

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Под редакцией
академика РАМН Б.И. Ткаченко

УЧЕБНИК

3-е издание, исправленное
и дополненное

Рекомендовано ГОУ ВПО «Первый Московский государственный
медицинский университет имени И.М. Сеченова» в качестве учебника
для студентов учреждений высшего профессионального образования,
обучающихся по специальности 060101.65 «Лечебное дело»
по дисциплине «Нормальная физиология»

Регистрационный номер рецензии 181 от 10 июня 2011 года
ФГУ «Федеральный институт развития образования»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

К читателю	17
Предисловие третьему изданию	17
Предисловие ко второму изданию	17
Предисловие к первому изданию	19
Список сокращений.....	22
Введение. Физиология как предмет и характеризующие его понятия.....	24

РАЗДЕЛ I. ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА.....

Глава 1. Жидкие среды организма	32
1.1. Внутренняя среда организма.....	32
1.2. Биологические свойства жидкостей, составляющих внутреннюю среду организма	34
Вода	34
Внутриклеточная жидкость.....	35
Интерстициальная, или тканевая жидкость.....	35
Лимфа.....	37
Состав трансцеллюлярных жидкостей организма	38
Обмен жидкостей между водными секторами в организме.....	38
Контрольные вопросы	40
Глава 2. Функции мембран клеток	41
2.1. Транспорт веществ через клеточную мембрану	43
Диффузия.....	43
Диффузия через липидный бислой.....	44
Диффузия ионов через белковые каналы мембран клеток.....	44
Специфические мембранные транспортные системы.....	45
Движение воды через мембрану клеток.....	48
Эндоцитоз и экзоцитоз.....	49
Внутриклеточный транспорт молекул	49
Эпителиальный транспорт	49
Контрольные вопросы	50
Глава 3. Физиология возбудимых тканей	51
3.1. Понятие о раздражении и раздражителях.....	51
3.2. Зависимость возникновения возбуждения от длительности и силы раздражения.....	52
3.3. Хронаксия как мера возбудимости	52
3.4. Возбудимость и возбуждение при действии постоянного тока на нервную и мышечную ткань.....	54
Электротонические явления в возбудимых тканях.....	54
Закон полярности раздражения нервной и мышечной ткани.....	54
Понятие функциональной подвижности возбудимых тканей	56
Парабиоз по Н. Е. Введенскому.....	56
3.5. Потенциал покоя и потенциал действия	56
Мембранный потенциал в возбудимых клетках.....	57
Потенциал действия возбудимых клеток	58
3.6. Проведение импульса по нервным волокнам	62

Проведение потенциала действия по безмиелиновому нервному волокну.....	62
Проведение потенциала действия по миелинизированному нервному волокну.....	63
Законы проведения возбуждения по нервному волокну	64
3.7. Проведение возбуждения через синапс	64
Проведение возбуждения через нервно-мышечный синапс	64
Проведение возбуждения через аксо-соматический синапс	68
Контрольные вопросы	71
Глава 4. Физиология мышц.....	72
4.1. Скелетная мышца	72
Молекулярные механизмы мышечного сокращения	72
Роль тропонина, тропомиозина и ионов кальция в сокращении мышцы	74
4.2. Типы мышечных сокращений.....	78
Одиночное мышечное сокращение	78
Тетаническое мышечное сокращение	79
Изометрическое мышечное сокращение.....	79
Изотоническое сокращение.....	80
Другие типы сокращения мышцы	80
4.3. Типы скелетных мышечных волокон	80
4.4. Физиологические показатели сокращения скелетной мышцы	82
4.5. Утомление скелетной мышцы.....	83
4.6. Гладкая мышца	83
Типы гладких мышц	84
Электрическая активность клеток гладкой мышцы	85
Функция нервно-мышечного синапса гладкой мышцы.....	86
Роль кальмодулина, миозиновой киназы и ионов кальция в сокращении гладкой мышцы	87
Физиологические параметры сокращения гладкой мышцы	89
4.7. Функции мышечных клеток сердца.....	89
Потенциалы покоя и действия кардиомиоцитов.....	90
Пейсмекерная активность клеток синоатриального узла.....	91
Роль тропонина, тропомиозина и ионов кальция в сокращении кардиомиоцитов	92
Механизм расслабления кардиомиоцитов	93
Контрольные вопросы	94
РАЗДЕЛ II. РЕГУЛИРУЮЩИЕ И УПРАВЛЯЮЩИЕ СИСТЕМЫ.....	95
Глава 5. Общие принципы и механизмы регуляции физиологических функций.....	100
5.1. Общие принципы организации системы регуляции функций.....	100
Уровни организации системы регуляции	100
Типы и механизмы регуляции	101
Реактивность и эффект регуляции.....	104
Механизмы регуляции жизнедеятельности организма.....	104
5.2. Рефлекторная регуляция функций организма	105
Сенсорные рецепторы.....	106
Афферентные и эфферентные нервные проводники	108
Возбуждение и торможение в рефлекторной дуге	108

Механизмы связи между звеньями рефлекторной дуги	109
Нервные центры и их свойства	110
Взаимодействие различных рефлексов. Принципы координации рефлекторной деятельности в нервной системе	113
Рефлекторная регуляция висцеральных функций	115
5.3. Произвольная (волевая) регуляция физиологических функций	115
5.4. Гормональная регуляция функций организма	116
Общая характеристика звеньев гормональной системы регуляции	117
Виды и пути действия гормонов на эффекторы	120
5.5. Местная гуморальная регуляция функций клеток	123
5.6. Системный принцип организации механизмов регуляции физиологических функций	124
Контрольные вопросы	126
Глава 6. Функции центральной нервной системы	127
6.1. Нейроны и нейроглия	127
Общие свойства нейронов	128
Общие принципы функционального взаимодействия нейронов	129
Общие принципы организации функциональных систем мозга	130
Типы нейронных сетей	131
Функции нейроглии	131
6.2. Функции спинного мозга	132
Функциональная организация нейронов спинного мозга	134
Функция α - и γ -мотонейронов спинного мозга	135
Рефлексы спинного мозга	136
Проводящие пути спинного мозга	139
6.3. Функции ствола мозга	140
Рефлекторная функция ствола	141
6.4. Функции ретикулярной формации	146
Участие ретикулярной формации в регуляции вегетативных функций	147
Эфферентные влияния ретикулярной формации	147
6.5. Функции мозжечка	149
Функциональная организация мозжечка	149
Переработка афферентной информации в мозжечке	151
Эфферентные связи мозжечка с моторными структурами мозга	152
6.6. Функции таламуса	153
6.7. Функции гипоталамуса	154
6.8. Функции лимбической системы мозга	155
Функция миндалин	156
Функции гиппокампа	157
6.9. Функции базальных ганглиев (стриопаллидарная система)	159
Модуляции нейронных переключений в базальных ганглиях	159
Взаимодействие базальных ганглиев с другими структурами мозга	161
6.10. Функции коры больших полушарий	162
Функциональная специализация областей коры	163
Модульная организация коры	165
Электрическая активность коры	167
6.11. Регуляция локомоции	168
Иерархическая организация моторных систем ЦНС	168
Нисходящие пути моторной коры	170

Контроль выполняемых движений.....	171
6.12. Функциональная специализация больших полушарий мозга.....	172
Контрольные вопросы.....	173
Глава 7. Вегетативная нервная система.....	175
7.1. Вегетативные синапсы и их свойства.....	178
Преганглионарные синапсы.....	178
Постганглионарные симпатические синапсы.....	179
Синтез норадреналина.....	179
Парасимпатические постганглионарные синапсы.....	182
7.2. Функциональные взаимосвязи симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.....	184
Виды вегетативных рефлексов.....	186
Вегетативный тонус.....	186
Высшие центры вегетативной регуляции.....	187
Контрольные вопросы.....	188
Глава 8. Функции эндокринной системы.....	189
8.1. Химическая природа и общие механизмы действия гормонов.....	191
Механизмы действия пептидных, белковых гормонов и катехоламинов....	191
Механизм действия стероидных гормонов.....	192
8.2. Регуляторные функции гормонов гипофиза.....	193
Гормоны аденогипофиза и их эффекты в организме.....	193
Регуляция секреции и физиологические эффекты пролактина.....	201
Гормоны нейрогипофиза и их эффекты в организме.....	203
Гормоны промежуточной доли.....	205
Эндогенные опиаты.....	206
8.3. Регуляторные функции гормонов надпочечников.....	206
Гормоны коры надпочечников и их эффекты в организме.....	207
Гормоны мозгового вещества надпочечников и их эффекты в организме.....	212
8.4. Регуляторные функции гормонов щитовидной железы.....	214
8.5. Регуляция секреции и физиологические эффекты кальцитонина.....	217
8.6. Регуляторные функции гормона околощитовидных желез.....	219
8.7. Регуляторные функции гормонов эпифиза.....	221
8.8. Регуляторные функции гормонов эндокринных тканей в органах, обладающих неэндокринными функциями.....	222
Регуляторные функции гормонов поджелудочной железы.....	222
Регуляторные функции гормонов половых желез.....	227
8.9. Регуляторные функции гормонов клеток, сочетающих выработку гормонов и неэндокринные функции.....	229
Регуляторные функции гормонов плаценты.....	229
Регуляторные функции гормонов тимуса.....	229
Регуляторные функции гормонов почек.....	230
Регуляторные эффекты гормонов сердца.....	235
Регуляторная функция гормонов желудочно-кишечного тракта.....	235
Контрольные вопросы.....	235
РАЗДЕЛ III. ФУНКЦИИ СИСТЕМ ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА.....	237
Глава 9. Функции систем крови.....	241

9.1. Функции плазмы крови	241
Белки плазмы крови	243
Продукты белкового обмена, углеводы и липиды плазмы крови.....	245
Факторы, обеспечивающие жидкое состояние крови	246
9.2. Функции и свойства эритроцитов.....	247
Гемоглобин	249
Старение и разрушение эритроцитов в организме.....	251
Обмен железа в организме	252
Эритропоэз	253
Регуляция эритропоэза.....	254
9.3. Лейкоциты	255
Функции нейтрофильных гранулоцитов.....	255
Функции базофильных гранулоцитов	258
Функции эозинофильных лейкоцитов	259
Функции моноцитов-макрофагов	260
Регуляция грануло- и моноцитопоеза	261
9.4. Лимфоциты. Лимфопоэз. Регуляция лимфопоэза	261
9.5. Функции тромбоцитов. Гемостаз.....	262
Тромбоцитопоэз и его регуляция.....	265
Механизмы свертывания крови (гемостаза)	266
Система свертывания крови	267
Противосвертывающие механизмы крови	271
Фибринолиз.....	273
9.6. Основы трансфузиологии.....	274
Группы крови.....	274
Влияние переливаемой крови и ее компонентов на организм человека	277
Контрольные вопросы	279
Глава 10. Функции иммунной системы.....	280
10.1. Специфические (адаптивные) механизмы защиты	280
10.2. Неспецифические врожденные механизмы защиты	288
Контрольные вопросы	292
Глава 11. Функции систем кровообращения и лимфообращения	293
11.1. Система кровообращения	293
Функциональные классификации системы кровообращения	293
Общая характеристика движения крови по сосудам.....	294
Системная гемодинамика	296
Общее периферическое сопротивление сосудов.....	299
Сердечный выброс.....	300
Частота сердечных сокращений (пульс).....	302
Работа сердца	302
Сократимость.....	302
Автоматизм и проводимость миокарда.....	303
Сердечный цикл и его фазовая структура	303
Механические, электрические и физические проявления деятельности сердца	306
Электрокардиограмма	306
Тоны сердца	308
Сфигмо- и флебография	309

Общие принципы регуляции сердечного выброса.....	310
Миогенные механизмы регуляции деятельности сердца.....	311
Иннервация сердца	312
Нейрогенная регуляция деятельности сердца.....	313
Рефлекторные влияния на сердце	315
Гуморальные влияния на сердце.....	317
Гормональная функция сердца.....	318
Венозный возврат крови	318
Центральное венозное давление	320
Объем циркулирующей крови	321
11.2. Общие закономерности органного кровообращения	322
Функционирование органных сосудов.....	322
Нервные и гуморальные влияния на органные сосуды	329
Роль эндотелия сосудов в регуляции их просвета	331
Особенности кровоснабжения органов и тканей.....	332
Сопряженные функции сосудов	343
Микроциркуляция (микрорегодинамика).....	343
11.3. Центральная регуляция кровообращения	348
Спинальный уровень регуляции.....	349
Бульбарный уровень регуляции	349
Гипоталамические влияния	351
Участие лимбических структур	352
Кортикальные влияния	352
Общая схема центральной регуляции.....	353
11.4. Лимфообращение	354
Лимфатические сосуды	355
Лимфатические узлы	356
Лимфоток.....	357
Нервные и гуморальные влияния	357
Контрольные вопросы	359
Глава 12. Функции дыхательной системы	360
12.1. Легочная биомеханика	360
Биомеханика вдоха	360
Биомеханика выдоха	361
12.2. Взаимосвязь объема легких с изменением объема грудной полости	362
Роль внутриплеврального давления в изменении объема легких.....	362
Функции растяжимости легочной ткани.....	363
Влияние сопротивления дыхательных путей на поток воздуха в дыхательных путях	365
Легочные объемы и емкости	366
12.3. Вентиляция и перфузия кровью легких.....	367
Вентиляция легких	367
Соотношение вентиляции и перфузии легких кровью.....	368
12.4. Газообмен между альвеолами и кровью в легких	370
Влияние газового состава альвеолярного воздуха и крови на газообмен в легких	371
Скорость диффузии O_2 и CO_2 в легких	372
Газообмен в тканях.....	373
12.5. Транспорт газов кровью	374
Транспорт кислорода кровью	374

Транспорт углекислого газа от тканей к легким	375
Транспорт ионов водорода от тканей к легким	376
12.6. Регуляция дыхания	377
Дыхательный центр	378
Рефлекторная регуляция дыхания	381
Произвольный контроль дыхания	382
12.7. Дыхание при физической нагрузке	383
12.8. Дыхание человека на большой высоте	384
12.9. Дыхание человека при повышенном давлении воздуха	384
12.10. Недыхательные функции легких	385
Контрольные вопросы	385
Глава 13. Функции пищеварительной системы	386
13.1. Регуляция процессов пищеварения	386
Нервная регуляция пищеварительных процессов	387
Гормональная регуляция пищеварительных процессов	388
Фазная регуляция процессов в пищеварительном тракте	389
13.2. Пищеварение в ротовой полости. Функция жевания и глотания	390
Слюноотделение	390
Жевание	395
Глотание	396
Секретция слизи в пищеводе	398
13.3. Пищеварение в желудке	398
Функции секреции желудочных желез	399
Моторная функция мускулатуры желудка	402
13.4. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке	405
Пищеварительная функция поджелудочной железы	405
Пищеварительная функция печени	409
13.5. Пищеварение в тонком кишечнике	412
Секреторная функция тонкой кишки	412
Двигательная функция тонкой кишки и ее регуляция	415
13.6. Всасывание в пищеварительном тракте	417
Всасывание продуктов расщепления углеводов	417
Всасывание продуктов расщепления белков	418
Всасывание продуктов расщепления жиров	419
Всасывание воды и минеральных веществ	421
Всасывание витаминов в кишечнике	423
Процессы секреции веществ в тонком кишечнике	424
13.7. Функция толстого кишечника в пищеварении	425
Секреторная активность в толстом кишечнике	425
Роль моторики толстого кишечника	425
Всасывание веществ в толстом кишечнике	426
Роль микрофлоры толстого кишечника	427
Дефекационный рефлекс	427
13.8. Физиологические механизмы тошноты и рвоты	428
Контрольные вопросы	429
Глава 14. Обмен веществ и энергии. Питание	430
14.1. Образование энергии в клетках тканей живого организма	432
14.2. Основной обмен	436
14.3. Энергетический баланс организма	439

14.4. Регуляция обмена веществ и энергии в организме	440
14.5. Питание	443
Контрольные вопросы	453
Глава 15. Температура тела и ее регуляция	455
15.1. Теплопродукция и теплоотдача.....	456
Теплопродукция	456
Теплоотдача	456
Обмен тепла между гомойотермным «ядром» и «оболочкой»	457
15.2. Регуляция температуры тела человека (терморегуляция)	457
Восприятие и анализ температуры	457
Центральные механизмы регуляции теплообмена.....	459
Поведенческие и физиологические реакции теплообмена в организме человека.....	460
15.3. Понятие о гипотермии и гипертермии	462
Контрольные вопросы	462
Глава 16. Функции почек. Водно-солевой обмен. Выделение	463
16.1. Функции почек	463
Механизмы мочеобразования	464
Метаболическая функция почек.....	482
Роль почек в регуляции артериального давления	482
16.2. Водно-солевой обмен	483
Водный баланс организма	483
Электролитный, или солевой баланс организма.....	484
Общие принципы регуляции водно-солевого обмена	486
16.3. Интегративные механизмы регуляции водно-солевого обмена и гомеостатическая функция почек.....	487
Гомеостатические механизмы при гиперосмотической дегидратации.....	488
Гомеостатические механизмы при изоосмотической дегидратации	492
Гомеостатические механизмы при гипоосмотической дегидратации	493
Гомеостатические механизмы при гипоосмотической гипергидратации.....	494
Гомеостатические механизмы при изоосмотической гипергидратации.....	495
Гомеостатические механизмы при гиперосмотической гипергидратации.....	495
Нарушения баланса электролитов.....	496
16.4. Выделение.....	496
Выделительная, или экскреторная функция почек	497
Выделительная функция кожи.....	497
Выделительная функция печени и пищеварительного тракта	498
Выделительная функция легких и верхних дыхательных путей	499
Контрольные вопросы	499
Глава 17. Кислотно-основное состояние	500
17.1. Кислоты и основания внутренней среды	500
17.2. Физико-химические гомеостатические механизмы	503
Буферные системы внутренней среды организма.....	503
Тканевые гомеостатические обменные процессы	506

17.3. Физиологические гомеостатические механизмы	506
Легкие и кислотно-основное состояние.....	506
Почки и кислотно-основное состояние	507
Желудочно-кишечный тракт, печень, костная ткань и кислотно-основное состояние.....	510
17.4. Основные физиологические показатели кислотно-основного состояния.....	512
17.5. Изменения кислотно-основного состояния и их компенсация	513
Контрольные вопросы	515
Глава 18. Репродуктивная функция человека	516
18.1. Мужская репродуктивная функция и ее регуляция	516
Функции мужских половых желез	517
Функция клеток Сертоли	517
Функция клеток Лейдига	519
Сперматогенез	520
Гормональная регуляция сперматогенеза	521
Регуляция эрекции	523
Регуляция эякуляции	525
18.2. Регуляция репродуктивной функции женского организма	526
Овариальный цикл и оогенез, их гормональная регуляция.....	527
Менструальный, или маточный цикл и его гормональная регуляция.....	530
18.3. Оплодотворение (фертилизация).....	532
Фертилизация	532
Капацитация сперматозоидов.....	532
Акрсомальная реакция	533
18.4. Беременность, функции плаценты	534
Функции плаценты.....	535
Роль плацентарных гормонов во время беременности	535
18.5. Гормональная регуляция процесса родов и лактации	538
Роды	538
Лактация	539
Контрольные вопросы	541
Глава 19. Функции сенсорных систем.....	542
19.1. Общая физиология сенсорных систем	542
Классификации рецепторов	543
Преобразование энергии раздражителя в рецепторах	543
Переработка информации в переключательных ядрах	544
Субъективное сенсорное восприятие	545
19.2. Соматовисцеральная сенсорная система.....	546
Тактильная чувствительность	546
Проприоцептивная чувствительность	547
Температурная чувствительность	547
Болевая чувствительность	548
Висцеральная чувствительность	549
19.3. Зрительная сенсорная система.....	550
Проецирование световых лучей на сетчатку глаза	550
Преобразование энергии света в фоторецепторах	554
Характеристика рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки.....	556
Проводящие пути и переключательные центры зрительной системы	559

Переработка зрительной информации в коре	560
19.4. Слуховая сенсорная система	562
Психофизические характеристики звуковых сигналов	562
Периферическая часть слуховой системы	564
Преобразование энергии звуковых волн во внутреннем ухе	565
Кодирование информации в окончаниях слухового нерва	567
Проводящие пути и переключательные ядра слуховой системы	567
Переработка сенсорной информации в слуховой коре	569
19.5. Вестибулярная сенсорная система	569
Вестибулярный аппарат	570
Возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата	571
Центральная часть вестибулярной системы	573
19.6. Вкусовая сенсорная система	573
Вкусовая рецепция	573
Центральный отдел вкусовой системы	575
Вкусовая чувствительность	576
19.7. Обонятельная сенсорная система	576
Классификация запахов	576
Периферический отдел обонятельной системы	577
Центральный отдел обонятельной системы	578
Физиологическая роль обоняния у человека	579
Способность человека к восприятию феромонов	579
Контрольные вопросы	580
РАЗДЕЛ IV. ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ ОРГАНИЗМА	581
Глава 20. Физиология мотиваций и эмоций	584
20.1. Мотивации	584
Первичные и вторичные мотивации	584
Характеристика мотиваций влечения и избегания	585
Роль вознаграждения и наказания в мотивационном поведении	585
Нейрофизиологические механизмы мотиваций	585
Мотивации жажды и голода	586
Половая мотивация человека	589
20.2. Эмоции	590
Виды эмоций	591
Характеристики эмоций	591
Функции эмоций	592
Нейрофизиологический механизм эмоций	592
Контрольные вопросы	596
Глава 21. Познавательная деятельность человека	597
21.1. Внимание	597
Виды внимания и нейрофизиологические процессы внимания	598
Нейрофизиологические механизмы процессов внимания	599
Внимание при восприятии раздражителей разной модальности	602
21.2. Физиологический процесс восприятия сенсорной информации	602
Восприятие информации в зрительной сенсорной системе	602
Слуховое восприятие	605
Соматосенсорное восприятие	605
21.3. Сознание	606
Нервные механизмы сознания	606

Электрическая активность мозга человека.....	607
Уровень активности нейронов коры головного мозга человека.....	607
Внимание и сознание	608
21.4. Память и научение, их нейрофизиологические механизмы.....	608
Формы памяти и научения.....	609
Имплицитная память и ее нейронные механизмы	610
Условный рефлекс.....	613
Типы высшей нервной деятельности	616
Нейронные механизмы ассоциативных форм научения	617
21.5. Функции речи и ее нейрофизиологические механизмы.....	619
Свойства языка	619
Функции речевого аппарата.....	620
Функция речевых структур коры головного мозга человека	621
21.6. Мышление	624
Нейрофизиологические механизмы мышления	625
Роль левого и правого полушарий мозга человека в мышлении	627
Контрольные вопросы	628
Глава 22. Сон и бодрствование	629
22.1. Физиологический механизм биологических часов человека	630
22.2. Фазы, стадии и циклы ночного сна	631
22.3. Активность нейронов во время бодрствования и сна	634
22.4. Участие коры больших полушарий и лимбической системы в регуляции суточного цикла	635
22.5. Участие гуморальных веществ в регуляции суточного цикла.....	636
22.6. Функции физиологических систем во время медленноволнового сна.....	637
22.7. Функции физиологических систем во время парадоксального сна	638
22.8. Происхождение и физиологическое значение сновидений	638
Контрольные вопросы	639
Глава 23. Физиология труда.....	640
23.1. Физиологические системы организма человека при разных видах трудовой деятельности	641
Энергетическое обеспечение человека при разных видах трудовой деятельности	641
23.2. Сердечно-сосудистая система и система крови при физической, динамической работе.....	643
23.3. Изменения в системе дыхания при динамической физической работе	647
23.4. Функции эндокринной системы при физической и умственной работе	649
23.5. Утомление при мышечной или умственной работе	651
23.6. Терморегуляция организма человека при мышечной работе	653
Контрольные вопросы	654
Глава 24. Физиологические механизмы адаптации человека к изменяющимся условиям внешней среды	655
24.1. Неспецифические адаптивные реакции организма на воздействие раздражителей большой силы	658
Симпатoadреналовая реакция.....	659

Стресс-реакция.....	660
24.2. Стресс-лимитирующие системы в организме человека.....	661
24.3. Дисстресс	664
24.4. Общий адаптационный синдром	664
24.5. Реакция тренировки и реакция активации.....	666
24.6. Срочная и долговременная адаптация.....	666
24.7. Норма адаптивной реакции, дезадаптация, перекрестные адаптации.....	668
Обратимость процессов адаптации.....	668
Контрольные вопросы	669
Заключение	670
Рекомендуемая литература	671
Алфавитный указатель.....	672

ОГЛАВЛЕНИЕ К КОМПАКТ-ДИСКУ

Введение. Борис Иванович Ткаченко (видеофильм)	
Формирование устойчивого патологического состояния ЦНС (видеофильм к главе 6).....	
Схема вегетативной нервной регуляции (к главе 7)	
Глава 9. Функции систем крови	
9.7. Общие закономерности кроветворения	
Поглощение макрофагами липопротеидов низкой плотности (видеофильм).....	
Взаимодействие макрофагов с токсоплазмами (видеофильм к 10.2)	
Движение крови по сосудам (видеофильм к 11.1, 11.2).....	
Схема микроциркуляторного ложа (к 11.2)	
Развитие вьюна (видеофильм к главе 18).....	
Презентация. Как мы приходим в жизнь (к главе 18)	
Выработка условного рефлекса и экспериментальные неврозы у собак (к 21.4).....	
Влияние радиации на условно-рефлекторную деятельность (видеофильм к 21.4)	

РАЗДЕЛ V. ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ

Глава 25. Развитие физиологических исследований	
Рисунок «Реки болезней»	
Глава 26. Персоналии ученых, определивших развитие физиологии.....	
Иван Петрович Павлов с учениками и в Колтушах (видеофильм)	
Иван Петрович Павлов рассказывает о физиологии ВНД (видеофильм)....	

Глава 1

ЖИДКИЕ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Жизнедеятельность многоклеточного организма зависит от окружающей среды — ее газового, водного, солевого состава, питательных веществ, температуры среды и др. — в которой он эволюционировал и обитает. Именно внешняя среда в ходе эволюции сформировала видовые особенности обмена веществ между ею и организмом человека, животных: алиментарного (обмен питательными веществами и продуктами их метаболизма), газового, водно-солевого и др. Этот обмен между организмом и внешней средой прямого влияния на клетки тканей организма не оказывает, так как жидкость в межклеточных пространствах является той промежуточной средой, через которую из внешней среды в клетки поступают кислород, энергетические и пластические ресурсы, и, напротив, в нее из клеток поступают продукты белкового, жирового, углеводного, солевого и другого обмена. Последние перемещаются из жидкости межклеточных пространств к органам, обеспечивающим выведение этих веществ из организма (желудочно-кишечный тракт, почки, легкие, кожные покровы и др.). Таким образом, для клеток организма человека и животных «внешней средой» обитания является внеклеточная жидкость, которую Клод Бернар назвал «*внутренней средой организма*» и рассматривал ее существование как необходимое условие жизни клеток организма, не зависящей от изменений внешней среды.

1.1. ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА

Внутренняя среда организма включает все жидкости *внеклеточного пространства*: *интерстициальную*, или *тканевую жидкость*, *кровь*, *лимфу*, *транцеллюлярные жидкости*, заполняющие полости организма и некоторых органов: спинномозговую, внутриглазную, внутрисуставную (синовиальную) жидкость, жидкости серозных пространств (плевральную, перикардальную, перитонийную). Для жидкостей внутренней среды организма характерно постоянство физико-химических показателей: осмолярность, pH, концентрация различных ионов и органических соединений, температура, объем различных жидкостей внеклеточного пространства. Для каждого из указанных показателей внеклеточной жидкости определены средние величины и границы физиологических отклонений (табл. 1.1), а также крайние величины сдвигов границ показателей внеклеточной жидкости, при которых нарушается жизнедеятельность клеток и организма в целом.

Показатели внутренней среды организма, диапазон границ отклонения которых от средней величины мал (концентрация Na^+ , K^+ , pH), относят к *жестким константам*. Показатели, границы отклонений которых от средних величин имеют более значительный диапазон (концентрация глюкозы, белки

плазмы крови), относят к *пластическим константам*. Отклонения средних величин показателей внеклеточной жидкости к их верхним или нижним физиологическим границам (см. табл. 1.1) могут быть связаны с возрастом, социальными и профессиональными условиями, в которых находится человек, а также временем года или суток, географическими или природными условиями, половыми или индивидуальными особенностями организма. Отклонения от нормальных величин физико-химических показателей, объемов жидкостей внутренней среды организма или их давления воспринимаются рецепторами (осмо-, хемо-, волюмо- и барорецепторы), обладающими специфической чувствительностью к разным стимулам, возникающим во внутренней среде организма. Эти рецепторы локализованы в стенках кровеносных и лимфатических сосудов, интерстициальном пространстве, оболочках головного и спинного мозга. Они улавливают изменения ионного, газового, антигенного состава жидкостей, их объема, механического давления, оказываемого жидкостями на стенки кровеносных и лимфатических сосудов, интерстициальное пространство, оболочки головного и спинного мозга. Сигнализация от рецепторов об изменении параметров внутренней среды активирует нервную, гормональную и аутокринную регуляцию (последняя осуществляется веществами, секретируемыми клетками в межклеточное пространство и действующими на эти же клетки). В реализации данных реакций участвуют системы дыхания, кровообращения, крови, выделения, теплового обмена и др., которые и устраняют сдвиги, возникшие во внутренней среде организма.

Таблица 1.1. Средние величины некоторых показателей внеклеточной жидкости и границы их физиологических отклонений

Показатель внеклеточной жидкости	Нормальная средняя величина показателя	Нормальные границы отклонения показателя от средней величины	Крайние, опасные для жизни границы сдвига показателя
Na ⁺ , ммоль/л	142	138–146	115–175
K ⁺ , ммоль/л	4,2	3,8–5,0	1,5–9,0
Бикарбонат натрия, ммоль/л	28	24–32	8–45
pH	7,4	7,3–7,5	6,9–8,0
Ca ²⁺ , ммоль/л	1,2	1,0–1,4	0,5–2,0
O ₂ , мм рт. ст.	40	35–45	10–1000
CO ₂ , мм рт. ст.	40	35–45	5–80

Уолтер Кэннон предложил обозначить постоянство внутренней среды организма, обеспечиваемое совокупностью физиологических реакций, возникающих при действии на организм внешних и внутренних возмущающих влияний, термином *гомеостазис* (гомеостаз; от греч. *homoios* — подобный и *stasis* — неподвижность). Таким образом, термин гомеостазис отражает способность организма к поддержанию или сохранению постоянства физических и химических характеристик его внутренней среды. Состояние гомеостаза

обеспечивает оптимальные условия для функционирования клеток, их ответов на действия регулирующих сигналов (гормонов, цитокинов, медиаторов), приспособление организма к изменяющимся условиям внешней среды.

1.2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЖИДКОСТЕЙ, СОСТАВЛЯЮЩИХ ВНУТРЕННЮЮ СРЕДУ ОРГАНИЗМА

Вода

Вода является основной жидкостью внутренней среды организма. Общее содержание воды в организме взрослого человека составляет около 60–68 % от массы его тела. При этом на долю внутриклеточной (интрацеллюлярной) воды приходится 2/3, т. е. 40–45 % массы тела, а остальное количество воды, составляющее 20–23 % массы тела, распределено во внеклеточном пространстве. Из них около 16 % массы содержится в составе межклеточной жидкости (интерстициальная жидкость), 5 % — внутри сосудов, т. е. интравазально, в составе плазмы крови, 2 % — в лимфатических сосудах, в составе лимфы. Кроме того, от 1 до 3 % воды от массы тела входит в состав транцеллюлярных жидкостей. Между указанными водными секторами организма осуществляется постоянный водный обмен (рис. 1.1).

Все органические и неорганические вещества, поступающие из внешней среды в организм, всасываются в желудочно-кишечном тракте, будучи растворенными в воде. Вода, содержащаяся в плазме крови, интерстициальной жидкости и лимфы, переносит растворенные в ней питательные вещества к клеткам тканей и продукты обмена — к органам выделения. В воде, содержащейся в клетках органов и тканей организма, осуществляются все процессы обмена, совершающиеся в организме. Вода благодаря высокой теплоемкости и теплопроводности участвует в тепловом обмене организма, обеспечивая выведение тепла из организма (теплоотдачу) с помощью потоотделения, испарения пота и воды с поверхности легких.

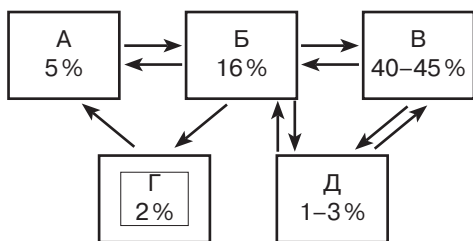


Рис. 1.1. Распределение и обмен воды между разными секторами тела взрослого человека: А — вода плазмы крови; Б — интерстициальная вода; В — внутриклеточная вода; Г — вода лимфы; Д — транцеллюлярная вода. В процентах указан объем воды, находящейся в секторе, рассчитанный по отношению к массе тела

В крови, лимфе, транцеллюлярных жидкостях, пищеварительных соках вода находится в свободном, т. е. не связанном с органическими соединениями состоянии. В интерстициальном пространстве и клетках организма большая ее часть находится в связанном состоянии, т. е. связана с белками (например, с молекулами коллагена), другими органическими соединениями, что объясняет, почему вода не вытекает при рассечении тканей органов.