

Физиологические механизмы водно-солевого равновесия

Гинецинский А. Г.

Табл. 1. Концентрация ионов в плазме крови, ммоль/л

	Na	K	Ca	Mg	Автор
Человек	145	5,12	2,49	1,23	Kramer a. Tisdall,1921
Собака	141,4	4,66	2,47	0,95	Eichelberger a. Richter,1944
Крыса	145	6,2	3,1	1,6	Conway,1945
Курица	141	4,2	-	-	
Черепаша	122	5,1	-	-	Наши данные
Лягушка	102	5,9	2	1,2	
Окунь	88	5,1	-	-	

Если пересчитать данные этой таблицы на относительные величины, приняв концентрацию ионов Na за 100, то оказывается, что соотношение ионов в крови позвоночных близко к составу воды океана по всем ионам, за исключением Mg (табл. 2).

Табл. 2. Соотношение концентраций ионов в плазме крови позвоночных и в морской воде

	Na	K	Ca	Mg
Млекопитающие	100	3,6	1,9	0,8
Птицы	100	3,2	-	-
Пресмыкающиеся	100	4,1	-	-
Амфибии	100	5,8	1,9	1,1
Рыбы	100	5,3	-	-
Морская вода	100	3,6	3,9	12,1

Это обстоятельство было отмечено еще в прошлом столетии Бунге (Bunge, 1898), который и высказал впервые предположение о том, что жизнь зародилась в океане и современные животные унаследовали от своих океанических предков неорганический состав крови, столь сходный с морской водой. Теория океанического происхождения минерального состава внутренней среды была развита Мак Келлумом (McCallum, 1910, 1926), который в доказательство ее привел многочисленные анализы крови различных животных. Эта теория получала на протяжении 50 лет все новые подкрепления, пока она не приобрела к настоящему времени ту степень вероятности, которая возможна для биологических построений, охватывающих отдаленные эпохи развития жизни.

Вода - универсальный биологический растворитель, диффузная фаза, в которой осуществляются все метаболические реакции клеток, основа массы всего живого, - составляет наравне с кислородом наиболее необходимую часть внешней среды. Жизнь, несомненно, возникла в воде. Столь же несомненно, что первые живые существа появились не в пресной воде, но в растворе солей Na, K, Ca и Mg. Иначе нельзя объяснить тот факт, что клетки всех животных от самых простых до самых сложных, какова бы ни была среда их обитания, содержат в себе эти ионы и погибают, когда они отсутствуют.

В настоящее время никто не сомневается в том, что жизнь возникла в воде океана палеозойской эры, содержащей определенные соотношения одновалентных и двухвалентных катионов, которые с полным основанием могут быть названы биологическими.

У примитивных прототипов животного мира, так же, как и у современных кишечнорастворимых, морская вода является одновременно и внешней, и внутренней средой организма. При этих условиях и произошла адаптация клеток к пропорции ионов, свойственной воде древних морей. Укрепляясь невообразимые периоды времени, пропорция эта была возведена в степень абсолютной необходимости, вне которой благополучная жизнь невозможна.

Биологическая эволюция шла под воздействием непрерывных изменений неживой природы. Возрастала суммарная соленость воды океана. Изменялся его ионный состав. Морская вода утрачивала соли К и Са, которые постепенно оседали на дно океана, и обогащалась солями Na и Mg, которые приносились в море речными потоками.

Живым существам, обитавшим в изменяющемся солевой состав океане, представлялся выбор: или следовать за этими изменениями, перестраивая закрепленную в ряде поколений адаптацию, или создать органы, дающие возможность пройти через геологические эпохи, не изменив привычных условий существования клеток организма. Оба эти пути нашли свое отражение в эволюции животного мира. Однако наивысшего развития достигла ветвь, которая не пошла по путем клеточного приспособления. Противопоставив эволюции океана свою собственную эволюцию, живые существа замкнули морскую воду в систему кровеносных сосудов. Они превратили внешнюю среду в среду внутреннюю и выработали физиологические механизмы, охраняющие ее постоянство. Внутренняя среда животных оказалась консервативнее, чем подвергающийся геологическим воздействиям океан. Животные, создавшие замкнутую систему кровообращения, сохранили в ней соотношение ионов, которое было присуще среде обитания их предков.

Если следовать этой теории, то по ионному составу крови высших животных можно судить о составе воды океана в эпоху, когда возникали предки позвоночных.

Морская вода содержала тогда в 2 раза больше калия, в 3 раза меньше натрия и в 12 раз меньше магния, чем вода современного океана. Ее общая соленость была в 3 раза меньше.

Животные, создавшие обособленную внутреннюю среду, стали на путь, который привел жизнь к высшим ее проявлениям. Приобретая свободу от геологической эволюции, существа, обладающие независимой внутренней средой, пережили сменяющие друг друга периоды опреснения и увеличения солености, они мигрировали в пресные воды и возвращались в море, они смогли, наконец, выйти на сушу. Они непрерывно эволюционировали, все усложняя свою организацию и подтверждая тезис Клода Бернара о том, что "постоянство внутренней среды есть основа свободной жизни".

Тезис этот отнюдь не заключает в себе "вредной и ложной мысли", от которой предостерегал И.М.Сеченов. Внутренняя среда организма - это производное среды внешней. Организм отнюдь не "заключает внутри себя условия для существования". Он живет, подчиняясь необходимости охранять постоянство своей внутренней среды. Для этого он непрерывно мобилизует все тончайшие механизмы взаимодействия с внешней средой, черпая из нее источники энергии для того, чтобы противодействовать силам, стремящимся уничтожить индивидуальное существование, нивелировать неравенство внешней космической и внутренней биологической среды.

Ионный состав клеток

Все животные построены из клеток, и клетки всех животных построены по единому биохимическому плану. Преобладающую массу их вещества составляет вода, в органической части сухого остатка неизменно находят смесь углеводов, жиров и белков, а в неорганической - хлориды, сульфаты, фосфаты и бикарбонаты натрия, калия, кальция и магния. Принципиально сходны и общие свойства всех клеток, их избирательная проницаемость, энзиматическая активность и другие биохимические и структурные признаки. Поразительное многообразие животного мира, рассматриваемого в пределах зоологической классификации на уровне организмов, сменяется не менее поразительным единообразием, если рассматривать принципиальную физиологическую структуру живого на уровне клетки. В установлении этого единообразия лежат истоки эволюционной теории, которая в XIX столетии описала пути морфологического усложнения многоклеточных организмов, а в текущем столетии все настойчивее стремится раскрыть законы дифференциации и развития физиологических функций, столь совершенно адаптирующих животных к среде их обитания.

Одна из основных цитофизиологических закономерностей заключается в том, что минеральный состав любой клетки любого организма отличается от состава окружающей жидкости.

Это универсальное свойство всего живого обнаруживается и при анализах тканей и крови высших животных, и при изучении солей, содержащихся в клетках беспозвоночных, осмотически уравновешенных с морской водой, и у одноклеточных организмов, взвешенных в пресной воде. Данные, иллюстрирующие эту общую для всех животных закономерность, приведены в табл. 3.

Табл. 3. Концентрация ионов в тканях и жидкостях тела, ммоль (Prosser, 1950)

		Na	K	Ca	Mg	Cl
Собака	Плазма крови	141	4,6	2,5	0,95	109
	Мозг	51	93	15,6	37	
Крыса	Плазма крови	145	6,2	3,1	1,6	116
	Мозг	27	101	1,5	11	16
Лягушка	Плазма крови	104	2,5	2	1,2	74
	Мозг	24	85	2,5	11,3	10
Беззубка	Плазма крови	15,4	0,38	5,3	0,35	10,5
	Мозг	5,2	10,5	5,4	2,46	10,6
Осьминог	Плазма крови	525	12,2	11,6	57,2	480
	Мозг	81	101	3,7	12,7	93
Голотурия	Плазма крови	460	11,8	10,7	50	523
	Мозг	191	139	89	39	277

Из табл. 3 видно, что, несмотря на значительные различия в абсолютных величинах, характеризующие позвоночных и беспозвоночных, морских и пресноводных, основная закономерность нигде не нарушается: преимущественным катионом в клетках всех животных является калий, в жидкостях тела - натрий.

Каковы бы ни были механизмы, поддерживающие особый, отличный от окружающей жидкости состав внутриклеточных неорганических веществ, несомненно, что они могут быть эффективными только в определенных условиях внутренней среды.

Рассматриваемые соотношения могут быть иллюстрированы данными для осьминога и лягушки, приведенными в табл. 4.

Табл. 4. Соотношение концентрации ионов в мышце и крови

	Na	K	Ca	Mg
Лягушка	0,2	34	1,2	9,4
Осьминог	0,2	8,4	0,3	0,1

Концентрация ионов K, Ca и Mg в крови моллюска, обитателя открытых морей, резко отличается от концентрации этих ионов в крови пресноводной амфибии. Внутриклеточные же концентрации ионов у этих животных близки между собой. Очевидно, что процессы, обеспечивающие распределение ионов между внутренней средой и клетками, протекают отнюдь не одинаково у осьминога и лягушки. Как можно видеть из табл. 4, клетки лягушки должны значительно концентрировать K и в меньшей степени - Na и Mg, Клетки осьминога в 4 раза меньше концентрируют K, а в отношении Ca и Mg создают градиент обратного направления, поддерживая концентрацию меньшую, чем в крови.

Общая для всех живых существ закономерность - создание обособленной внутриклеточной ионной среды - обеспечивается, следовательно, механизмами, специфичными для различных животных. Механизмы эти могут действовать лишь при определенных концентрациях ионов во внутренней среде. Лягушка не может существовать в морской воде, а осьминог - в пресной. Их внутренняя среда настолько изменится, что механизмы, действующие на уровне клеток, уже не смогут обеспечить совместимый с жизнью внутриклеточный состав минеральных веществ. Возможность существования в конечном итоге зависит от физиологических процессов, способных поддерживать оптимальный для действия клеточных механизмов состав внутренней среды.

Регуляция ионного состава жидкостей тела

Эффективность процессов, регулирующих ионный состав жидкостей тела у различных классов водных животных, может быть количественно охарактеризована соотношением концентрации ионов внутренней и внешней среды (табл. 5).

Табл. 5. Соотношение концентраций ионов в жидкостях тела и в окружающей водной среде

	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO ₄	Автор
Кишечно-полостные	0,99	1,22	1,08	0,99	1,04	0,65	McCallum,1903
Иглокожие	1	1,15	0,99	0,99	1,04	1	Robertson,1949
Черви	1	1,26	1	1	1	0,92	Там же
Моллюски пластинчатожаберные	0,98	1,55	1,12	0,99	0,99	0,87	Там же
Моллюски головоногие	0,98	2,19	1,07	1,02	1,01	0,27	Там же
Ракообразные	1,04	1,28	1,15	0,97	0,98	0,38	Там же
Рыбы	0,5	0,8	0,39	0,05	0,51	0,23	Smith,1929
Моллюски	50	4,8	7,2	1,4	35		Prosser,1950
Ракообразные	152	364	8,1	10	365	-	Bogucki,1932
Рыбы	140	50	-	-	-		Наши данные
Амфибии	158	33	1,3	6,9	153	-	Conway,1945

Концентрация ионов Na и Cl в жидкостях тела морских беспозвоночных практически не отличается от морской воды. Ионы же K подвергаются некоторому концентрированию. У всех морских животных (кроме иглокожих) концентрация Ca несколько выше, а сульфатных ионов значительно меньше, чем во внешней среде. Особенно интенсивно освобождаются от этого иона высшие беспозвоночные. Резко отличен от морской воды состав крови морских рыб, причем все ионы находятся в меньшей концентрации.

У всех пресноводных, как позвоночных, так и беспозвоночных, ионный состав крови сильно отличается от ионного состава внешней среды. Все ионы подвергаются концентрированию, в особенности же сильно ионы Na и Cl.

Когда отношение концентраций солей во внешней и внутренней среде отличается от единицы, необходимо признать, что в организме осуществляются процессы, направленные на противодействие физико-химическим факторам, стремящимся установить диффузионное равновесие.

Механизм регуляции ионного состава жидкостей организма основан на том, что поступающие из внешней среды минеральные вещества задерживаются в теле или, наоборот, выводятся особенно интенсивно. Такое избирательное отношение к иону калия в некоторой степени свойственно уже кишечнорастворимым и иглокожим, которые еще не имеют особых органов выведения. Вполне эффективной ионная регуляция становится, однако, лишь у животных, приобретших для этого специальные органы.

Чем выше поднимается по филогенетической лестнице организм, тем эффективнее становятся ионорегуляторные процессы, пока у переселившихся в пресные воды потомков первичных

позвоночных, у рыб, не происходит, наконец, полная стабилизация ионного состава внутренней среды.

Приобретая ионную независимость от среды обитания, рыбы смогли мигрировать обратно в соленые воды и превратиться в морских животных, сохранив неизменным состав своей крови.

Соответственно этому концентрация солей в плазме всех рыб, выраженная в миллимолях в литре (ммоль/л), оказывается ниже, чем в морской воде, и во много раз выше, чем в пресной (табл. 6).

Табл. 6. Концентрация ионов во внешней среде и в крови морских и пресноводных рыб, ммоль/л

	Na		K		Автор
	кровь	среда	кровь	среда	
Lophins piscatorius	198	417	7,5	9,1	Smith,1929
Spicara smaris	203	240	15	5,6	Наши данные
Perca fluviatilis	88	Следы	6,1	Следы	Наши данные

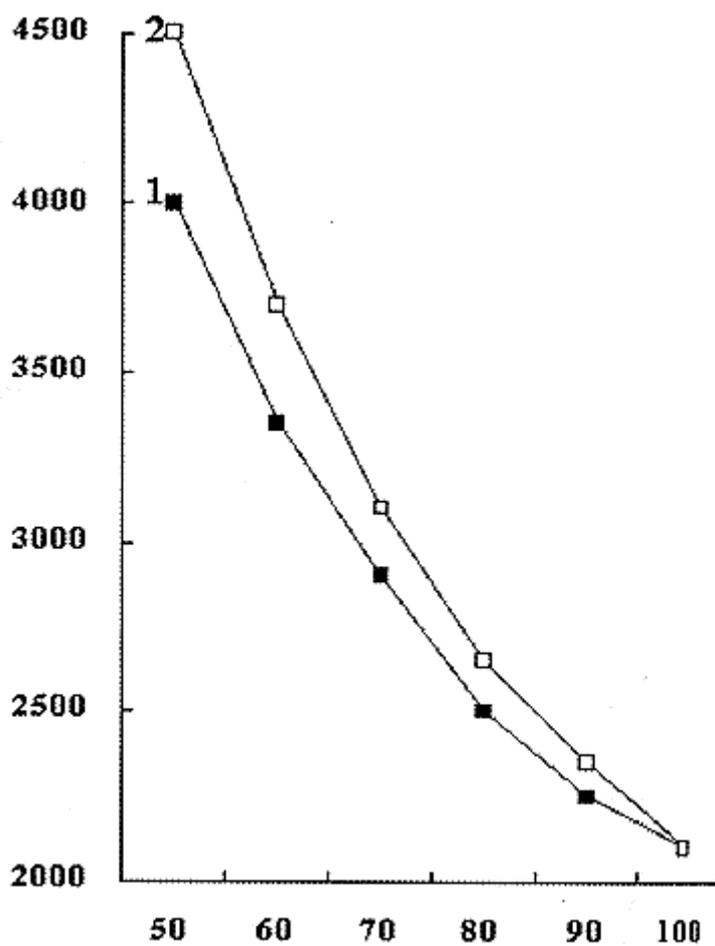
Осмотический фактор среды

Основные физико-химические свойства жидкой среды, которой окружены все обитающие в воде животные, так же, как и клетки всех животных, перешедших к наземному существованию, характеризуются не только составом ионов, но и суммарной концентрацией всех растворенных в ней веществ. Животное называют гипертоническим, гипотоническим или изотоническим в зависимости от того, в каком соотношении находятся суммарные концентрации электролитов во внешней и внутренней среде. Для многих, если не для большинства, эти термины (равно как и синонимы их - гипер-, гипо- и изоосмотические животные) обозначают определенное представление о структуре живой клетки, основанное на мембранной теории. Теория эта рассматривает живую клетку как подобие осмометра более или менее совершенного типа. Когда говорят о гипер- или гипоосмотическом животном, то при этом сопоставляют величины давления, которые могли бы развить в осмометре растворы, равные по концентрациям внешней и внутренней среде.

С позиции мембранной теории живая клетка, будучи по природе своей осмометром, обогащается водой, пребывая в гипотонической среде, и теряет воду в среде гипертонической, следуя основному осмотическому закону. Изменение объема клеток под влиянием осмотических сил, изученное в бесчисленном ряде экспериментов, представляет собой один из наиболее очевидных аргументов в пользу мембранной концепции. Однако если концепция эта справедлива, то она не может удовлетвориться простым констатированием набухания или сморщивания клетки в более или менее концентрированных растворах. Если клетка действительно является осмометром, то ее объем и концентрация среды должны быть количественно связаны уравнением газового закона: $P * V = const.$, где P - осмотическое давление, а V - объем клетки.

Приложимость этой формулы к живым объектам и была очень тщательно исследована различными авторами. При этом оказалось, что во всех без исключения опытах изменение объема клеток было меньше того, который требует теория. В качестве примера приведем опыт на одном из наиболее часто использовавшихся для данной цели объектов, на яйцах морского ежа (рис. 1).

Рис. 1. Изменение объема яиц морского ежа в зависимости от степени гипоосмотичности среды. 1- получено в эксперименте, 2- вычислено. По ординате - объем яиц, по абсциссе - % разведения морской воды.



Для того чтобы объяснить несовпадение вычисленных и получаемых в эксперименте результатов, были выдвинуты два предположения.

1. Клетка является осмометром несовершенным: мембрана ее частично пропускает электролиты, которые диффундируют в гипотоническую среду.
2. Часть внутриклеточной воды связана с коллоидами и осмотически неактивна.

Существует однако и другая точка зрения, согласно которой отклонение изменений объема клеток от газового закона принципиально противоречит мембранной теории. Последовательно развивая эту точку зрения, Д.Н.Насонов и его школа пришли к заключению, что обе основные предпосылки мембранной концепции не верны: не существует ни полупроницаемого слоя на поверхности клеток, ни свободной воды внутри нее (Насонов и Александров, 1940, 1943; Трошин, 1956; Насонов, 1959).

С точки зрения мембранной концепции химический состав среды, поддерживающий водное равновесие клетки, безразличен, так как содержащие равное количество свободных частиц жидкости будут изотоничны. Для организма, охраняющего постоянство количества воды в клетке, достаточно с этой точки зрения поддерживать суммарное осмотическое давление среды, нимало не заботясь об ингредиентах, ее составляющих. Тот факт, что в физиологических условиях распределение воды между клетками и средой почти полностью определяется концентрацией в ней хлористого натрия, объясняется тем, что эта соль является основным осмотическим фактором плазмы крови.

Согласно Насонову, осмотическое давление, как таковое, для водного обмена клетки никакой роли не играет. Охрана постоянства внутренней среды, с его точки зрения, требует постоянства соотношения всех ее ингредиентов. Хлористый натрий плазмы является отнюдь не индифферентным веществом, действующим только своей осмотической активностью.

Оптимальная гидратация клеток требует оптимальной концентрации в среде именно этой соли, которая ничем другим заменена быть не может.

Школа Д.Н.Насонова полагает, что "укоренившиеся в физиологии понятия: изотонические, гипертонические и гипотонические растворы, как не отражающие сущности явления, должны быть заменены другими" (Трошин, 1956).

Однако как бы ни относиться к представлениям Д.Н.Насонова, реальность осмотических сил вряд ли может быть подвергнута сомнению за пределами цитологических концепций, в применении к организму, как целому. Изучая поступление воды через покровы тела и распределение ее в организме, физиолог имеет дело со сложными многоклеточными образованиями, разделяющими среды и полости, содержащие различно концентрированные жидкости. Какой бы точки зрения ни придерживаться в отношении клеточных мембран, к веществу, цементирующему клетки, соответствующие соображения не относятся. Суммарную поверхность этого вещества во всяком случае можно рассматривать как мембрану, как область приложения осмотических сил. Эти силы очень явственно действуют через жабры и кожные покровы водных животных, через стенку кишки при всасывании растворов из пищеварительного тракта или через стенку нефрона из полости почечных канальцев.

Осморегуляция, как процесс поддержания постоянства суммарной концентрации ионов и молекул в жидкостях тела, является самостоятельной проблемой гомеостаза, составляя одну из важнейших сторон водно-солевого обмена. Соответственно этому термины изотоническая, гипотоническая и гипертоническая среды законно употребляются в их прямом смысле физиологами, исследующими водно-солевой обмен на уровне организма.

Гипотоническая и гипертоническая осморегуляция

Среди многих причин, которые обусловили возникновение жизни в водах древнего океана, одной из важнейших является устойчивость его физико-химических свойств.

Эта не подвергающаяся быстрым и резким изменениям среда предоставляла первичным живым образованиям неизмеримо больше шансов для благополучного существования, чем пресные водоемы или суша с их резкой амплитудой температурных, метеорологических и других факторов. Устойчивость морской среды наложила свою печать и на весь дальнейший ход развития тех линий животного мира, которые эволюционировали, не покидая вод океана. Они были избавлены от необходимости вырабатывать физиологические системы регуляции, без которых невозможна жизнь в пресной воде и на суше. Прежде всего это относится к одной из наиболее императивных потребностей обитателей пресных вод - к необходимости поддерживать определенный уровень осмотического давления под непрерывной угрозой опреснения организма.

Истинные аборигены морей не нуждаются в осморегуляции, так как их кровь находится в физическом равновесии со средой обитания. Температура замерзания жидкостей тела кишечнополостных, стоящих у истоков филогенеза, и крови столь высокоорганизованных форм, как головоногие моллюски, не отличается от криоскопической точки морской воды (табл. 7).

Табл. 7. Температуры замерзания жидкостей тела животных, обитающих в морской и пресной воде (Botazzi, 1908)

<i>Исследуемая жидкость</i>	<i>Температура замерзания, С°</i>
Морская вода	-2,29
Жидкость мезоглии кишечнополостных (<i>Alcyonum palmatum</i>)	-2,2
Амбулакральная жидкость иглокожих (<i>Asterias glacialis</i>)	-2,29
Кровь:	
Гефереид (<i>Sipunculus nudus</i>)	-2,29
Ракообразных (<i>Homarus vulgaris</i>)	-2,29
Брюхоногих моллюсков (<i>Aplysia limacina</i>)	-2,31
Головоногих моллюсков (<i>Octopus vulgaris</i>)	-2,29
Трески	-0,64

Пресная вода	-0,015
Кровь:	
Рака (<i>Astacus fluviatilis</i>)	-0,8
Окуня (<i>Perca fluviatilis</i>)	-0,51
Лягушки (<i>Rana esculenta</i>)	-0,44
Черепахи (<i>Emys europea</i>)	-0,44

Осмотическое давление у всех пресноводных во много раз превышает осмолярную концентрацию внешней среды. В этих условиях и возникла необходимость в осморегуляторных механизмах, которые предохраняют организм от избытка воды. Существенной проблемой жизни в пресной воде является также и восстановление концентрации солей, которые непрерывно теряются через диффузионную поверхность жабр и в процессе экскреции.

Этот тип осморегуляции, получивший название гипотонической, присущ всем пресноводным животным. Из морских животных по этому принципу работают гомеостатические механизмы акул и скатов. Все остальные морские позвоночные и некоторые ракообразные гипоосмотичны среде обитания. Осморегуляция у них происходит по гипертоническому типу. Она заключается в противодействии дегидратации и в удалении избытка солей, т. е. диаметрально противоположна осморегуляции гипотонической.

Экологические условия наземных животных, унаследовавших от пресноводных рыб осмолярную концентрацию крови, близкую к воде древнего океана, значительно усложнились по сравнению с организмами, живущими в водной среде.

В зависимости от обстоятельств наземным животным приходится противодействовать и гипергидратации, и дегидратации. Соответственно этому они используют механизмы как гипотонической, так и гипертонической осморегуляции.

Стеногалинные и эвригалинные животные

Большинство жителей, как соленых, так и пресных вод, привязано к среде своего обитания. Пресноводные рыбы и амфибии гибнут при помещении их в морскую воду, так же, как гибнут в пресной воде морские рыбы и беспозвоночные. Животных, жизнь которых возможна лишь при незначительных изменениях концентрации осмотически активных веществ во внешней среде, называют стеногалинными - способными существовать в узких пределах солености (от греческого слова *stenos* - узкий и *gals* - соль).

Наряду со стеногалинными распространены, однако, и такие формы, которые могут жить в средах с различной соленостью - эвригалинные (от *eugus* - широкий) животные.

Наиболее разительный пример эвригалинного существования представляет проходные рыбы, которые свободно мигрируют из морей в реки и обратно, оказываясь таким образом то морскими, то пресноводными животными. Эвригалинность в этом случае основана на способности противодействовать факторам стремящимся изменить осмолярную концентрацию крови. Животных, обладающих такой способностью, называют гомоосмотическими (с постоянным осмотическим давлением). Чем более совершенны осморегулирующие системы животного, тем более не зависимой от среды обитания становится его внутренняя среда. Количественную характеристику эффективности процессов, стабилизирующих осмотическое давление крови, дают опыты, в которых животные на определенный срок помещаются в воду с различной соленостью.

На рис. 2 представлены примеры вполне пойкилоосмотических видов из классов полихет, моллюсков и крабов. Кровь их пассивно следует за изменением осмотического давления среды на всем исследованном диапазоне соленостей от криоскопической точки -0,2 до -2,40.

Однако существуют и полихеты, обладающие некоторой способностью противодействовать внешним факторам. Так, у *Nereis diversicolor*, червя, обитающего и в открытом море и в солоноватых водах, осмотическое давление внутренней среды зависит от солености среды внешней не в такой степени, как у других полихет. При помещении червя в среду с криоскопической точкой, равной -0,30, кровь его остается гипертонической и замерзает при температуре -0,70.

Еще более эффективной является осморегуляция у краба *Cancer pagurus*. При переносе из среды с температурой замерзания $-1,80$ в среду, замерзающую при $-0,20$, криоскопическая точка его крови изменяется всего лишь на $0,40$ (с $-1,8$ до $-1,40$). И, наконец, на примере угря мы видим окончательное развитие механизмов, поддерживающих гомоосмотичность. Полная независимость этих рыб от солености среды основана на способности их осморегуляторных механизмов работать как по гипотоническому, так и по гипертоническому типу. И в пресной воде, и в среде, соответствующей солености океана, кровь угря сохраняет постоянное осмотическое давление, замерзая при температуре $-0,50$. Эта высокая гомоосмотичность и делает проходных рыб вполне эвригалинными животными.

Распространение гомоосмотических животных по всей гидросфере, от пресных вод до океана, очевидно, связано с тем, что они приобрели эффективные осморегулирующие органы.

Менее очевидными представляются способы, посредством которых расширяют ареал своего обитания пойкилоосмотические животные. Так, например, один из наиболее распространенных моллюсков, мидия (*Mytilus edulis*) обитает в различных морях, вода которых имеет соленость от 30 до 5%. Кровь мидий при этом всегда соответствует морской среде (Conklin a. Krogh, 1938). Это видно из следующего сопоставления солености воды и крови моллюска, выраженной в миллимолях Na в литре:

Табл. 8.

<i>Морская вода</i>	80,	100,	128,	130,	156
<i>Кровь моллюска</i>	78,	108,	126,	138,	160

Как же могло произойти расселение этих пойкилоосмотических животных и приспособление их к жизни при столь различной осмолярной концентрации? Эксперимент устанавливает, что моллюски сохраняют жизнеспособность в относительно широких пределах отклонения внутренней среды от нормы.

Более того, постепенно, путем последовательного переноса моллюсков и среды с уменьшающейся или повышающейся соленостью, можно акклиматизировать животных к совсем необычным для них условиям существования. Эта "пластичность" моллюсков и лежит в основе того, что очень близкие их виды обитают в совершенно различных по солености морях. Однако, если этих близких родственников, живущих, например, в Баренцевом и в Черном морях, внезапно поменять местами, оба они погибнут. Процесс приспособления должен идти медленно и постепенно. Тогда и происходит перестройка на уровне клеток, способность, которая обеспечила возможность широких миграций этого класса животных, не предъявляющих высоких требований к своей внутренней среде.

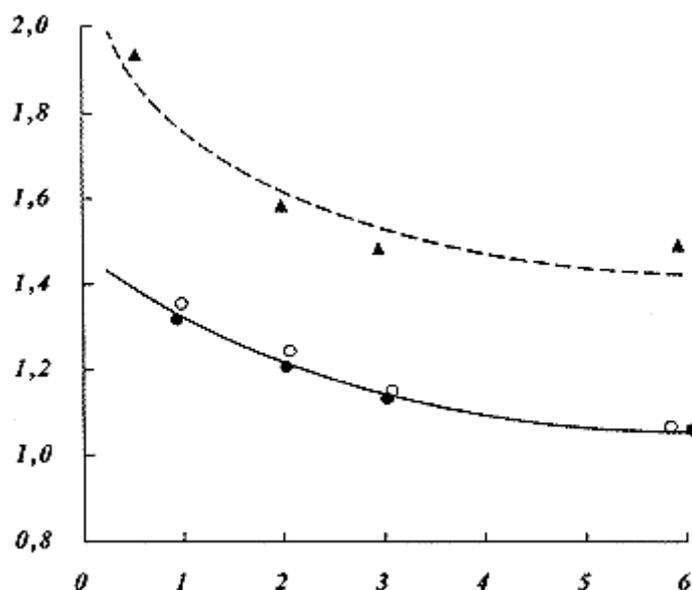
Адаптация пойкилоосмотических животных

Широкий ареал распространения мидий иллюстрирует возможности, которые заключают в себе наследственно закрепленные приспособляемости вида к изменяющимся экологическим условиям. В основе адаптируемости пойкилоосмотических животных лежат физиологические механизмы, дающие возможность приспособляться в известных пределах к резким и быстрым колебаниям внешней среды. Механизмы эти изучены еще далеко не достаточно.

Некоторые, относящиеся к этой проблеме, данные были получены при исследовании полихет - обитателей литорали Кандалакшской губы Белого моря (Гинецинский, Васильева, Закс и Соколова, 1960). Эксперимент заключался в выдерживании животных в искусственной, приготовленной путем опреснения морской воды, гипотонической среде. По окончании экспериментального периода исследовалась концентрация осмотически активных веществ Na и K в крови и в целомической жидкости.

У червей (*Arenicola marina*) в естественных условиях обитания криоскопическая точка целомической жидкости практически всегда оказывалась равной 0 внешней среды, которая для воды Кандалакшской губы составляла $-1,00$. При выдерживании в морской воде, разбавленной до $0 = -0,620$, депрессия замерзания целомической жидкости начинает быстро уменьшаться и через 6 часов полностью выравнивается с гипотонической средой. Динамика этого процесса показана на рис. 3.

Рис. 2. Изменение состава целомической жидкости *Arenicola Marina* в гипотонической среде. Треугольники - содержание калия, светлые кружки - натрия, черные кружки - осмотическое давление. По абсциссе - время, ч, по ординате - отношение исследуемых величин в целомической жидкости к соответствующим величинам во внешней среде

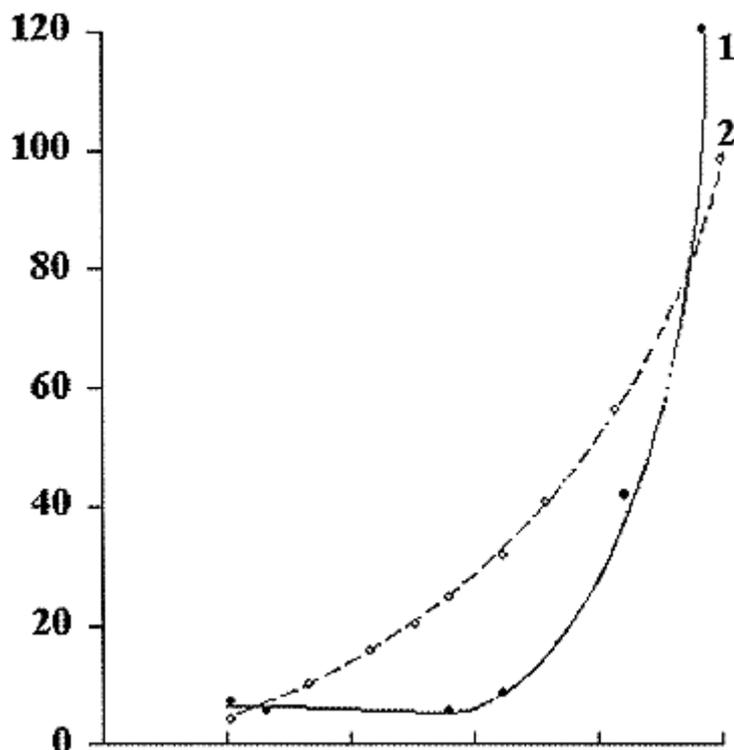


При этом обнаруживается, что скорость изменений криоскопической точки и концентрации натрия определяется одной кривой. Это вполне естественно, поскольку соли натрия и составляют основной компонент осмотически активных веществ в изучаемых жидкостях. Кривая изменения концентрации калия идет параллельно кривой изменения натрия, однако располагается значительно выше нее. По истечении 6 часов отношение целомическая жидкость/среда для Na и π уже равняется единице. В то же время сохраняется еще значительный градиент для калия, так что исследуемое отношение для этого иона все еще равняется 1,6.

Таким образом, исследуемый червь является типичным представителем пойкилоосмотических животных. Вместе с тем он отнюдь не является строго стеногадным. Этот червь хорошо приспособлен к существованию в песке литорали, подвергающейся периодическому опреснению, и без каких-либо вредных последствий переносит значительное уменьшение солёности среды. Это отнюдь не означает, что пребывание в гипотонической среде безразлично для пескожила. Напротив, ткани его в среде с пониженной солёностью набухают. Однако при этом повреждения тканей не происходит, как показало исследование при помощи непревзойденного по своей простоте и чувствительности метода Д.Н.Насонова и В.Я.Александрова (1940). Этот метод заключается в количественном определении сорбционных свойств тканей в отношении витальных красителей. Чем больше повреждается ткань в результате изучаемого действия, тем больше краски сорбирует она на единицу веса.

Результаты нашего исследования приведены на рис. 4, из которого видно, что количество красителя, сорбируемого тканями интактного червя, помещенного в опресненную воду, остается на уровне контроля в широкой зоне воздействия и вплоть до снижения π среды с этого момента наступает значительное повышение сорбции, достигающее максимума при $\pi = -0,230$, когда животное гибнет.

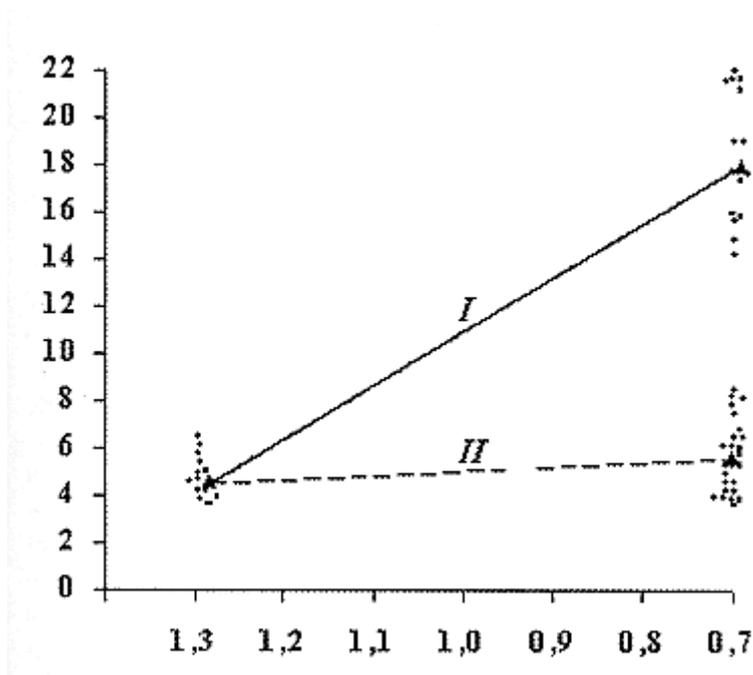
Рис. 3. Сорбция краски нейтрального тканями *Arenicola Marina* после 3-часового пребывания в нейтральной среде. 1 - сорбция тканями интактного червя, 2 - сорбция нейтральными тканями



Приведенные данные позволяют утверждать, что эвригалинность *Arenicola marina* основана на процессах, которые происходят на уровне клеток, обеспечивая их высокую резистентность к повреждающему действию гипотонии. Вместе с тем изолированные кусочки кожно-мышечной стенки червя реагируют на разведение морской воды совершенно иначе, чем ткани интактного животного. Достаточно лишь немного опреснить среду так, чтобы ее криоскопическая точка снизилась всего лишь до $-0,900$, как уже отмечается повышение сорбции краски.

Высокая сопротивляемость тканей червя к гипотонии осуществляется только в системе регуляций целого организма. Вместе с тем несомненно, что она не основана на осморегуляторном процессе, который у *Arenicola marina* отсутствует. В связи с этим нельзя было оставить без внимания, что концентрация калия в целомической жидкости червей уменьшается при выдерживании их в опресневшей морской воде значительно медленнее, чем общая осмолярная концентрация. Это находится в полном соответствии с уже упомянутой закономерностью, согласно которой даже и не обладающие осморегуляцией изотоничные морской воде животные отличаются от нее по содержанию в жидкостях организма калия, уровень которого они способны регулировать. Было естественно предположить, что высокая резистентность к опреснению тканей интактного червя может быть связана с регуляцией, направленной на удержание калия во внутренней среде. Предположение это и было подтверждено исследованием М.Г.Закса и М.М.Соколовой (1961). Оказалось, что, если в разведенную морскую воду добавить соли калия, изолированные ткани обнаруживают такую же высокую резистентность к опреснению, как и ткани интактного червя (рис. 5).

Рис. 4. Сорбция нейтрального красителя тканями *Arenicola marina* в гипотонической среде с добавлением (II) и без добавления (I) KCl.



Тот факт, что для осуществления высокой резистентности к гипотонии необходимо поддержание оптимальной концентрации калия, не противоречит заключению, что среди процессов, обеспечивающих адаптацию к пониженной солености, могут быть и такие, которые действуют на уровне клеток.

Очевидно, относительная эвригалинность пойкилоосмотических животных позволяет им оккупировать новые области обитания путем тканевого приспособления, путем приобретения способности противостоять повреждающему воздействию гипотонической среды. В той или иной степени такой способностью обладают многие беспозвоночные. Иногда возможно возникновение даже полной эвригалинности без участия осморегулирующих систем. Яркий пример этого представляет турбеллярия (*Gunda ulvae*). Обитая в устьях рек в зоне приливов, эти черви ежедневно омываются попеременно то почти пресной, то почти соленой водой. В экспериментальных условиях они могут неопределенно долго жить как в чистой морской воде, так и в среде, состоящей из 5% морской и 95% пресной воды. В опресненной среде черви сильно набухают, причем их объем может возрасти почти в 2 раза. При перенесении в морскую воду они дегидратируются и приобретают прежний объем.

Турбеллярии совершенно не обладают механизмами осморегуляции. Их внутренняя среда меняется столь же резко, как и среда внешняя. Существование в этих условиях, очевидно, основано на совершенно исключительной способности клеток осуществлять свою жизнедеятельность в высшей степени пойкилоосмотических условиях.

Глава 3

ГЛОМЕРУЛЯРНАЯ ПОЧКА

Почки высших животных

Амфибии, господствовавшие в животном мире каменноугольного периода, около 100 миллионов лет благоденствовали среди теплых болот, в которые превращали покрытую тропической растительностью землю частые и обильные ливни карбона, пока на смену ему не пришел пермский период с его похолоданием и засухами. Обитатели теплых болот, проводившие только часть своей жизни на суше, лишались своего водного прибежища, не могли размножаться и погибали. Под давлением жестоких испытаний засушливого климата перми создавались первые вполне наземные организмы - рептилии, история расцвета и упадка которых представляет наиболее значительные страницы палеонтологической летописи.

Млекопитающие отвоевали у рептилий господство над землей в относительно поздний, следующий за меловым, геологический период. Можно было бы думать, что та ветвь, от которой произошли млекопитающие, развилась в один из последних этапов истории рептилий. В действительности же непосредственные предки млекопитающих - звероподобные ящеры (Synapsida) - были одной из древнейших групп пресмыкающихся. Они появились уже в конце каменноугольного периода, господствовали среди архаических рептилий перми, а в триасовый период, когда земля принадлежала высшим формам пресмыкающихся, синапсиды уже вымерли. Палеонтология не дает ясного ответа, в каких формах сохранялась филетическая линия, ведущая от звероподобных ящеров к млекопитающим в течение более чем 200 миллионов лет. О млекопитающих, существовавших в мезозойскую эру, приходится судить лишь по нескольким зубам или в лучшем случае по нижним челюстям, сохранившимся в отложениях юрского и мелового периодов. Несомненно лишь, что млекопитающих было мало, и они были не крупнее крысы (Ромер, 1939). По земле передвигались в это время властители мезозоя, гигантские рептилии, самые удивительные существа, какие только были созданы эволюцией. Часть из них возвратилась в водную стихию и уподобилась огромным рыбам. Другая часть поднялась в воздух, и в нем реяли вооруженные зубами перепончатокрылые ящеры.

В конце мелового периода исчезают динозавры, архаические птицы приобретают свои аэродинамические формы. На первый же план выдвигается множество новых весьма активных существ в виде кайнозойских млекопитающих.

Предполагается, что причиной грандиозной смены животного мира, происшедшей на границе мезозойской и кайнозойской эр, явилось резкое похолодание. Засуха и холод были основными экологическими факторами, обусловившими прогрессивную эволюцию на протяжении пермского периода. Именно в эту геологическую эпоху животные, спасаясь от бедствий, которые несло с собой пересыхание водоемов, стали наземными, а, противодействуя сковывающему холоду, одна из ветвей древних рептилий приобрела теплокровность и явилась родоначальницей линии млекопитающих. Нужно думать, что холодовые испытания мезозойской эры не достигали такой степени, которая давала бы решительный перевес организмам с постоянной температурой тела. Только в самом конце этой эры длительное похолодание превратило гигантских рептилий в ископаемые останки. Тогда вышли на арену покрытые шерстью крысоподобные млекопитающие с теплой кровью и завладели землей.

Высокий обмен веществ теплокровных животных неразрывно связан с прогрессивным развитием системы кровообращения, транспортирующей к тканям достаточный для энергетического процесса объем кислорода. Возникшее в связи с этим артериальное давление обусловило значительное увеличение размеров гломерулярной фильтрации. Необходимость же уменьшить потерю воды с мочой была удовлетворена путем возрастания реабсорбционной способности канальцев, которая достигла своего завершения у млекопитающих.

Почки млекопитающих могут столь сильно концентрировать мочу, что 99% воды фильтрата поступает обратно в кровь и теряется в процессе экскреции лишь 1%. Опираясь на свою развитую систему кровоснабжения, млекопитающие не только сохранили фильтрующий аппарат, но и значительно увеличили его производительность. Экологически важная проблема экономии воды была решена при этом соответственным повышением эффективности работы реабсорбирующего аппарата. Интенсификация обоих звеньев процесса мочеобразования и характеризует почку млекопитающих как высший этап развития выделительных систем. Почка млекопитающих приобрела способность производить мочу с осмотическим давлением в несколько раз более высоким, чем в крови. Она стала таким образом органом не только гипотонической, но и гипертонической осморегуляции.

Почка высших животных состоит из большого числа структурно однообразных функциональных единиц - нефронов, число которых в одной почке человека достигает миллиона. Каждый из них поставляет свою порцию мочи в лоханку, откуда она через мочеточник стекает в пузырь.

Нефрон, аналог и гомолог нефридиальной трубки беспозвоночных, начинается гломерулой, которая состоит из сферического капиллярного клубка, вдавленного в распаренную начальную часть канальца со щелевидной полостью. Капиллярный клубок образуется из разветвлений короткой и широкой афферентной артериолы, которая распадается на несколько ветвей, а каждая из них на капилляры, причем общее число капиллярных петель в клубочке может достигать 50. Капилляры не анастомозируют друг с другом, но сливаются в эфферентную артериолу, более узкую, чем афферентная. Она распадается на вторую капиллярную систему, оплетающую канальцы (перитубулярные капилляры).

По морфологическим признакам нефрон низших позвоночных делят на две, а высших - на три части: а) проксимальный сегмент, состоящий из извитого канальца и прямой части до перехода в нисходящую часть петли, б) тонкий сегмент - нисходящая и часть восходящей части петли, в) дистальный сегмент, в который включается толстая часть восходящей петли, извитой каналец и связующий отдел. Однако физиологическая характеристика частей нефрона с этим морфологическим делением не совпадает. В функциональном отношении канальцевую систему следует разделить на следующие части: а) проксимальный сегмент в его прежнем понимании, б) петля Генле с обоими ее коленами, имеющаяся только у млекопитающих и птиц и отсутствующая у низших позвоночных, и в) дистальный сегмент, в который надлежит включить и собирательные трубки, поскольку их функция неразрывно связана с процессами регулируемой реабсорбции воды и электролитов. В нашем изложении мы будем пользоваться классификацией частей нефрона в этой ее физиологической модификации.

Развитие представлений о функции почек

Наиболее самоочевидным, а потому и ранее всего распознанным фактом физиологии почек явилась связь между количеством выпитой жидкости и объемом выделяемой мочи. Бесспорность этой связи позволила вложить в уста арабскому мыслителю, плывущему при свете звезд вдоль берегов Африки, меланхолическую сентенцию: "Когда ты раздумываешь о человеке, что он такое, если не искусная машина, с великим мастерством превращающая красное Ширазское вино в мочу?" (цит. по: Smith,1958).

Что же касается механизмов, посредством которых "Ширазское вино перерабатывается в мочу", то первые конкретные предположения о них были сформулированы в конце XVII столетия. Это было сделано Беллини, который открыл, что папиллы, выступающие в почечную лоханку, состоят не из фиброзной ткани, как предполагалось анатомами, но содержат узкие полые каналы (по современной номенклатуре - ductus Bellinii).

Открытие Беллини было сделано не путем микроскопического исследования. Он просто рассек почку вдоль и сдавил ее рукой. При этом "было ясно видно, как моча вытекала из трубок в виде многочисленных маленьких фонтанов" (цит. по: Smith,1958). На основании этого наблюдения была предложена теория мочеобразования, согласно которой в паренхиме почки механически отделяется от крови прозрачная жидкость, оттекающая через капиллярные каналы в лоханку.

Термин "паренхима" обозначал в то время понятие совершенно отличное от современного. Предполагалось, что все мягкие (паренхиматозные) ткани в отличие от костей, сухожилий и кровеносных сосудов состоят из желатинозной массы, образованной свернувшейся кровью, и соединяют открытые концы артерий и вен. Даже Гарвей, которому не суждено было увидеть завершения его великого открытия - капилляры, - полагал, что циркулирующая кровь просачивается через поры в паренхиме, подобно тому, как вода просачивается через песок.

Достаточно было всего лишь тридцатикратного увеличения микроскопа, который впервые применил для изучения органов животного Мальпиги, чтобы концепция паренхимы в прежнем ее значении стала несостоятельной. Мягкие ткани оказались не пористым кровяным сгустком, но сложной структурой. В почке Мальпиги открыл множество извитых трубок, между которыми были видны сферические, прозрачные тела, прикрепленные к кровяным сосудам, "как яблоки к веткам дерева" (мальпигиевы тельца). Он назвал их железами. Мальпиги видел, что введенная в артерию краска проникает в эти "железы", но не распознал в них капиллярных клубочков. Тем не менее ему принадлежит первое, в какой-то мере приближающееся к истине представление о функции почки. По мнению Мальпиги, моча образуется в сферических железах из крови, которая приносится открывающимися в них артериями и после соответствующей обработки отводится венами. Каждая железа соединена с канальцем, по которому моча стекает в беллиниевы ходы и через них в лоханку (Malpighi,1666).

Следующим крупным этапом прогресса почечной физиологии явилось исследование Шумлянского в 1782 г. (цит. по: Соболев С.Л.,1949). Он писал, что "артерии выпускают маленькие боковые ветви, капиллярные, очень короткие, к которым, как к ножкам, привешены зерна, наполненные материей, к каждой по одному... Это и есть знаменитые железы Мальпиги". В то время как все предшествующие исследователи в той или иной форме предусматривали прямое сообщение между кровеносными сосудами и почечными трубками, Шумлянский распознал реальность их просветов, видел как "закручивание маленьких сосудов ограничивает от начала экскреторного протока артериальную боковую ножку". Он понял, что мальпигиевы тельца, в которых "скрываются тайны живой природы, так как ими выделяется моча", это не железы, в которые

свободно изливается кровь, а клубочки капилляров, "окруженные некоторыми кольцевидными границами".

Таким образом, хотя микроскопическая техника того времени и не позволила Шумлянскому рассмотреть тонкое устройство начальной части нефрона, он правильно распознал природу мальпигиевых телец и отношение их к мочевым канальцам.

Диссертация "De structura renum" отнюдь не осталась незамеченной современниками. Она произвела столь сильное впечатление, что через 6 лет труд Шумлянского был выпущен вторым изданием - далеко не частый случай в истории науки XVIII столетия. Обоснование такого необычного успеха сообщается в предисловии издателя, который пишет: "Так как этот трактат содержит не только последовательное сравнение с мнениями других авторов о данном органе, но и выдающееся исследование этого объекта, то я нисколько не колебался вновь опубликовать его с согласия автора в новом виде". Как справедливо полагает издатель, "знаменитые произведения авторов, плодом какого бы века они ни являлись, заслуживают того, чтобы помнить о них и передать потомству"¹.

Полное описание структуры нефрона, которое без принципиальных изменений существует до настоящего времени, суждено было дать Боумену, в распоряжении которого был уже микроскоп, дающий увеличение в 300 раз. Преемственность его исследований с трудом Шумлянского подчеркивает сам Боумен, когда он пишет, что "Шумлянский придерживался гораздо более законченных взглядов² на связь между этими телами³ и мочевыводящими трубками. Он дал даже ее идеальное изображение, что показывает, что он имел об этой связи очень ясное представление"⁴.

1 Предисловие Wurtz ко второму изданию диссертации Шумлянского (1788) воспроизведено в книге С.Л. Соболя (1949).

2 По сравнению с взглядами Мальпиги и Рюисла.

3 Мальпигиевыми тельцами.

4 "Sctiumlansky entertained more complete views of the connection between thes bodies and the urineferous tubules, and he has even given an ideal diagramm of this connection which shows that had a very clear conception of the fact" (Bowman,1842). Б.Д.Кравчинский (1958) совершенно неосновательно упрекает Боумена, что он будто бы не упоминает о труде Шумлянского.

Физиологическая теория Боумена основывалась на господствовавшем в первой половине прошлого столетия представлении о сущности секреции. Клетки почечных канальцев, по мнению Боумена, так же, как и секреторный эпителий других желез, в процессе жизнедеятельности разрушаются и отдают содержимое в просвет канальца. Капилляры же мальпигиева тельца поставляют воду для того, чтобы растворять и транспортировать по нефрону экскретируемые таким способом вещества (Bowman,1842).

В том же 1842 г., весьма вероятно еще не зная о работе Боумена, пришел к аналогичным выводам об анатомическом строении почек и Людвиг. В своей доцентской лекции он впервые высказал идею о фильтрации как об основе процесса мочеобразования. Его фильтрационно-реабсорбционная теория была окончательно сформулирована в ближайшие годы (Ludwig,1843,1844).

Через 30 лет она подверглась жестокой критике со стороны убежденного противника приложения простых физико-химических построений для объяснения физиологических процессов - Гейденгайна (Heidenhain,1874,1883). Он не признал ни фильтрационного процесса в начале нефрона, ни реабсорбции в его канальцах. Он вернулся к старым взглядам Боумена, т. е. считал, что все, что составляет мочу, есть результат секреторной деятельности клеток: вода - секреторного эпителия, окружающего капилляры клубочка, плотные составные части - клеток канальцевой части нефрона.

Дискуссия между представителями "фильтрационно-реабсорбционной" и "секреторной" теорий мочеобразования закончилась уже на глазах ныне живущего поколения физиологов, когда был изучен весь процесс образования мочи, от появления жидкости в полости капсулы клубочка до прохождения ее через конечные отделы нефрона (Richards,1934,1938; Walker a. Hudson,1937;

Walker a. oth,1937,1941; Walker a. Oliver1941). Кавычки с этих терминов сняты, потому что они не служат более для условного обозначения конкурирующих гипотез. Фильтрация, реабсорбция и секреция - это реальные процессы, составляющие сущность мочеобразования.

Схема процесса мочеобразования в почке высших животных

Казавшееся первоначально столь странным утверждение, что из 100 л прошедшей через клубочек жидкости в мочу превращается только 1 л, а из 270 г профильтровавшегося натрия возвращается обратно 267, ныне уже никого не удивляет. Однако понадобилось почти 100 лет, чтобы от смелой догадки, высказанной в 40-х годах прошлого столетия, фильтрационно-реабсорбционная гипотеза превратилась в общепризнанную истину.

Мы знаем теперь, что не совсем понятная на первый взгляд сложность двухфазного процесса мочеобразования имеет глубокие эволюционные корни. У всех высших животных, унаследовавших свой почечный аппарат от покинувших морскую среду первых позвоночных, начальным звеном мочеобразования осталась ультрафильтрация. Этот слепой физико-химический процесс дифференцирует вещества, циркулирующие в крови, лишь по величине их молекул и выбрасывает их в полость нефрона, отнюдь не различая степени их биологической ценности. Чтобы избежать фатальной потери самых необходимых ингредиентов плазмы, канальцевая часть нефрона начинает работать в обратном направлении. Ее основной функцией становится реабсорбция, которая компенсирует опустошения, вносимые фильтрацией, возвращая в кровь ценные для организма вещества.

Сущность гломерулярного процесса относительно проста: под давлением крови, протекающей через капилляры клубочков, часть воды плазмы вместе со всеми растворенными в ней неорганическими и кристаллическими органическими веществами отделяется от коллоидов, крупномолекулярных плазменных белков, и переходит в полость капсулы нефрона. Этот процесс имеет, несомненно, физико-химическую природу, представляя собой ультрафильтрацию плазмы. Он совершается за счет работы сердца, создающей давление крови в сосудах, сама же почка в этом процессе активного участия не принимает.

Установление этого факта отнюдь не умаляет непосредственного значения почки и на начальном этапе мочеобразования. Ее жизнедеятельность создает самую возможность существования весьма специализированной структуры клубочка. От нормального функционирования входящих в ее состав элементов зависят все свойства фильтрующего аппарата почки, определяющего эффективность работы органа в целом.

В почках человека за 1 мин. образуется в среднем 120 мл фильтрата. Это огромное количество жидкости (более 7 л в час), вполне подобной по своему составу кристаллоидной части плазмы, не является непосредственным объектом экскреции. Оно представляет собой исходный материал, из которого изготавливается концентрат - моча - соответственно условиям, существующим в организме.

При прохождении фильтрата через канальцевую часть нефрона, где разыгрываются наиболее сложные процессы мочеобразования, осуществляется интенсивная секреторная работа почечных клеток. Эпителий канальцев обнаруживает избирательное отношение к веществам, содержащимся в жидкости, протекающей через их полость. Из нее извлекается полностью глюкоза, и подвергается обратному всасыванию точно регулируемое количество солей. Наряду с транспортом веществ, направленным из полости нефрона в кровь (реабсорбция), эпителий транспортирует некоторые вещества в обратном направлении, извлекая их из крови и добавляя к жидкости, протекающей через канальцы (активная экскреция).

Вся эта сложная деятельность клеток канальцев требует значительной затраты энергии и выполняется при участии разнообразных ферментативных систем. В результате осуществляется жизненно необходимая функция почек, направленная к охране постоянства основных физико-химических констант организма.

Эпителий почки млекопитающих не способен лишь извлекать воду из крови и транспортировать ее в просвет канальцев. Поэтому нефрон, клубочек которого не функционирует, оказывается пустым и вся сложная канальцевая система, готовая к работе, не имеет точки приложения и бездействует. Вот почему эффективность почки в целом полностью зависит от гломерулярного процесса, начального этапа мочеобразования, хотя почечные элементы активного участия в нем не принимают.

Почка, как известно, носит название экскреторного органа. Если термин "экскреция" понимать в его прямом этимологическом смысле, т. е., как обозначение процесса выделения веществ из организма, то приложение его к функции почек вполне закономерно. Однако этому термину обычно придается более специальное значение. Под экскрецией обычно понимают удаление отходов и, как еще нередко говорят, "шлаков" организма. Функция почки, однако, отнюдь не ограничивается удалением из организма отработанных продуктов обмена. Почка - это орган, стоящий на страже постоянства биологически важных физико-химических констант. От деятельности ее зависит постоянство осмотического давления в жидкостях организма, кислотно-щелочное и ионное равновесие, постоянство общего количества натрия и воды, постоянство объема крови. Неудивительно поэтому, что почка является объектом крайне тонких регуляторных воздействий, органом, производящим столь многообразные и столь жизненно важные операции.