

УЧЕБНИК

А.Д. Ноздрачев, П.М. Маслюков

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано Координационным советом по области образования «Здравоохранение и медицинские науки» в качестве учебника для использования в образовательных учреждениях, реализующих основные профессиональные образовательные программы высшего образования по направлению подготовки специалитета по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело», 31.05.02 «Педиатрия»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	19
Список сокращений и условных обозначений.....	21
ЧАСТЬ I. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ	23
Глава 1. Физиология и ее значение. Основные понятия и принципы	25
1.1. Основные разделы современной физиологии.....	25
1.2. Методы физиологических исследований.....	26
1.3. Основные свойства живого организма (физиологической системы).....	28
1.4. Регуляция функций.....	28
1.5. Принципы работы регуляторных систем.....	29
1.6. Краткая история физиологии.....	31
1.7. Периоды развития организма человека.....	38
Заключительные замечания.....	41
Контрольные вопросы.....	41
Глава 2. Основы клеточной физиологии*	42
Глава 3. Физиология мембраны*	42
Глава 4. Физиология нервов и синаптической передачи*	42
Глава 5. Физиология мышечного сокращения*	42
ЧАСТЬ II. ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФУНКЦИЙ ОРГАНИЗМА	43
Глава 6. Общая физиология центральной нервной системы	45
6.1. Функции центральной нервной системы.....	45
6.2. Нервные клетки.....	45
6.2.1. Классификация нейронов.....	45
6.2.2. Особенности строения нейронов.....	46
6.3. Нейроглия.....	48
6.4. Синаптическая передача в центральной нервной системе.....	50
6.4.1. Функциональная анатомия синапсов центральной нервной системы.....	51
6.4.2. Классификация синапсов центральной нервной системы.....	51
6.4.3. Нейромедиаторы.....	52
6.4.4. Особенности синаптической передачи в центральной нервной системе.....	54
6.4.5. Синаптическое торможение.....	55
6.4.6. Пластичность синапсов.....	59
6.5. Рефлекторный принцип деятельности нервной системы.....	62
6.5.1. Рефлекс и принципы рефлекторной теории.....	62
6.5.2. Основы классификации рефлексов.....	64
6.5.3. Механизмы координации рефлексов.....	64
6.6. Нервные центры и их основные свойства.....	66
6.7. Система спинномозговой жидкости.....	68
6.7.1. Образование, движение и абсорбция спинномозговой жидкости.....	69
6.7.2. Давление спинномозговой жидкости.....	71



6.7.3. Барьеры между кровью и спинномозговой жидкостью, между кровью и тканью мозга	71
6.8. Развитие центральной нервной системы в онтогенезе	74
6.8.1. Созревание различных отделов центральной нервной системы	74
6.8.2. Рефлекторные реакции у детей	75
Заключительные замечания	78
Контрольные вопросы	79
Глава 7. Физиология спинного мозга	80
7.1. Общие морфофункциональные особенности строения спинного мозга	80
7.2. Клеточный состав спинного мозга, виды нейронов и волокон	81
7.3. Функции спинного мозга	82
7.4. Проприоцепторы	83
7.4.1. Нервно-мышечные веретена	83
7.4.2. Сухожильные органы Гольджи	84
7.4.3. Чувствительные нервные окончания в капсуле суставов	84
7.4.4. Статические и динамические ответы	85
7.5. Рефлексы растяжения	85
7.6. Функции гамма-петли	86
7.7. Клиническое значение рефлексов растяжения	87
7.8. Функции рецепторов Гольджи	88
7.9. Полисинаптические рефлексы	89
7.10. Вегетативные рефлексы спинного мозга	90
7.11. Проводящие пути спинного мозга	91
7.11.1. Восходящие пути	91
7.11.2. Нисходящие пути	91
7.11.3. Синдром Броун-Секара	92
7.12. Возрастные особенности рефлекторной и проводниковой функций спинного мозга	92
Заключительные замечания	93
Контрольные вопросы	93
Глава 8. Физиология ствола мозга	94
8.1. Задний мозг	94
8.1.1. Сегментарные центры заднего мозга	94
8.1.2. Надсегментарные центры заднего мозга	96
8.1.3. Проводниковые функции заднего мозга	96
8.1.4. Рефлекторные функции заднего мозга	97
8.2. Средний мозг	97
8.2.1. Сегментарные центры среднего мозга	97
8.2.2. Надсегментарные центры среднего мозга	98
8.2.3. Проводниковая функция среднего мозга	99
8.2.4. Рефлекторные функции среднего мозга	99
8.2.5. Децеребрационная ригидность и ее механизмы	101
8.3. Ретикулярная формация	103
8.3.1. Анатомические особенности ретикулярной формации	103
8.3.2. Функции ретикулярной формации	104
8.4. Возрастные особенности ствола мозга	106
Заключительные замечания	107
Контрольные вопросы	107

Глава 9. Физиология промежуточного мозга. Лимбическая система	108
9.1. Структура и функции таламуса	108
9.1.1. Специфические ядра таламуса	108
9.1.2. Ассоциативные ядра таламуса	109
9.1.3. Неспецифические ядра таламуса	110
9.2. Гипоталамус	110
9.2.1. Ядра гипоталамуса и их связи	110
9.2.2. Функции ядер гипоталамуса	112
9.3. Лимбическая система	114
9.3.1. Анатомические структуры лимбической системы	114
9.3.2. Гиппокамп	116
9.3.3. Миндалина	117
9.3.4. Функция лимбической коры	117
9.4. Возрастные особенности промежуточного мозга	118
Заключительные замечания	118
Контрольные вопросы	119
Глава 10. Мозжечок и базальные ганглии. Регуляция движений	120
10.1. Мозжечок	120
10.1.1. Функциональное деление мозжечка	120
10.1.2. Афферентные связи мозжечка	120
10.1.3. Эфферентные пути мозжечка	123
10.1.4. Строение и функции коры мозжечка	125
10.1.5. Функции мозжечка	126
10.1.6. Симптомы поражения мозжечка	126
10.2. Базальные ядра	129
10.2.1. Функции базальных ганглиев	129
10.2.2. Функциональные связи базальных ядер	130
10.2.3. Нарушения функции базальных ганглиев	130
10.3. Регуляция движений	133
10.3.1. Пирамидная система	133
10.3.2. Непирамидная (экстрапирамидная) система	134
10.3.3. Функции различных отделов головного мозга в регуляции движений	134
10.4. Возрастные особенности регуляции движений	137
Заключительные замечания	137
Контрольные вопросы	137
Глава 11. Кора больших полушарий	138
11.1. Общие принципы организации коры	138
11.1.1. Нейронный состав коры	139
11.1.2. Связи неокортекса	140
11.1.3. Слои коры больших полушарий	140
11.1.4. Колончатая организация зон коры	142
11.2. Принципы разделения коры на области	144
11.2.1. Взгляды на локализацию функций в коре	144
11.2.2. Функциональная топография новой коры	145
11.2.3. Специализация и доминирование полушарий	150
11.3. Эволюционное развитие неокортекса	152
11.4. Электрофизиологические корреляты активности и методы исследования коры головного мозга	153
11.4.1. Электрофизиологические особенности корковых нейронов	153
11.4.2. Электроэнцефалограмма	153
11.4.3. Вызванные потенциалы	155

11.4.4. Постоянные потенциалы коры головного мозга	156
11.4.5. Исследование структур и функций мозга с помощью анализа изображений	156
11.5. Возрастные особенности больших полушарий	158
11.5.1. Кора больших полушарий в онтогенезе	158
11.5.2. Электрические процессы в коре больших полушарий в онтогенезе	158
Заключительные замечания	159
Контрольные вопросы	160
Глава 12. Автономная нервная система	161
12.1. Части автономной нервной системы	161
12.2. Эмбриональный источник клеток автономной нервной системы	162
12.3. Обобщенное представление основных функций, контролируемых автономной нервной системой	162
12.4. Структура дуги автономного рефлекса	163
12.5. Чувствительное звено дуги автономного рефлекса	164
12.6. Ассоциативное (вставочное, преганглионарное) звено	166
12.7. Эфферентное звено	168
12.8. Синаптическая передача в автономной нервной системе	169
12.9. Принципиальное представление об эффекторных путях автономной нервной системы	172
12.10. Подразделение автономной нервной системы	174
12.11. Анатомические структуры	174
12.11.1. Симпатическая нервная система	174
12.11.2. Парасимпатическая нервная система	177
12.11.3. Метасимпатическая нервная система	178
12.12. Рефлекторные процессы, возникающие при раздражении рецепторов дуги висцерального рефлекса	181
12.12.1. Висцеро-висцеральный рефлекс	181
12.12.2. Висцеросоматический рефлекс	184
12.12.3. Висцеросенсорный рефлекс	184
12.13. Аксон-рефлекс	184
12.14. Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы	185
12.15. Мониторинг и управление деятельностью рабочего органа	185
12.16. Тоническая активность	187
12.17. Роль автономной нервной системы в деятельности эффекторных органов	188
12.18. Автономные центры регуляции висцеральных функций	191
12.19. Контроль деятельности висцеральных систем	192
12.19.1. Возрастные особенности автономной нервной системы	193
12.19.2. Оценка тонуса отделов автономной нервной системы в детском возрасте	195
Заключительные замечания	196
Контрольные вопросы	198
Глава 13. Физиология высшей нервной деятельности*	199
Глава 14. Общая физиология эндокринной системы	200
14.1. Основные понятия эндокринологии	200
14.1.1. Классификация гормонов	201
14.1.2. Свойства гормонов	201

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



14.1.3. Функции гормонов	202
14.1.4. Влияния гормонов на организм	202
14.1.5. Регуляция активности эндокринных желез	203
14.1.6. Методы исследования деятельности желез внутренней секреции	205
14.1.7. Образование гормонов	206
14.1.8. Транспорт и метаболизм гормонов	207
14.1.9. Механизм действия гормонов	207
14.2. Взаимодействие с мембранными рецепторами	208
14.2.1. Сигнальные пути цАМФ-зависимой протеинкиназы (протеинкиназы А)	208
14.2.2. Система гуанилатциклаза—цГМФ	211
14.2.3. Протеинкиназа С и связанные с ней сигнальные пути	212
14.2.4. Сигнальный путь арахидоновой кислоты	213
14.2.5. Система кальций—кальмодулин	214
14.2.6. Рецепторы с собственной ферментативной активностью (каталитические рецепторы)	214
14.2.7. Ras-подобные мономерные G-белки и опосредованные ими пути трансдукции	216
14.2.8. Взаимодействие с ядерными и цитоплазматическими рецепторами	218
14.3. Основные механизмы нарушения функционирования эндокринной системы	218
Заключительные замечания	219
Контрольные вопросы	220
Глава 15. Частная физиология эндокринной системы	221
15.1. Гормоны гипоталамуса	221
15.1.1. Киспептин — регуляторный пептид, контролирующий репродукцию	225
15.2. Гипофиз	226
15.2.1. Гормоны аденогипофиза	227
15.2.2. Гормоны задней доли гипофиза (нейрогипофиза)	236
15.2.3. Гормоны промежуточной доли	240
15.3. Гормоны щитовидной железы (тироксин, трийодтиронин)	240
15.4. Гормоны, регулирующие уровень кальция в плазме	245
15.4.1. Тиреокальцитонин	245
15.4.2. Паратгормон (паратиреоидный гормон, паратирин)	247
15.4.3. Влияния витамина D	248
15.4.4. Обмен минералов и костная ткань	249
15.5. Гормоны надпочечников	253
15.5.1. Минералокортикоиды (альдостерон, дезоксикортикостерон)	255
15.5.2. Глюкокортикоиды (кортизол, кортикостерон)	257
15.5.3. Половые гормоны	260
15.5.4. Гормоны мозгового вещества надпочечников (катехоламины)	260
15.5.5. Симпатoadреналовая система	262
15.5.6. Система гипоталамус—гипофиз—надпочечники	263
15.6. Гормоны островкового аппарата поджелудочной железы	265
15.6.1. Инсулин	265
15.6.2. Глюкагон	268
15.6.3. Соматостатин	269
15.6.4. Гомеостазис глюкозы	270
15.7. Половые гормоны	272
15.7.1. Мужские половые гормоны	273
15.7.2. Женские половые гормоны	274
15.7.3. Гормональная регуляция менструального цикла	277

15.8. Эпифиз	280
15.9. Плацента	282
15.10. Гормоны, вырабатываемые внутренними органами	282
15.10.1. Гормоны почек	282
15.10.2. Предсердный натрийуретический пептид	285
15.10.3. Другие регуляторные соединения	286
15.11. Возрастные особенности функции желез внутренней секреции	286
15.11.1. Гипофиз	287
15.11.2. Щитовидная железа	288
15.11.3. Паращитовидные железы	288
15.11.4. Надпочечники	288
15.11.5. Поджелудочная железа	289
15.11.6. Половые железы	289
15.11.7. Тимус	290
15.11.8. Эпифиз	290
Заключительные замечания	291
Контрольные вопросы	292
ЧАСТЬ III. СЕНСОРНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ	293
Глава 16. Основные понятия сенсорной физиологии.	295
16.1. Разделы сенсорной физиологии	295
16.2. Основные понятия сенсорной физиологии	296
16.3. Отделы анализаторов	298
16.4. Классификация рецепторов	299
16.5. Общие принципы строения анализаторов	301
16.6. Основные функции анализаторов	302
16.7. Механизмы возбуждения рецепторов	303
16.8. Свойства рецепторных потенциалов	305
16.9. Адаптация анализаторов	305
16.10. Общая субъективная сенсорная физиология	307
16.10.1. Краткая историческая справка	307
16.10.2. Основные характеристики ощущений	308
16.10.3. Интенсивность ощущения: абсолютные и дифференциальные пороги	309
Заключительные замечания	309
Контрольные вопросы	310
Глава 17. Соматическая и висцеральная чувствительность. Ноцицепция	311
17.1. Классификация соматических ощущений	311
17.2. Тактильная чувствительность	311
17.2.1. Тактильные рецепторы	312
17.2.2. Тактильное различие и передача сигналов	316
17.3. Проприоцептивное чувство	316
17.4. Температурная чувствительность	317
17.5. Висцеральная чувствительность	320
17.6. Пути передачи соматосенсорных сигналов	322
17.6.1. Система заднего столба	323
17.6.2. Система переднебокового канатика	323
17.6.3. Соматосенсорная кора	324
17.7. Ноцицептивная система	324
17.7.1. Компоненты боли	326
17.7.2. Оценка и выражение боли	327
17.7.3. Рецепция боли	328
17.7.4. Передача болевых сигналов	330

17.8. Система подавления боли	331
17.8.1. Теория воротного контроля боли	332
17.8.2. Нейромедиаторы антиноцицептивной системы	335
17.9. Патологическая боль	337
17.10. Отраженная боль	338
17.11. Висцеральная боль	339
17.12. Возрастные особенности соматосенсорного анализатора	339
Заключительные замечания	340
Контрольные вопросы	341
Глава 18. Слух и равновесие	342
18.1. Слуховая сенсорная система	342
18.1.1. Физические характеристики звуковых сигналов	343
18.1.2. Орган слуха	345
18.1.3. Улитка и кортиев орган	346
18.1.4. Проведение звука к улитке	350
18.1.5. Костная проводимость	351
18.1.6. Передача звуковых волн в улитке	352
18.1.7. Возбуждение волосковых клеток	352
18.1.8. Детектирование характеристик звука	355
18.1.9. Слуховые пути и центры	356
18.1.10. Определение направления звука	357
18.1.11. Патофизиология нарушения слуха	358
18.2. Пространственная ориентация	359
18.2.1. Вестибулярный аппарат	359
18.2.2. Вестибулярные волосковые клетки	361
18.2.3. Стимуляция полукружных каналов	362
18.2.4. Стимуляция маточки и мешочка	363
18.2.5. Проекционные пути вестибулярного аппарата	363
18.2.6. Нарушения вестибулярной системы	365
18.3. Возрастные особенности слуховой и вестибулярной сенсорной систем	365
18.3.1. Возрастные особенности слуховой сенсорной системы	365
18.3.2. Возрастные особенности вестибулярной сенсорной системы	366
Заключительные замечания	366
Контрольные вопросы	367
Глава 19. Зрение	368
19.1. Орган зрения	368
19.2. Оптика глаза	370
19.2.1. Основы физиологической оптики	370
19.2.2. Диоптрический аппарат глаза	371
19.2.3. Редуцированный глаз	372
19.2.4. Аккомодация	373
19.2.5. Оптические недостатки глаза и аномалии рефракции	375
19.2.6. Реакции зрачка	378
19.3. Восприятие пространства	379
19.3.1. Острота зрения	379
19.3.2. Поле зрения	381
19.3.3. Определение расстояния от глаза до объекта.	
Восприятие глубины	381
19.4. Роль движения глаз для зрения	384
19.5. Функции рецепторов и нейронов сетчатки	386
19.5.1. Анатомические и функциональные особенности сетчатки	386
19.5.2. Фоторецепторные клетки	387
19.5.3. Фототрансдукция	388

19.5.4. Ионные основы фоторецепторных потенциалов	391
19.5.5. Электрические ответы сетчатки	392
19.5.6. Нейронная организация сетчатки	393
19.5.7. Функциональные типы нейронов сетчатки	394
19.6. Нейрофизиология и психофизика восприятия света и темноты	398
19.6.1. Световая и темновая адаптация	398
19.6.2. Нейронные механизмы световой и темновой адаптации	399
19.7. Цветовое зрение	401
19.7.1. Теории цветового зрения	401
19.7.2. Нарушения цветового зрения	402
19.7.3. Оценка цветоразличительной способности глаза	403
19.8. Зрительные нервные пути и центры	403
19.8.1. Зрительная кора	404
19.8.2. Распознавание образов	405
19.9. Возрастные особенности зрительной сенсорной системы	407
Заключительные замечания	409
Контрольные вопросы	410
Глава 20. Обоняние и вкус	411
20.1. Обоняние	412
20.1.1. Обонятельная слизистая оболочка	412
20.1.2. Обонятельная рецепция	413
20.1.3. Адаптация	415
20.1.4. Восходящие пути и обонятельный мозг	415
20.1.5. Нарушения обоняния	418
20.2. Вкус	418
20.2.1. Рецепторы вкуса	418
20.2.2. Основные вкусы	419
20.2.3. Вкусовой порог и адаптация	420
20.2.4. Механизмы возбуждения вкусовых клеток	420
20.2.5. Проводящие пути вкусовой чувствительности	423
20.3. Возрастные особенности обоняния и вкуса	424
Заключительные замечания	425
Контрольные вопросы	426
ЧАСТЬ IV. ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ	427
Глава 21. Кровь	429
21.1. Функции крови	429
21.2. Состав, количество и физико-химические свойства крови	430
21.2.1. Объемы крови	430
21.2.2. Вязкость и относительная плотность крови	432
21.2.3. Осмотическое и онкотическое давление	433
21.2.4. Реакция крови и поддержание ее постоянства	434
21.3. Плазма крови	436
21.3.1. Белки плазмы крови	437
21.3.2. Вещества, транспортируемые плазмой крови	441
21.4. Клеточные элементы крови	442
21.4.1. Гемопоз	442
21.4.2. Эритроциты	445
21.4.3. Лейкоциты	450
21.4.4. Кровяные пластинки	460
21.5. Гемостаз	463
21.5.1. Этапы гемостаза	463
21.5.2. Гемостатические реакции тромбоцитов	463
21.5.3. Система гемостаза	466

21.6. Группы крови	474
21.6.1. Агглютинация	474
21.6.2. Группы крови системы АВ0	475
21.6.3. Система Rh	479
21.7. Возрастные особенности системы крови	481
Заключительные замечания	485
Контрольные вопросы	487
Глава 22. Кровообращение	488
22.1. Деятельность сердца	488
22.1.1. Общая физиология сердца	488
22.1.2. Строение сердца	490
22.1.3. Структура миокарда	492
22.1.4. Физиологические свойства сердечной мышцы	495
22.1.5. Внешние проявления деятельности сердца	507
22.1.6. Электрокардиография	511
22.1.7. Нагнетательная функция сердца	531
22.1.8. Регуляция сердечной деятельности	535
22.2. Физиология сосудистой системы	546
22.2.1. Основы гемодинамики	546
22.2.2. Морфофункциональная характеристика сосудистой системы	551
22.2.3. Артериальный отдел большого круга кровообращения	557
22.2.4. Венозный отдел большого круга кровообращения	567
22.2.5. Микроциркуляция	571
22.2.6. Измерение кровотока	579
22.2.7. Регуляция регионарного кровообращения	580
22.3. Общие принципы регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы	590
22.3.1. Основы физиологии нейрогенной (рефлекторной) регуляции деятельности и функциональных состояний сердца и сосудов	590
22.3.2. Сосудодвигательный центр	590
22.3.3. Рефлексогенные зоны	593
22.3.4. Классификация рефлексов системы кровообращения	598
22.4. Кровообращение в отдельных органах и его регуляция*	607
22.5. Кровообращение при различных физиологических и патологических состояниях*	607
22.6. Система кровообращения у детей	607
22.6.1. Система кровообращения плода и новорожденного	607
22.6.2. Особенности строения, положения и функции сердца у детей	607
22.6.3. Функциональные особенности детского сердца	608
22.6.4. Физические проявления деятельности сердца	609
22.6.5. Особенности сосудистой и лимфатической системы у детей	610
22.6.6. Артериальное давление в детском возрасте	611
22.6.7. Особенности регуляции сердечно-сосудистой системы у детей	611
Заключительные замечания	612
Контрольные вопросы	615
Глава 23. Дыхание	616
23.1. Внешнее дыхание	616
23.1.1. Функции дыхательной системы	616
23.1.2. Дыхательные движения	619



23.1.3. Дыхательные экскурсии грудной клетки	620
23.1.4. Метод измерения подвижности грудной клетки	622
23.1.5. Типы дыхания	622
23.1.6. Давление в дыхательном аппарате	623
23.1.7. Давление в плевральной полости (щели)	623
23.1.8. Эластическая тяга легких	624
23.1.9. Работа, совершаемая при дыхании*	629
23.1.10. Оценка функции внешнего дыхания	629
23.1.11. Вентиляция легких	634
23.2. Газообмен	636
23.2.1. Содержание газов в альвеолах	636
23.2.2. Диффузия газов	637
23.2.3. Альвеолярно-капиллярный барьер	638
23.2.4. Законы диффузии	638
23.2.5. Диффузионная способность легких	640
23.2.6. Соотношение вентиляции и перфузии легких	641
23.3. Транспорт газов кровью	644
23.3.1. Дыхательные пигменты	644
23.3.2. Формы гемоглобина	647
23.3.3. Содержание гемоглобина в крови	647
23.3.4. Метаболизм гемоглобина*	650
23.3.5. Транспорт кислорода	650
23.3.6. Транспорт углекислого газа	655
23.4. Регуляция дыхания	658
23.4.1. Центральные генез дыхательного ритма	658
23.4.2. Влияние химических факторов на дыхание	664
23.4.3. Рефлекторная регуляция дыхания	670
23.5. Патологические типы дыхания*	673
23.6. Искусственное дыхание*	673
23.7. Стимуляция дыхания при физической нагрузке*	673
23.8. Особенности дыхания у детей	674
23.8.1. Органы дыхания в антенатальном периоде	674
23.8.2. Первый вдох новорожденного	674
23.8.3. Развитие органов дыхания после рождения	676
23.8.4. Внешнее дыхание	677
23.8.5. Газообмен у детей	679
23.8.6. Содержание газов в крови	680
23.8.7. Регуляция дыхания	682
Заключительные замечания	682
Контрольные вопросы	684
Глава 24. Пищеварение	685
24.1. Общие представления о пищеварении	685
24.1.1. Типы пищеварения	686
24.1.2. Конвейерный принцип организации пищеварения	688
24.1.3. Пищеварительные функции пищеварительного тракта	693
24.1.4. Непищеварительные функции пищеварительного тракта	698
24.1.5. Методы изучения пищеварительных функций	701
24.1.6. Фазы секреции пищеварительных желез	704



24.2. Механизмы регуляции желудочно-кишечного тракта	705
24.2.1. Внутренняя и внешняя нервная регуляция	705
24.2.2. Аfferентная иннервация желудочно-кишечного тракта	707
24.2.3. Интерстициальные клетки Кахаля	708
24.2.4. Функциональный модуль метасимпатических узлов желудочно-кишечного тракта	709
24.2.5. Желудочно-кишечные рефлексy	711
24.2.6. Гормоны и пептиды желудочно-кишечного тракта	711
24.2.7. Кровоснабжение и функциональная активность пищеварительного тракта	716
24.3. Секреторная функция пищеварительного тракта	717
24.3.1. Основные механизмы секреции	717
24.3.2. Секреция в полости рта и в пищеводе	718
24.3.3. Секреторная функция желудка	721
24.3.4. Секреторная функция поджелудочной железы	731
24.3.5. Секреторная функция печени	738
24.3.6. Секреторная функция тонкой кишки	748
24.3.7. Секреторная функция толстой кишки	750
24.4. Переваривание пищи и всасывание	751
24.4.1. Гидролиз основных типов питательных веществ	752
24.4.2. Всасывание в пищеварительном тракте	755
24.5. Газы желудочно-кишечного тракта	764
24.6. Микрофлора пищеварительного тракта	765
24.7. Моторная функция пищеварительного тракта	767
24.7.1. Электрические свойства миоцитов	767
24.7.2. Виды моторики	768
24.7.3. «Голодный» мигрирующий моторный комплекс	769
24.7.4. Жевание	771
24.7.5. Глотание	772
24.7.6. Моторика желудка	774
24.7.7. Рвота	779
24.7.8. Моторная деятельность тонкой кишки	779
24.7.9. Моторика толстой кишки	782
24.7.10. Дефекация	783
24.8. Пищеварительная система у детей	785
24.8.1. Пищеварение в полости рта	785
24.8.2. Акт сосания	787
24.8.3. Акт глотания и жевания	787
24.8.4. Пищеварение в желудке	788
24.8.5. Возрастные особенности поджелудочной железы	789
24.8.6. Возрастные особенности функции печени	789
24.8.7. Пищеварение в тонкой кишке у детей	790
24.8.8. Пищеварение в толстой кишке у детей	790
Заключительные замечания	791
Контрольные вопросы	794
Глава 25. Метаболизм и терморегуляция	795
25.1. Обмен веществ	795
25.1.1. Обмен белков	796
25.1.2. Обмен липидов	799
25.1.3. Обмен углеводов	802
25.1.4. Обмен минеральных солей и воды	804
25.1.5. Витамины	806

25.2. Физиология питания	807
25.2.1. Калорийность пищевых продуктов	808
25.2.2. Усвоение и биологическая ценность питательных веществ	808
25.2.3. Нормы питания человека	808
25.2.4. Теория сбалансированного питания	811
25.3. Голод и насыщение	814
25.3.1. Факторы, регулирующие количество потребляемой пищи	814
25.3.2. Нейрогуморальная регуляция пищевого поведения	816
25.3.3. Влияние гастроинтестинальных гормональных факторов на пищевое поведение	818
25.3.4. Расстройства питания	819
25.4. Энергетический обмен	820
25.4.1. Основные понятия	820
25.4.2. Методы исследования энергообмена	821
25.4.3. Калорический эквивалент кислорода	822
25.4.4. Дыхательный коэффициент	823
25.4.5. Параметры обмена веществ в целом организме	824
25.4.6. Регуляция обмена энергии	829
25.5. Температура тела и ее регуляция	829
25.5.1. Общая характеристика системы терморегуляции	829
25.5.2. Температура тела человека	830
25.5.3. Теплопродукция	833
25.5.4. Теплоотдача	835
25.5.5. Регуляция температуры тела	837
25.5.6. Патофизиология терморегуляции	842
25.6. Обмен веществ и энергии в детском возрасте	845
25.6.1. Белковый обмен у детей	845
25.6.2. Углеводный обмен у детей	846
25.6.3. Жировой обмен у детей	847
25.6.4. Водно-солевой обмен у детей	847
25.6.5. Общий энергетический обмен у детей	848
25.6.6. Особенности терморегуляции у детей	849
Заключительные замечания	851
Контрольные вопросы	854
Глава 26. Физиология почек и мочевыделительной системы	855
26.1. Ренальные и экстраренальные пути экскреции	855
26.2. Основные механизмы функционирования почки	856
26.2.1. Функции почек	856
26.2.2. Строение почек и мочевыводящих путей	856
26.2.3. Кровоток в почках	858
26.2.4. Строение нефрона	859
26.2.5. Виды нефронов	862
26.3. Механизмы мочеобразования	863
26.4. Клубочковая фильтрация	865
26.4.1. Фильтрационный барьер	865
26.4.2. Состав первичной мочи	866
26.4.3. Скорость клубочковой фильтрации	867
26.4.4. Эффективное фильтрационное давление	867
26.4.5. Регуляция почечного кровотока и фильтрации	868
26.5. Методы исследования выделительной функции почек	870
26.6. Реабсорбция в канальцах нефрона	872
26.6.1. Общая характеристика	872
26.6.2. Локализация транспортных процессов	878
26.6.3. Регуляция реабсорбции	886

26.7. Особенности транспорта отдельных соединений	887
26.7.1. Транспорт воды и электролитов	887
26.7.2. Транспорт органических веществ	893
26.7.3. Секреция органических анионов и катионов	901
26.7.4. Почечные камни	902
26.8. Концентрирование и разведение мочи	904
26.8.1. Осмоляльность фильтрата в почечных канальцах	904
26.8.2. Условия для формирования концентрированной мочи	906
26.8.3. Противоточно-поворотный механизм	906
26.8.4. Роль мочевины в концентрировании мочи	908
26.9. Роль почек в регуляции кислотно-основного состояния	908
26.10. Осмо- и волюморегулирующая функция почек	911
26.11. Экскреторная функция почек	913
26.12. Метаболическая функция почек	913
26.13. Мочевыделительная система	914
26.13.1. Анатомо-физиологические особенности мочевыделительной системы	914
26.13.2. Мочеиспускание	915
26.14. Диализ и трансплантация почки	918
26.15. Возрастные особенности функции почек	919
26.15.1. Мочеобразовательная функция почек у детей	919
26.15.2. Состав и объем мочи. Мочевыведение	921
Заключительные замечания	922
Контрольные вопросы	923
Глава 27. Водный и электролитный баланс. Регуляция кислотно-основного равновесия*	924
Глава 28. Защитные системы организма*	924
ЧАСТЬ V. ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗРАСТНОГО РАЗВИТИЯ	925
Глава 29. Репродуктивная система	927
29.1. Анатомо-физиологические особенности половой системы мужчин и женщин	927
29.1.1. Половые железы	927
29.1.2. Мужские половые органы	928
29.1.3. Женские половые органы	930
29.2. Половая жизнь	933
29.2.1. Половое влечение	933
29.2.2. Возраст и частота половых сношений	934
29.3. Половой акт	935
29.3.1. Последовательность половых реакций у мужчин	935
29.3.2. Последовательность половых реакций у женщин	940
29.3.3. Половой цикл	943
29.4. Гормональная регуляция репродуктивной системы	944
29.5. Регуляция функции гонад у мужчин	945
29.5.1. Гонадолиберин и гонадотропные гормоны	945
29.5.2. Действие андрогенов	945
29.5.3. Сперматогенез	947
29.5.4. Сперматозоиды и сперма	948

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



29.6. Овариальный и менструальный циклы у женщин	950
29.6.1. Гормональная регуляция женской половой системы	950
29.6.2. Овогенез	950
29.6.3. Менструальный цикл	953
29.7. Предупреждение оплодотворения	956
29.8. Экстракорпоральное оплодотворение	959
29.9. Половое созревание и менопауза	959
29.9.1. Формирование гонад в пренатальном периоде	959
29.9.2. Половое созревание	961
29.9.3. Менопауза	965
Заключительные замечания	967
Контрольные вопросы	969
Глава 30. Беременность, роды и лактация	970
30.1. Оплодотворение	970
30.1.1. Передвижение гамет	971
30.1.2. Механизмы оплодотворения	972
30.2. Начальный период развития	973
30.2.1. Прозембрион (концептус)	973
30.2.2. Имплантация	975
30.2.3. Взаимодействия между эндометрием и бластоцистой	977
30.3. Эмбриональный период	977
30.3.1. Провизорные органы	978
30.3.2. Система мать—плод	980
30.3.3. Плацента	980
30.4. Развитие плода	984
30.4.1. Гемодинамика плода	984
30.4.2. Развитие дыхательной системы	985
30.4.3. Метаболизм плода	986
30.4.4. Пищеварительная система плода	986
30.4.5. Мочевыделительная система плода	987
30.4.6. Развитие нервной системы	987
30.4.7. Иммунная система плода	988
30.4.8. Эндокринная система плода	988
30.5. Организм женщины при беременности	989
30.5.1. Масса тела	989
30.5.2. Сердечно-сосудистая система	989
30.5.3. Кровь	991
30.5.4. Дыхательная система	992
30.5.5. Почки и мочевыводящие пути	993
30.5.6. Пищеварительная система	993
30.5.7. Эндокринная система	994
30.5.8. Иммунная система	994
30.5.9. Костно-мышечная система и кожа	994
30.5.10. Питание	995
30.6. Роды	996
30.6.1. Факторы, влияющие на прохождение плода через малый таз	997
30.6.2. Механизмы и регуляция родов	997
30.7. Послеродовой период	999
30.8. Молочные железы и лактация	1000
30.8.1. Развитие молочной железы	1000
30.8.2. Молочная железа репродуктивного возраста	1001
30.8.3. Лактирующая молочная железа	1002

30.9. Физиология новорожденного	1005
30.9.1. Дыхание	1006
30.9.2. Система кровообращения	1006
30.9.3. Почка новорожденного	1007
30.9.4. Масса тела и обмен веществ	1007
30.9.5. Теплопродукция	1008
30.9.6. Питание и функции желудочно-кишечного тракта	1008
30.9.7. Иммунная система	1009
Заключительные замечания	1009
Контрольные вопросы	1011
Глава 31. Физиология старения*	1012
ЧАСТЬ VI. АДАПТАЦИЯ ОРГАНИЗМА К ДЕЙСТВИЮ ФИЗИЧЕСКИХ НАГРУЗОК И ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ	1013
Глава 32. Физиология физической нагрузки	1015
32.1. Понятие о нагрузке, работе и напряжении	1015
32.2. Типы работы	1015
32.3. Оценка мышечной активности	1016
32.3.1. Сила, мощность и выносливость мышц	1016
32.3.2. Метаболические системы во время физической деятельности	1017
32.3.3. Восстановление мышечных метаболических систем после физической деятельности	1019
32.4. Реакции сердечно-сосудистой системы на физическую нагрузку	1020
32.4.1. Сердечно-сосудистая система в условиях динамической нагрузки	1020
32.4.2. Реакции сердечно-сосудистой системы на изометрическую нагрузку	1022
32.4.3. Реакции сердца и сосудов на разовые и постоянные мышечные нагрузки	1022
32.5. Дыхание и физическая нагрузка	1023
32.6. Действие физической тренировки на липиды крови	1024
32.7. Работа и водно-электролитный баланс	1025
32.8. Физическая нагрузка и гомеостазис кальция	1025
32.9. Физическая нагрузка и пищеварение	1026
32.10. Терморегуляция при динамической работе	1026
32.11. Гормональная регуляция во время динамической работы	1027
32.12. Пределы работоспособности	1028
32.13. Утомление и истощение	1030
32.13.1. Утомление и восстановление	1030
32.13.2. Физическое утомление	1031
32.13.3. Нервно-психическое утомление	1032
32.13.4. Перегрузки и истощение	1033
32.13.5. Обратная связь и регуляция при выполнении работы	1034
32.14. Адаптивные процессы при тренировке	1035
32.14.1. Влияние спортивных тренировок на мышцы и их производительность	1036
32.14.2. Влияние тренировок на сердечно-сосудистую систему	1037
32.14.3. Влияние тренировки на дыхательную систему	1038
Заклучительные замечания	1038
Контрольные вопросы	1039

* Материал опубликован в электронной версии учебника по ссылке:
<http://www.studmedlib.ru/ru/book/ISBN9785970445938.html>



Глава 33. Физиология экстремальных состояний	1040
33.1. Функционирование организма при подъеме на большие высоты	1040
33.1.1. Кислородная недостаточность	1040
33.1.2. Высотная болезнь	1041
33.1.3. Кратковременная адаптация к большой высоте	1044
33.1.4. Акклиматизация к большой высоте	1045
33.2. Авиа- и космические полеты	1048
33.2.1. Влияние сил ускорения на организм в авиационной и космической физиологии	1048
33.3. Космическая физиология	1052
33.3.1. Силы ускорения в космическом полете	1052
33.3.2. Искусственный климат в герметичном космическом корабле	1052
33.3.3. Невесомость в космосе	1053
33.3.4. Детренированность сердечно-сосудистой, мышечной и костной систем при длительном действии невесомости	1054
33.3.5. Воздействие на систему крови	1054
33.4. Физиология подводных погружений	1055
33.4.1. Подводное погружение без специального снаряжения	1056
33.4.2. Погружение на глубину с аппаратами	1058
33.4.3. Ориентация под водой	1061
33.4.4. Специфические физиологические проблемы в подводных лодках	1061
33.5. Адаптация к действию низкой температуры	1062
33.5.1. Кровообращение при низких внешних температурах	1063
33.5.2. Дыхание в условиях низких температур	1063
33.5.3. Изменения системы крови под воздействием холода	1064
33.5.4. Пребывание в холодной воде	1065
33.6. Адаптация к действию высокой температуры	1066
33.6.1. Кровообращение при воздействии высоких температур	1066
33.6.2. Дыхание при высоких температурах	1068
33.6.3. Изменения системы крови под влиянием повышенных температур	1069
Заключительные замечания	1070
Контрольные вопросы	1071
Список литературы	1072
Предметный указатель	1075

Глава 1

ФИЗИОЛОГИЯ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ

Физиология — наука, которая изучает принципы деятельности, то есть функционирование живых организмов и их структурно-функциональных компонентов (систем органов, отдельных органов, тканей, клеток и их субъединиц). Помимо того, физиология рассматривает взаимодействие живых организмов и их компонентов с окружающей средой.

Физиологическая функция — специфическое проявление жизнедеятельности организма или его частей, имеющее приспособительное значение.

Физиологическая система — термин, определяющий условную живую биологическую систему на любом уровне организации материи, начиная с клеточного уровня и включая его.

Физиология всегда развивалась вместе с медициной. Цели и задачи нормальной физиологии человека (медицинской физиологии) ориентированы прежде всего на его здоровье.

Медицинская физиология — фундамент современной медицины — изучает функции организма человека во взаимодействии с окружающей средой. Все системы организма взаимосвязаны, а их функции дополняют друг друга. Жизнедеятельность целого организма определяется функциями систем отдельных органов, которые зависят от того, как работают клетки, входящие в их состав. В свою очередь, активность клеток определяется взаимодействием между субклеточными структурами и неисчислимым количеством внутриклеточных молекул. Таким образом, **медицинская физиология**, изучая организм как единое целое, **приходит к интегрированному пониманию процессов, происходящих на уровне молекул, клеток и органов.**

1.1. ОСНОВНЫЕ РАЗДЕЛЫ СОВРЕМЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ

В связи с углублением и специализацией современных научных знаний физиологию подразделяют на ряд отдельных, но взаимосвязанных направлений — общую, частную и прикладную физиологию.

В **общую физиологию** включают сведения, касающиеся природы основных жизненных процессов, общих проявлений жизнедеятельности, таких как метаболизм органов и тканей, свойства биологических мембран и отдельных клеток, общие закономерности реагирования организма и его структур на воздействие среды — раздражимость, возбудимость, процессы возбуждения и торможения. Сюда же относят особенности жизнедеятельности, обусловленные

уровнем структурной организации, разными условиями существования и целым рядом других причин. Следовательно, общая физиология рассматривает явления, которые отличают живое от неживого. Следует признать, что в настоящее время общая физиология постепенно вытесняется более специализированными направлениями.

Частная физиология исследует свойства отдельных клеток, тканей (мышечной, нервной и др.), органов (печени, почек, сердца и пр.), закономерности объединения их в системы (пищеварения, кровообращения, дыхания), а также физиологию отдельных классов, групп и видов животных. Наиболее молодыми областями физиологии являются физиологическая генетика, или геномика, которая изучает связь физиологических функций с экспрессией тех или иных генов, и молекулярная физиология, которая изучает значение и роль различных молекул и их комплексов в деятельности физиологических систем.

Прикладная физиология изучает закономерности проявлений деятельности организма в связи со специальными задачами и условиями.

В этом отношении к числу наиболее актуальных для медицины относят *клиническую физиологию*, изучающую причины возникновения отклонений физиологических функций от их нормативных значений. Здесь также следует упомянуть *физиологию труда*, *физиологию спорта*, *физиологию питания*. *Физиология подводного плавания*, *авиационная* и *космическая физиология* изучают ряд специальных проблем, возникающих в результате пребывания организма при измененном барометрическом давлении, перегрузках, условиях, не встречающихся на земле (невесомость). Влияния, оказываемые на организм внешней средой, и связанные с ними особенности физиологических процессов у разных видов животных в зависимости от условий существования изучает по преимуществу *экологическая физиология*. Следует упомянуть о *сравнительной физиологии* — науке, которая рассматривает функции отдельных органов и систем у самых разных организмов от типов до подвидов, выявляя общие принципы и закономерности их функциональной организации. Помимо перечисленного, существуют такие разделы, как *эволюционная физиология*, *физиология адаптации*. Этот список можно продолжать практически до бесконечности.

Физиологию принято также условно подразделять на две ветви — *нормальную* и *патологическую*. Первая является фундаментальной базой практически всех медицинских и ветеринарных дисциплин. Несомненно, без знания показателей нормального течения функциональных процессов нельзя лечить больного. Патологическая физиология (патофизиология) рассматривает измененные функции больного организма, выясняет общие закономерности возникновения, развития и течения патологических процессов в организме, процессы компенсации и адаптации функций при заболеваниях, а также механизмы выздоровления и реабилитации.

1.2. МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Физиология — сугубо экспериментальная наука, так как основным методом познания механизмов и закономерностей в ней является *эксперимент*, позволяющий не только ответить на вопрос, что происходит в организме, но и выяс-

нить, как и почему происходит тот или иной физиологический процесс, как он возникает, какими механизмами поддерживается и управляется. В зависимости от того, какую цель преследует эксперимент, ему соответствует и определенный характер методических приемов. Именно поэтому большое значение имеет понимание методологических подходов физиологии. Остановимся на них подробнее.

На ранних этапах развития физиологической науки при изучении функций и значения того или иного органа возник *метод наблюдения* (успешно применяющийся, надо сказать, и в настоящее время). Основной задачей наблюдения было тщательное слежение за работой того или иного физиологического механизма или за отклонениями в его работе при случайно возникших повреждениях (например, этому посвящены работы античных врачей в описании работы внутренних органов). Однако с течением времени простого наблюдения оказалось недостаточно, и все чаще возникала необходимость активного вмешательства в протекание естественных физиологических процессов. По-видимому, именно так возник *метод эксперимента* — метод, базирующийся на активном, дозированном, направленном вмешательстве в протекание физиологических процессов. За время развития физиологии этот метод изучения функций прошел длительное развитие и становление. В результате появились разнообразнейшие методики, возникновение которых было тесно связано с процессом накопления физиологических знаний и с развитием техники. Здесь можно упомянуть об удалении или повреждении частей организма (*метод экстирпации или повреждения*). В иных случаях изучаемый орган не удаляют, а пересаживают в том же организме на новое место или переносят в другой организм (*метод трансплантации*). Такой подход оказался особенно результативным при изучении функций эндокринных желез. Затем стали бурно развиваться *биохимические методы*, в основе которых лежит изучение химических процессов, происходящих в организме. В настоящее время активно развивается *электрофизиологический метод* (например, электрокардиография, электроэнцефалография, а также регистрация электрической активности с использованием электродов — электростимуляция). Широко применяются *клинические методы*, а также такие методы, как *компьютерная томография* (КТ) — рентгеновская, ядерно-магнитно-резонансная и позитронно-эмиссионная. И, наконец, группа *генетических методов*, например, манипуляции генетическим материалом здоровых организмов, анализ наследственных заболеваний и причин их возникновения. Перечень различных методов изучения функций организма можно продолжать достаточно долго.

Существует разделение методик (в физиологии и в клинических исследованиях) на инвазивные и неинвазивные. **Инвазивные** — методики исследования функций физиологической системы, которые сопровождаются ее частичным повреждением (например, взятие пробы крови или ликвора). **Неинвазивными** именуют методики, при которых не происходит повреждения или нарушения целостности физиологической системы (например, электрокардиография или электроэнцефалография).

Исследовательские методы также разделяют на **клинические**, или исследования человека (применяются в клинической работе врача и достаточно

ограничены по своим возможностям, например, электрокардиография, электроэнцефалография), и **экспериментальные**, или эксперименты на животных. В свою очередь экспериментальные методы можно классифицировать по форме проведения физиологического эксперимента на острые и хронические.

Острый эксперимент обычно непродолжителен. В этом случае наркотизированное и обездвиженное животное вскрывают для проведения искусственной изоляции органов и тканей, иссечения и стимуляции различных нервов, регистрации электрических потенциалов, введения лекарственных препаратов и т.д.

Хронический эксперимент требует специальной подготовки в виде определенно направленных хирургических операций и использования животного в опыте только после того, как оно оправится от хирургического вмешательства. В хроническом эксперименте применяют такие методические приемы, как наложение фистул, пересадки различных органов, вживление электродов и т.д. Следует также заметить, что лишь в условиях хронического эксперимента возможно изучение сложных форм поведения с использованием метода условных рефлексов, различных инструментальных методик, телестимуляции и телеметрии.

1.3. ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВОГО ОРГАНИЗМА (ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ)

Принято считать, что живой организм (или физиологическая система) — это относительно автономная, самостоятельно функционирующая, саморегулирующаяся система, реагирующая как единое целое на изменение среды. Известны основные свойства живых систем: метаболизм, рост и развитие, способность к размножению, целостность и дискретность, раздражимость и возбудимость, гомеостазис и др. Однако на некоторых из них следует остановиться и рассмотреть подробнее.

Основным проявлением жизнедеятельности живых организмов служит **метаболизм** (то есть совокупность процессов обмена веществ и энергии), так как любой организм является открытой термодинамической системой. Например, для живого организма характерны питание, пищеварение, дыхание, выделение. К важным признакам живых организмов относится **гомеостазис** — способность к поддержанию динамического постоянства внутренней среды (например, ее химических и физико-химических свойств). Следствием этого является наличие границ норм или основных биологических констант. В определенных пределах поддерживается температура тела, pH, артериальное давление (АД), содержание электролитов, частота сердечных сокращений (ЧСС) и частота дыхательных движений (ЧДД). Состояние постоянства не является абсолютным.

1.4. РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИЙ

Регуляцию многообразных функций осуществляет автоматический контроль параметров жизненно важных состояний внутренней среды организма (гомеостазис), а разнообразные задачи контроля и управления взаимодейст-

нием систем органов, а также приспособления к внешней среде организма человека реализуют нервная и эндокринная системы.

Гомеостазис — поддержание и контроль параметров жизненно важных функций внутренней среды организма — относится и к организму в целом, и к межклеточному пространству, и к клеткам. Примеры гомеостатического контроля:

- ▶ на уровне организма — АД, базальная температура тела, объем циркулирующей крови и множество других параметров;
- ▶ на уровне межклеточного пространства (на примере плазмы крови) — содержание кислорода, углекислоты, глюкозы, ионов K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , H^+ и множество других;
- ▶ на уровне клеток — объем клеток и их органоидов, концентрация ионов (например, K^+ , Na^+ и Ca^{2+}), макроэргических соединений (например, аденозинтрифосфорная кислота).

Нервная система. Ее основные отделы: сенсорный (воспринимающий), центральная нервная система (ЦНС; интегрирующий) и моторный (исполнительный). Воспринимающий отдел определяет состояние организма и реагирует на изменения внешней и внутренней среды. Головной мозг накапливает информацию, хранит ее, создает программы деятельности, определяет реакции в ответ на сенсорные сигналы. Спинной мозг, получая сенсорную информацию и сигналы из головного мозга, включает в действие мышечную систему. Специальный отдел нервной системы — автономная (вегетативная) нервная система (АНС) — действует на подсознательном уровне, контролируя функции внутренних органов.

Эндокринная система состоит из желез внутренней секреции, выделяющих химические вещества, называемые **гормонами**. Гормоны поступают во внеклеточную жидкость всех участков тела, помогая регулировать клеточные функции. Так, йодсодержащие гормоны щитовидной железы ускоряют метаболизм, гормон поджелудочной железы — инсулин — контролирует обмен глюкозы.

Таким образом, существуют три основных механизма регуляции функций организма:

- ▶ *нервный* механизм характеризуется меньшим латентным периодом, большей скоростью, локальностью ответа;
- ▶ *гуморальный* механизм опосредован за счет циркуляции в крови определенных химических соединений, характеризуется большим латентным периодом, меньшей скоростью и генерализованным ответом;
- ▶ *смешанный* (нейрогуморальный).

1.5. ПРИНЦИПЫ РАБОТЫ РЕГУЛЯТОРНЫХ СИСТЕМ

Обратная связь — основной принцип работы управляющих систем, который подкрепляется множественностью и избыточностью регуляторных контуров и их иерархичностью, что создает возможности для адаптации организма к постоянно меняющимся условиям существования.

С позиций кибернетики выделяют регуляцию по типу *отрицательной* и *положительной* обратной связи.

Отрицательная обратная связь — явление, при котором отклонение системы от состояния равновесия приводит к возврату ее в исходное состояние (например, повышение концентрации ионов натрия внутри клетки приводит к активации насосного механизма, удаляющего из клетки избыток этих ионов, что способствует уменьшению концентрации натрия во внутриклеточной среде). Следовательно, отрицательная обратная связь поддерживает и постоянно контролирует стабильное и устойчивое состояние биологической системы.

В отличие от отрицательной обратной связи, **положительная обратная связь** усиливает влияние действующей причины и во многих случаях не только не приводит к стабилизации физиологической функции, но, напротив, усиливает эффект.

Множественность регуляторных контуров. Одиночных регулирующих контуров отрицательной обратной связи в живых структурах не существует — практически всегда имеются комплексы взаимодействующих петель обратной связи внутри одиночной клетки, внутри органа или системы органов и на уровне организма. Например, инсулин понижает концентрацию глюкозы в плазме крови, в то время как адреналин и кортизол оказывают противоположный эффект.

Избыточность гомеостатического регулирования зависит от важности жизненного параметра: чем более важен жизненный показатель, тем больше систем в организме используется для его регуляции. Конечным результатом деятельности многих гомеостатических систем, контролирующих жизненные показатели, является постоянство параметров внутренней среды организма.

Иерархия. Среди различных регуляторных контуров наблюдается иерархичность. Например, гипоталамус контролирует эндокринные функции клеток передней доли гипофиза, аденокортикотропный гормон (АКТГ) которой в свою очередь контролирует функцию коры надпочечников, а выделяемый последней кортизол принимает участие в поддержании (в дополнение к инсулину) концентрации глюкозы в крови.

Приоритеты. Поддержание постоянства внутренней среды — более важная задача, чем интересы клетки, группы клеток или отдельного органа. Так, во время мышечной работы образуется избыточное тепло, при этом температура тела поддерживается за счет усиленного потоотделения и потерь тепла с испаряющимся потом. Однако образование и выделение пота однозначно уменьшают объем крови. Поскольку для организма объем крови — более важный жизненный показатель, чем поддержание температуры тела, то в какой-то критический момент системы, регулирующие объем крови, сигнализируют контролирующим температуру тела системам о необходимости уменьшить потообразование. Если индивидуум прекратит работу, то это значит, что физиологический сигнал опасности сыграл свою защитную роль. Если работа будет продолжаться, результатом может быть тяжелое нарушение функций сердца.

Приспособление организма к меняющимся условиям среды зависит от его способности изменять величину и характер ответов. Гибкость и подвижность контуров систем обратной связи является механизмом для многих форм физиологической адаптации.

1.6. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ

Первые элементарные представления о жизнедеятельности организма человека и животных были сделаны еще на заре развития цивилизации, в Древнем Китае, Индии, Греции и Риме. Наряду с отдельными правильными соображениями в них, однако, было много фантастических допущений и заблуждений. Научного исследования организма в древности не существовало, хотя и были попытки проведения экспериментов на животных. *Гиппократ* (460—377 гг. до н.э.) представлял человеческий организм в виде единства жидких сред и психического склада личности. *Гален* (ок. 130 — ок. 200 н.э.) в классическом труде «О частях человеческого тела» дал первое анатомо-физиологическое описание целостного организма, ввел в медицину вивисекционные эксперименты на животных и показал, что анатомия и физиология — основа научной диагностики, лечения и профилактики. Гален обобщил представления античной медицины в виде единого учения, оказавшего большое влияние на развитие естествознания вплоть до XV—XVI вв., и уже в Средние века господствовали представления, основанные на его постулатах. В Средневековье попытки познать природу, в том числе изучать строение и функции организма человека, жестоко преследовались церковью.

В эпоху Возрождения анатомо-физиологические и естественно-научные исследования, произведенные Везалием, Серветом, Фабрицием, Фаллопием, Галилеем и другими, подготовили почву для будущих открытий в области физиологии. Успехи анатомии предшествовали успехам физиологии, так как понимание строения организма, структуры его органов является необходимой предпосылкой к изучению функций. Проведенные в XVI столетии исследования основоположника анатомии *Везалия*, а также *Сервета*, *Коломбо*, *Фаллопия* и других анатомов послужили основой для физиологических открытий, в частности в области кровообращения. И в дальнейшем достижения физиологии, в особенности в первый период ее развития как науки (в XVII—XVIII вв.), неотделимы от успехов анатомии.

Физиология как наука, применяющая экспериментальный метод исследования, ведет свое начало с работы английского врача, анатома и физиолога *Вильяма Гарвея* (1578—1657), который математически рассчитал и экспериментально обосновал теорию кровообращения. Огромное значение для развития физиологии имело открытие рефлекса французским философом *Рене Декартом* (1596—1650) в первой половине XVII столетия. Декарт полагал, что при воздействии раздражения на орган чувств натягиваются нервные нити, идущие к мозгу, и открывают расположенные на внутренней поверхности мозга отверстия, через которые выходят находящиеся в мозговых желудочках «животные духи». Последние, подобно частицам пламени, проходят по нервам и втекают в мышцы, вызывая их сокращение. Декарт считал, что некоторые реакции человека, например отдергивание ноги от огня, происходят соответственно описанному им механизму. Произвольные же движения человека зависят, по Декарту, от наличия в теле души, которая имеет свое местопребывание в верхнем мозговом придатке — эпифизе. Хотя взгляды Декарта на природу реакций организма в ответ на раздражение теперь кажутся наивными, однако нельзя

не признать, что этим ученым XVIII столетия было дано описание рефлекторного акта и пути, по которому проходит нервный импульс при рефлексе. Что же касается самого термина «рефлекс», то он был введен в конце XVIII в. чешским ученым *Прохаской*.

В XVII–XVIII вв. делались попытки внедрить в физиологию физические методы исследования и объяснить явления, происходящие в организме, законами механики, физики и химии. Из исследований того периода, связанных с механикой, физикой и химией, наибольшее значение для физиологии имели работы Борелли в области механики дыхательных движений и гидродинамики; Шейнера, рассматривавшего глаз с точки зрения оптики; *Реомюра* и *Спалланцани*, занимавшихся исследованиями химизма пищеварения; *Лавуазье*, заложившего научные основы представлений о процессах дыхания и производившего вместе с *Лапласом* первые измерения энергетических затрат организма. Большую роль в развитии физиологии сыграл швейцарский естествоиспытатель, врач и поэт *Альбрехт Галлер* (1708–1777), который пытался уяснить сущность процесса дыхания в легких, установил три свойства мышечных волокон (упругость, сократимость, раздражимость), определил зависимость силы сокращения от величины стимула и впервые подробно исследовал явления возбудимости и чувствительности. Выдающимся достижением XVIII в. явилось открытие электрических явлений («живого электричества») в 1791 г. итальянским анатомом и физиологом *Луиджи Гальвани* (1737–1798), что положило начало электрофизиологии.

Исключительно важными для физиологии были оцененные позднее открытия и взгляды великого русского естествоиспытателя *М.В. Ломоносова* (1711–1765), намного опередившего воззрения своей эпохи. Ломоносов в 1748 г. сформулировал закон сохранения вещества и движения, который в XIX столетии лег в основу важнейших физиологических исследований обмена веществ и превращения энергии в организме. Ученый убежденно и убедительно доказывал значение физики и в особенности химии для физиологии.

В XVII–XVIII столетиях господствовал метафизический образ мышления: идея развития была чужда науке, и все явления природы рассматривались как постоянные и неизменные. Метафизичность науки нашла отражение в механических представлениях, царивших в то время, и в идеалистических, виталистических концепциях, расцветших к концу XVIII столетия. Эти идеи наложили глубокий отпечаток на изучение физиологических проблем.

В XIX в. физиология полностью отделилась от анатомии и гистологии, стала совершенно самостоятельной наукой, и в ней были достигнуты грандиозные успехи. Это происходило одновременно с бурным ростом естествознания, обретением фундаментальных знаний о природе: открытием закона сохранения энергии, клеточного строения организмов, формированием основ учения об эволюции жизни на Земле. Особое значение в развитии физиологии сыграли новые методические подходы и изобретения выдающихся физиологов той поры.

Во второй половине XIX столетия благодаря работам химиков было изучено количество тепла, освобождаемого при сжигании вне организма основных питательных веществ, иначе говоря, их калорическая ценность. Одновременно

физиологами были разработаны способы, дающие возможность учета количества энергии, освобождаемой организмом в покое и при работе разной тяжести (методы прямой и непрямой калориметрии — *М. Рубнер, В.В. Пашутин, А.А. Лихачев*).

Наряду с методами исследования термодинамических и энергетических явлений большую роль в физиологии сыграли и другие физические методы, разработанные в XIX в. для изучения функций живых существ. Значительные результаты были получены благодаря созданию методики электрического раздражения и графической регистрации деятельности органов с помощью специальных приборов: кимографа, миографа, сфигмографа и др. (*Э.Г. Дюбуа-Реймон, К. Людвиг, И.М. Сеченов, Э.-Ж. Марей, А. Мосссо*).

Конец XIX и начало XX в. — период определяющих успехов в области физиологии нервов и мышц как возбудимых тканей (*Э.Г. Дюбуа-Реймон, Э.Ф. Пфлюгер, Р. Гейденгайн, Ю. Бернштейн, Г.Л. Гельмгольц*). Физические методы исследования оказали огромную помощь при изучении органов чувств и условий восприятия внешнего мира. В этой области в XIX столетии было установлено много важнейших фактов, в особенности из физиологии зрения и слуха. Гельмгольцем было измерено даже такое быстро протекающее явление, как распространение возбуждения по нерву.

Нервизм — прогрессивное, материалистическое направление, разработанное в XIX в. главным образом русскими физиологами и клиницистами — *И.М. Сеченовым, И.П. Павловым, С.П. Боткиным, А.А. Остроумовым, В.М. Бехтеревым* и др. Нервизм исходит из представления о целостности организма и о подчиненности частей целому через посредство нервной системы. У человека и у животных, обладающих ЦНС, она регулирует и согласовывает функции всего организма, приспособливает жизнедеятельность его как целого к условиям существования.

Изучение нервной регуляции явилось одним из самых крупных достижений физиологии XIX столетия. Трудami многих ученых (*Ф. Мажанди и К. Бернар* во Франции, *К. Людвиг, Р. Гейденгайн, братья Эрнест, Вильгельм и Эдуард Веберы* в Германии, *А.П. Вальтер, Ф.В. Овсянников, И.Ф. Цион, Н.А. Миславский, И.П. Павлов* в России, *У. Гаскелл и Д.Н. Ленгли* в Англии и др.) с помощью методик электрического и химического раздражения и перерезки различных нервов установлен нервный механизм регуляции функции внутренних органов. В XIX в. были высказаны и экспериментально обоснованы представления о трофической функции нервной системы, то есть о ее влиянии на процессы обмена веществ органов, тканей и клеток, иначе говоря, их трофику. Была создана рефлекторная теория нервной деятельности. Были изучены спинномозговые рефлексы и проведен анализ рефлекторной дуги: *Ч. Беллом, Ф. Мажанди и И. Мюллером* обнаружено распределение центробежных и центростремительных волокон в спинномозговых корешках (закон Мажанди).

Выдающееся значение имели труды *И.М. Сеченова* (1829–1905). Наибольшую славу русской науке принесло открытие (1862) торможения в ЦНС. Тем самым создавались условия для нового этапа разработки рефлекторной теории, определившей дальнейший ход развития учения о функции ЦНС. Опубликование Сеченовым в 1863 г. гениального произведения «Рефлексы

головного мозга» впервые ввело физиологические основы в понимание психической деятельности. В этой книге он утверждал, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы. Тем самым был нанесен решительный удар по идеалистическим представлениям о работе мозга и заложена основа для разработанной в дальнейшем И.П. Павловым физиологии высшей нервной деятельности. Сеченовым был обоснован также новый взгляд, согласно которому физическое и психическое начала в человеке рассматриваются в единстве. Кроме того, он доказал, что психика детерминруется внешними условиями и зависит от воздействий внешних факторов. Деятельность Сеченова относится к тому периоду физиологии, который принято называть классическим. Именно тогда были очерчены проблемы, имеющие широкое значение и остающиеся до сих пор принципиально важными.

Н.Е. Введенский (1852–1922) — преемник Сеченова на кафедре физиологии Императорского Санкт-Петербургского университета — внес значительный вклад в развитие физиологии возбудимых тканей и нервной системы в целом. Изучая явления тетануса, показал способность мионеврального синапса трансформировать импульсы и на этой основе открыл явления оптимума и пессимума (1886). Введенский ввел понятие лабильности и создал учение о парабииозе. Дальнейшее развитие физиологии возбудимых тканей связано с работами *А.А. Ухтомского*, *Б.Ф. Верига*, *В.Ю. Чаговца*, *Д.Н. Насонова* и других ученых.

Во второй половине XIX столетия было начато изучение функционального значения различных отделов ЦНС, для чего применяли методики раздражения и удаления определенных участков головного или спинного мозга (исследования *Г. Фритша* и *Э. Гитцига*, *Ф. Гольца*, *Г. Мунка*, *В.М. Бехтерева*, *Л. Лючиани*).

Большое значение для развития физиологии в XIX в. имела разработка хирургической методики физиологического эксперимента, то есть методики оперативного вмешательства, позволяющей осуществлять в относительно нормальных физиологических условиях длительное наблюдение за функциями различных органов.

В XX столетии начался новый этап в развитии физиологии, характерной чертой которого был переход от узкоаналитического к широкому синтетическому пониманию жизненных процессов. На развитие отечественной и мировой физиологии огромное влияние оказали работы *И.П. Павлова* — выдающегося представителя естествознания, создателя учения о *высшей нервной деятельности* животных и человека. Еще в самом начале своего научного пути, исследуя регуляцию и саморегуляцию кровообращения, Павлов установил существование специальных нервов, одни из которых усиливают, другие — задерживают работу сердца, третьи — способны изменять силу сердечных сокращений без изменения их частоты. Павлов объяснил это явление свойством нервов менять функциональное состояние сердечной мускулатуры, уменьшая ее трофику. Тем самым был заложен фундамент *теории о трофической иннервации тканей*, получивший дальнейшее развитие в исследованиях *Л.А. Орбели* и *А.Д. Сперанского*.

Одновременно с изучением сердечно-сосудистой системы Павлов исследовал физиологию пищеварения. Разработав и применив целый ряд хирургиче-

ских методов, он заново создал физиологию пищеварения. Изучая динамику секреторного процесса желудочных, поджелудочной и слюнных желез, работу печени при употреблении разной пищи, И.П. Павлов показал их способность приспосабливаться к характеру возбудительной секреции. В основе этих работ лежала идея *нервизма*, под которой Павлов понимал «физиологическое направление, стремящееся распространить влияние нервной системы на возможно большее количество деятельности организма».

В 1897 году И.П. Павлов обобщил результаты своих исследований в области физиологии пищеварения в книге «Лекции о работе главных пищеварительных желез», ставшей руководством для физиологов всего мира. В 1904 году И.П. Павлову за работы в области физиологии пищеварения была присуждена Нобелевская премия. Это была первая Нобелевская премия в мире по классической физиологии. Она же явилась вообще первой Нобелевской премией России. Изучая связи организма с окружающей средой, осуществляемые под контролем нервной системы, Павлов пришел к заключению о *необходимости исследовать функции коры больших полушарий* головного мозга. Открытие им *условного рефлекса* позволило приступить к изучению психических процессов, лежащих в основе поведения животных и человека. И прежде всего определить главные закономерности образования и торможения условных рефлексов, установить типы высшей нервной деятельности, особенности ее нарушения при экспериментальных неврозах, разработать корковую теорию сна и гипноза, заложить фундамент учения о двух сигнальных системах.

В XX столетии были подвергнуты детальному изучению процессы последовательных превращений различных химических соединений в клетках, тканях и органах. Физиологи и биохимики выяснили природу мышечного сокращения. Развитие исследований в области химической физиологии привело к созданию в XX в. новых дисциплин: эндокринологии, учения о витаминах и учения о медиаторах.

С исследованием процесса возбуждения тесно связано развитие учения о химических передатчиках импульса в нервных окончаниях — *медиаторах*. Начало исследований в этом направлении, положенное австрийским фармакологом *О. Леви*, было продолжено *У. Кенноном* и получило свое дальнейшее развитие в работах *А.В. Кибякова*, *Х.С. Коштоянца*, *Е.Б. Бабского* и др. *А.В. Кибяков* в опытах с перфузией возбужденного симпатического ганглия обнаружил появление биологически активных веществ, способных осуществлять передачу возбуждения. Значительные успехи были достигнуты в начале XX столетия и в области электрофизиологии, когда голландскому ученому *В. Эйнтховену*, а затем *А.Ф. Самойлову* удалось зарегистрировать электрические потенциалы сердца. В последующем благодаря применению электронных усилителей *Э. Эдрианом* и *Д.С. Воронцовым* были записаны электрические потенциалы нервных стволов. *В.В. Правдич-Неминским* была впервые осуществлена регистрация электрических проявлений деятельности головного мозга — *электроэнцефалография*. Его исследования были продолжены учеником Введенского *И.С. Беритовым* (*И.С. Бериташвили*). Помимо того, Беритов создал ряд направлений в нервно-мышечной физиологии и физиологии ЦНС. Описание электрофизиологических механизмов образования условных рефлексов произвел М.Н. Ливанов.

Отечественные ученые могут гордиться большими успехами в изучении физиологии АНС. В то время как за рубежом рассматривали вопросы ее частной физиологии, Л.А. Орбели и его ученики А.Г. Гинецинский, А.В. Тонких и другие, исследуя адаптационно-трофические влияния симпатической нервной системы на скелетную мускулатуру, органы чувств и ЦНС, разработали представление о *трофической функции симпатической нервной системы*. Кроме того, Л.А. Орбели основал новое направление в науке — *эволюционную физиологию*. А.Д. Ноздрачев экспериментально обосновал существование третьей части АНС — метасимпатической нервной системы (МНС).

Значительные успехи достигнуты в области изучения работы сердца (Э. Старлинг, Л. Люис, А. Ф. Самойлов, С. Уиггерс, Е.И. Чазов, Л.В. Розенитрах), кровеносных сосудов (К. Гейманс, Г. Геринг, В.В. Парин, В.Н. Черниговский, Э. Нил, Г.П. Конради), капиллярного кровообращения (А. Крог, А.М. Чернух), механизмов дыхания и транспорта газов кровью (Дж. Баркрофт, Дж. Холдейн, Д. Ван-Слайк, В.Д. Глебовский, И.С. Бреслав, С.Н. Ефуни, Д.П. Дворецкий), закономерностей выделительных функций и поддержания водно-электролитного баланса (А. Ричарде, А.Г. Гинецинский, Ю.В. Наточин, Л.Н. Иванова), иммунитета (О.В. Бухарин, В.А. Черешнев, Р.И. Сепиашвили). Серьезное развитие получила сравнительная физиология (А.И. Карамян, Х.С. Коштоянц, Н.П. Веселкин, В.Л. Свидерский, А.Д. Слоним, М.П. Роцевский, И.М. Роцевская, А.И. Кривченко), возрастная физиология (В.Н. Анисимов, В.А. Отеллин), молекулярная физиология (В.А. Ткачук, Н.Н. Дыгало, Ф.И. Атауллаханов, М.А. Пальцев), адаптационная физиология (Т.А. Гуськова, С.И. Сороко, Е.А. Красавин, А.Л. Максимов).

Определенным достижением текущего столетия стало открытие *химизма мышечного сокращения*. В числе исследователей, работавших в этом направлении, следует назвать немецкого биохимика О. Мейергофа, советских ученых В.А. Энгельгардта и М.Н. Любимову, американского биохимика, венгра по происхождению А. Сент-Дьердьи, англичан А. Хаксли и Дж. Ансона.

Наряду с этим на протяжении рассматриваемого периода развития физиологии, включающего первую половину XX века, значительно расширились представления о *висцеральных функциях и их регуляции*. Здесь одно из ведущих мест занимает *физиология пищеварения*. В.В. Савич, Г.В. Фольборт, И.П. Разенков продолжили исследования своего учителя И.П. Павлова и сосредоточили внимание на систематическом изучении моторной, секреторной и экскреторной функций желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). Были также проанализированы химизм и механизм регуляции процесса всасывания (Е.С. Лондон, Б.П. Бабкин, У. Бейлисс, А. Айви и др.). А.М. Уголевым был открыт и детально разработан механизм мембранного (пристеночного) пищеварения, рассмотрены центральные гипоталамические механизмы регуляции голода и насыщения. В минувшем столетии большой вклад внесен в изучение *функциональных взаимоотношений коры головного мозга и внутренних органов*. К.М. Быков, изучая регулирующее влияние коры больших полушарий на работу внутренних органов, показал возможность изменения их деятельности условно-рефлекторным путем. Благодаря исследованию В.Н. Черниговским проблем чувствительности внутренних органов, взаимоотношений с корой головного мозга, а также определению проекций афферентных систем внутренних