альвеолы. Наконец, от дыхательных бронхиол отходят альвеолярные ходы со стенками, образованными исключительно альвеолами. Отделы легких, содержащие альвеолы и участвующие в газообмене, называются *дыхательной зоной*. Структуры, расположенные дистальнее конечной бронхиолы, образуют элементарную анатомическую единицу легких — *пер*.

Расстояние от конечной бронхиолы до самой дальней альвеолы составляет порядка 5 мм, однако на дыхательную зону приходится большая часть легких: ее объем равен примерно 3000 мл.

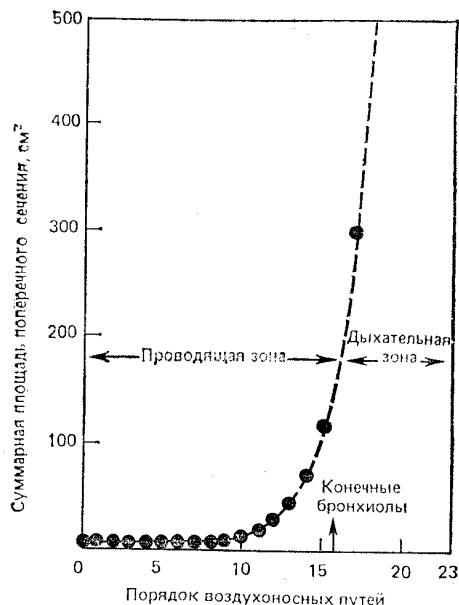


Рис. 1.5. Кривая зависимости суммарного поперечного сечения воздухоносных путей от их порядка. Видно, что в дыхательной зоне оно резко возрастает (см. для сравнения рис. 1.4). В результате в области дыхательных бронхиол продольное перемещение воздуха во время вдоха становится очень небольшим и роль главного механизма вентиляции начинает играть диффузия

Во время вдоха объем грудной полости увеличивается и воздух засасывается в легкие. Это увеличение объема частично обусловлено сокращением диафрагмы, при котором купол ее опускается, частично — сокращением межреберных мышц (при этом ребра поднимаются и поперечное сечение грудной полости увеличивается). Вдыхаемый воздух продвигается примерно до конечных бронхиол по механизму объемного потока (как вода через шланг), однако за ними общая площадь поперечного сечения воздухоносных путей из-за многократных ветвлений настолько возрастает (рис. 1.5), что поступательное перемещение газов становится очень незначительным. Следовательно, главным механизмом вентиляции в дыхательной зоне является диффузия газов. Скорость диффузии молекул газа в воздухоносных путях так велика, а преодолеваемые расстояния так малы, что разница концентраций в пределах ацинуса практически полностью устраняется за секунду. Из-за резкого падения скорости движения воздуха в конечных бронхиолах здесь часто оседают пылевые частицы.

Благодаря своим упругим свойствам легкие после вдоха при спокойном дыхании пассивно спадаются, и восстанавливаются их прежний объем. Они очень растяжимы: чтобы увеличить их объем на 500 мл (как при нормальном дыхании), достаточно приложить давление менее 3 см вод. ст.¹⁾. Для равнения: чтобы настолько же увеличить объем детского воздушного шарика, требуется давление 30 см вод. ст.

Давление, обеспечивающее продвижение воздуха через воздухоносные пути, также очень мало. Расход воздуха 1 л/с (как при нормальном дыхании) соответствует перепаду давления в них менее 2 см вод. ст. (при курении трубки для такого же расхода воздуха необходима разница около 500 см вод. ст.).

Кровеносные сосуды и движение в них крови

Легочные кровеносные сосуды, как и бронхи, представляют собой ветвящиеся трубочки — сначала легочная артерия делится до капилляров, а затем они вновь объединяются в легочные вены. Вначале артерии, вены и бронхи идут вместе, однако в периферических отделах легких вены отделяются и проходят между дольками, тогда как артерии и

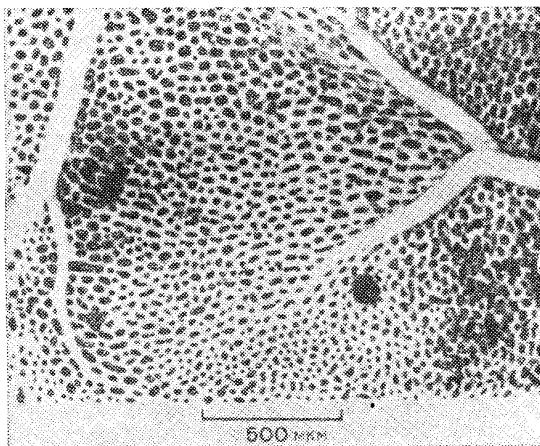


Рис. 1.6. Альвеолярная стекла лягушки под микроскопом. Видна плотная капиллярная сеть. Слева проходит мелкая артерия, а справа — мелкая вена. Отдельные сегменты капилляров настолько коротки, что кровь в стенках альвеол образует почти сплошной слой (J. E. Maloney, B. L. Castle: *Respiration Physiology* 7: 150, 1969)

¹⁾ 1 см вод. ст. = 98,0665 Па.



Рис. 1.7. Микроскопический срез легкого собаки. Видны капилляры, проходящие в стенках альвеол. Альвеолярно-капиллярный барьер настолько тонок, что в световой микроскоп его не видно (см. для сравнения рис. 1.1). Срез был приготовлен путем быстрого замораживания легкого во время его перфузии (J. B. Glazier, J. M. B. Hughes, J. E. Maloney, J. B. West: Journal of Applied Physiology 26: 65, 1969)

бронхи следуют рядом к центру долек. Капилляры образуют в стенках альвеол густое сплетение (рис. 1.6) и имеют диаметр около 10 мкм, т. е. сечение их приближается к нижнему пределу прохождения эритроцитов. Отдельные капилляры настолько коротки, что их густая сеть образует в стенке альвеолы почти непрерывный слой крови, что чрезвычайно выгодно с точки зрения газообмена. Эту стенку далеко не всегда можно увидеть «анфас», как на рис. 1.6. Обычно на поперечном сечении в световом микроскопе (рис. 1.7) различимы в основном эритроциты в капиллярах, что дает представление об огромной поверхности соприкосновения между кровью и альвеолярным газом, разделенными только тонким барьером (см. для сравнения рис. 1.1).

В легочную артерию выбрасывается вся кровь из правого сердца, однако сопротивление легочных сосудов удивительно мало. Расход крови 6 л/мин обеспечивается средним давлением в легочной артерии лишь около 20 см вод. ст. (чтобы создать такой же поток через соломинку для коктейля, необходимо давление 120 см вод. ст.).

Каждый эритроцит находится в капиллярной легочной сети в течение примерно 3/4 с. По-видимому, за это время он проходит через 2—3 альвеолы. Легкие по своему строению настолько хорошо приспособлены для газообмена, что даже такого короткого промежутка времени достаточно для установления практически полного равновесия по кислороду и

углекислому газу между альвеолярным воздухом и капиллярной кровью.

В легких существуют также бронхиальные сосуды, снабжающие кровью проводящие воздухоносные пути вплоть до конечных бронхиол. Большая часть этой крови оттекает от легких по легочным венам. Кровоток в бронхиальной системе гораздо меньше, чем в легочных сосудах, поэтому легкие вполне могут функционировать без нее (например, после их пересадки).

Перед тем, как закончить это краткое ознакомление с функциональной анатомией легких, рассмотрим две особые проблемы, с успехом разрешенные природой.

Стабильность альвеол

Легкие можно считать скоплением 300 млн. пузырьков, диаметр каждого из которых близок к 0,3 мм. Подобным структурам присуща внутренняя нестабильность: поверхностное натяжение жидкости, выстилающей альвеолы, создает значительные силы, стремящиеся их сплющить. К счастью, некоторые из клеток, выстилающих стенки альвеол, секретируют особое вещество — сурфактант, резко снижающее поверхностное натяжение этой жидкости (см. гл. 7), благодаря чему стабильность альвеол очень сильно повышается. Однако всегда остается потенциальная опасность спадения мелких воздушных структур, и это часто наблюдается при заболеваниях.

Удаление пылевых частиц

Легкие с их огромной суммарной площадью ($50-100\text{ м}^2$) представляют собой самую большую поверхность организма, соприкасающуюся со все более агрессивной окружающей средой. В дыхательной системе выработались различные механизмы удаления пылевых частиц (см. гл. 9). Крупные задерживаются в носу, более мелкие оседают в проводящих воздухоносных путях и удаляются с восходящим током слизи, непрерывно несущим всякого рода загрязнения к надгортаннику, где они проглатываются. Слизь вырабатывается слизистыми железами и бокаловидными клетками в стенках бронхов и оттекает вверх благодаря ритмичным движениям миллионов тонких ресничек, работа которых парализуется некоторыми вдыхаемыми токсинами.

В альвеолах ресничек нет, и осаждаемые здесь пылевые частицы поглощаются крупными подвижными клетками — макрофагами, после чего загрязняющие вещества удаляются через лимфатические или кровеносные сосуды. В защите легких от инородных веществ участвуют также лейкоциты крови.