

Содержание

Предисловие к первому изданию	9
Предисловие ко второму изданию	11
Предисловие к третьему изданию	12
Сокращения и единицы измерения	13
Сокращения	13
Единицы измерения	14
Глава 1. Электрофизиология	15
Физиологический смысл биопотенциалов	15
Общие характеристики и регистрация биопотенциалов	18
Общие принципы возникновения биопотенциалов	19
Потенциал покоя	22
Потенциал действия	24
Возбудимость	30
Проведение биопотенциалов	35
Глава 2. Физиология синапсов	40
Общие сведения	40
Физиология	41
Глава 3. Физиология мышц	47
Общий механизм мышечного сокращения	47
Скелетные мышцы	48
Гладкие мышцы	53
Глава 4. Общая физиология ЦНС	62
Нейрон	62
Рефлекс	66
Координация функций ЦНС	67
Глава 5. Физиология двигательных систем	78
Общие принципы управления движениями	78
Спинальный мозг	81
Стол мозга	88
Кора головного мозга	95
Мозжечок	98
Базальные ядра	106
Глава 6. Физиология вегетативных систем	111
Общие принципы	111
Гипоталамус	111
Вегетативная нервная система	113

Глава 7. Физиология эндокринной системы	118
Общая эндокринология	118
Гипоталамо-гипофизарная система	133
Глава 8. Физиология репродукции	144
Общие принципы	144
Эмбриогенез половых органов	145
Репродуктивная функция у мужчин	147
Репродуктивная функция у женщин	150
Глава 9. Физиология крови	159
Объем и состав крови	159
Внутренняя среда	160
Кислотно-щелочное равновесие	161
Водно-осмотическое равновесие	170
Электролитный состав	178
Гемостаз	181
Эритроцитарные антигены и группы крови	195
Лейкоцитарные антигены и трансплантация органов	198
Глава 10. Физиология дыхания	199
Общие принципы	199
Легочная вентиляция	199
Транспорт газов кровью	209
Внешнее дыхание	217
Регуляция дыхания	220
Регуляция эритропоза	223
Глава 11. Физиология обмена веществ и энергии	225
Субстратное обеспечение энергетического обмена	225
Энергетический баланс	248
Питание	252
Терморегуляция	253
Глава 12. Физиология пищеварения	259
Общие принципы работы ЖКТ	259
Функции ЖКТ	261
Физиология отделов ЖКТ	269
Глава 13. Физиология сердца	285
Физиологические свойства сердца	285
Электрокардиография	297
Насосная функция сердца	311
Регуляция деятельности сердца	315
Глава 14. Физиология кровообращения	323
Строение системы кровообращения	323
Функция гемодинамики	324
Показатели гемодинамики	324
Законы гемодинамики	327
Кровообращение в разных отделах большого круга	331
Регуляция гемодинамики	336

Глава 15. Физиология почек	352
Общие принципы работы почек	352
Общие механизмы работы почек	356
Проксимальный отдел нефрона	362
Почечная регуляция водно-осмотического равновесия	367
Почечная регуляция кислотно-щелочного равновесия	378
Почечная регуляция электролитного состава крови	382
Клиренс	384
Глава 16. Общая физиология сенсорных систем	386
Психология восприятия	386
Общая сенсорная физиология	389
Глава 17. Частная физиология сенсорных систем	398
Зрение	398
Слух	418
Вестибулярная чувствительность	424
Вкус	427
Обоняние	429
Поверхностная чувствительность	431
Проприоцептивная чувствительность	436
Интероцептивная чувствительность	436
Боль	437
Глава 18. Физиология высших психических функций	441
Поведение и высшие психические функции	441
Кора головного мозга	442
Активация мозга	451
Эмоции и мотивации	456
Познавательные функции	464
Исполнительные функции	474
Сознание, бессознательное и подсознание	476
Предметный указатель	479

Физиология синапсов

Общие сведения

Определение и общие принципы функционирования

Синапс — это область контакта нервной клетки с какой-либо другой клеткой (нервной или иной); в этой области происходит передача сигнала с первой клетки на вторую. В типичном случае синапс образован окончанием нервного волокна на иннервируемой клетке.

Синапсы подразделяются на электрические и химические.

- **Электрические синапсы** представляют собой разновидность так называемых **щелевых контактов**, или **нексусов**. В области таких контактов мембраны клеток близко соприкасаются, и через эти мембраны проходят особые каналы — **коннексоны**, соединяющие цитоплазмы контактирующих клеток. Передача сигнала здесь происходит с помощью местных токов — примерно так же, как проведение биопотенциалов по мембране (см. выше, разд. «Проведение местных биопотенциалов»).
- В **химических синапсах** передача сигнала происходит с помощью химического вещества — **медиатора** («посредника»), выделяемого нервным окончанием и действующего на иннервируемую клетку.

Химические синапсы гораздо более распространены; далее мы будем рассматривать именно их.

Химические синапсы образуются:

- между двумя нейронами — **межнейронные синапсы**;
- между нейроном и клеткой внутреннего органа;
- между нейроном и клеткой скелетной мышцы — **нервно-мышечные синапсы**.

Строение

Строение типичного синапса схематично изображено на рис. 2.1. Он состоит из трех отделов:

- пресинаптического окончания;
- синаптической щели;
- постсинаптической мембраны.

В пресинаптическом окончании находятся **пузырьки с медиатором**.

На постсинаптической мембране имеются **рецепторы к медиатору**.

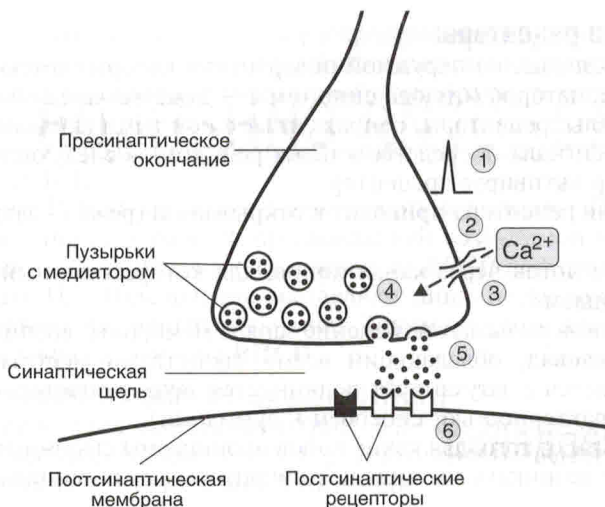


Рисунок 2.1. Строение химического синапса и этапы синаптической передачи. Черным изображены неактивированные (не связанные с медиатором) рецепторы, светлым — активированные. Подробнее см. в тексте.

Физиология

Общие этапы передачи сигнала в химическом синапсе

Эти этапы следующие (рис. 2.1).

1. В пресинаптическое окончание поступает ПД.
2. ПД вызывает открывание потенциалчувствительных кальциевых каналов в мембране пресинаптического окончания.
3. Через кальциевые каналы в пресинаптическое окончание входит Ca^{2+} .
4. Ca^{2+} активирует белки, отвечающие за слияние содержащих медиатор пузырьков с пресинаптической мембраной.
5. Слившись с мембраной, пузырьки посредством экзоцитоза высвобождают медиатор в синаптическую щель.
6. Молекулы медиатора взаимодействуют с постсинаптическими рецепторами и активируют их.

Эти этапы характерны для всех химических синапсов. Отличия же между разными синапсами касаются следующих процессов:

- постсинаптической передачи сигнала, происходящей после активации рецепторов;
- инактивации медиатора;
- регуляции синаптической передачи.

Кроме того, разумеется, в разных синапсах могут выделяться разные медиаторы.

Постсинаптическая передача сигнала

Постсинаптические рецепторы делятся на две большие группы:

- рецепторы, сопряженные с ионными каналами, или **ионотропные рецепторы**;
- рецепторы, сопряженные с внутриклеточными ферментативными системами, или **метаботропные рецепторы**.

Ионотропные рецепторы

Это ионные каналы, на наружной поверхности которых имеются собственно рецепторы медиаторов (отсюда синонимы — *хемочувствительные каналы*; рецепторы-каналы; рецепторы, сопряженные с ионными каналами). Общие этапы передачи сигнала посредством таких рецепторов следующие.

1. Медиатор активирует рецептор.
2. Активация рецептора приводит к открыванию (реже — закрыванию) ионного канала.
3. Меняется поток через канал ионов, для которых данный канал избирательно проницаем.
4. Поток ионов вызывает изменение заряда мембраны; возникает **постсинаптический потенциал**, обладающий всеми свойствами местных потенциалов (распространяется с затуханием; подчиняется закону силовых отношений; не обладает рефрактерностью; способен к суммации).

В зависимости от того, для каких ионов проницаемы связанные с рецепторами каналы, могут возникать два вида постсинаптических потенциалов (рис. 2.2).

Возбуждающие постсинаптические потенциалы (ВПСП)

Это деполярирующие потенциалы (рис. 2.2, А). Поскольку при ВПСП мембранный потенциал приближается к $E_{кр}$, возбудимость растет; отсюда и «возбуждающий» в названии.

В постсинаптической мембране имеются только хемочувствительные каналы (ионотропные рецепторы), но не потенциалчувствительные каналы, без которых, как известно, не может развиваться ПД. Поэтому ВПСП вызывает ПД следующим образом:

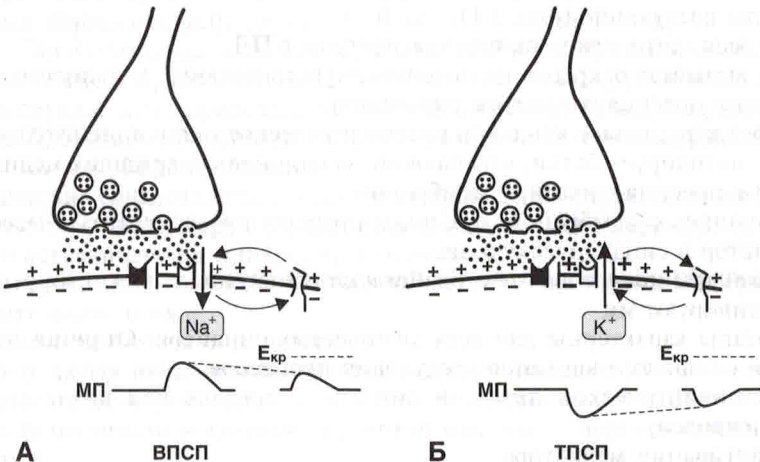


Рисунок 2.2. Постсинаптические потенциалы. **А.** ВПСП. Медиатор открывает каналы для входящего тока (в данном случае натриевого), возникает местная деполяризация (ВПСП), которая распространяется с помощью местных токов вплоть до области мембраны с быстрыми натриевыми каналами (возбудимой мембраны), повышая в этой области возбудимость. **Б.** ТПСП. Медиатор открывает каналы для выходящего тока (в данном случае калиевого), возникает местная гиперполяризация (ТПСП), которая распространяется с помощью местных токов вплоть до области мембраны с быстрыми натриевыми каналами, понижая в этой области возбудимость. Черным изображены неактивированные (не связанные с медиатором) рецепторы, светлым — активированные. МП — мембранный потенциал; $E_{кр}$ — критический уровень деполяризации.

- как и все местные потенциалы, он распространяется с помощью местных токов с затуханием, достигая ближайшего к постсинаптической мембране участка возбудимой мембраны (то есть мембраны, в которой имеются потенциалчувствительные каналы);
- если при этом в области возбудимой мембраны достигается уровень $E_{кр}$, то возникает ПД.

Таким образом, ВПСП повышает возбудимость и вызывает ПД не в месте своего возникновения, а в области примыкающей возбудимой мембраны.

В подавляющем большинстве случаев одиночный ВПСП подпороговый, то есть не может вызвать ПД. Исключение составляют лишь несколько синапсов, в том числе — нервно-мышечный (см. ниже). Таким образом, для развития ПД необходима **суммация** (сложение) ВПСП.

Тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП)

Это гиперполяризующие потенциалы (рис. 2.2, Б). Поскольку при ТПСП мембранный потенциал отдалается от $E_{кр}$, возбудимость падает (развивается торможение); отсюда и «тормозный» в названии.

ТПСП понижает возбудимость не в месте своего возникновения, а в области примыкающей возбудимой мембраны, то есть препятствует тому, чтобы под действием ВПСП возник ПД.

Метаботропные рецепторы

Эти рецепторы активируются не только медиаторами, но также гормонами и другими биологически активными веществами. Они сопряжены с внутриклеточными ферментативными системами: активация рецептора непосредственно или через промежуточные этапы приводит к активации фермента. Метаботропные рецепторы делятся на **рецепторы с собственной ферментативной активностью** (трансмембранные белки, внеклеточный участок которых является собственно рецептором, а внутриклеточный — ферментом), **рецепторы, сопряженные с ферментами** (внеклеточный участок является собственно рецептором, а внутриклеточный активирует определенный фермент), и **рецепторы, сопряженные с G-белками** (внеклеточный участок является собственно рецептором, а внутриклеточный активирует так называемый G-белок; последний, в свою очередь, активирует функционально важные внутриклеточные белки, многие из которых являются ферментами). Метаботропные рецепторы медиаторов в подавляющем большинстве случаев относятся к последней группе. Подробнее о метаботропных рецепторах см. гл. 7.

Роль ионотропных и метаботропных рецепторов

Ионотропные рецепторы позволяют осуществлять гораздо более быструю и точную регуляцию. Соответственно, они широко используются там, где такая регуляция необходима — при передаче возбуждения с нейрона на нейрон и с нейрона на скелетную мышцу.

Метаботропные рецепторы обеспечивают более длительный эффект, затрагивающий клетку в целом — ее функции и метаболизм. Следовательно, они используются там, где нужны такого рода влияния — в частности, в нервной регуляции внутренних органов. Метаботропные рецепторы широко представлены в ЦНС (причем чем выше уровень, тем больше доля метаботропных рецепторов), что, очевидно, связано с такими долговременными изменениями состояния мозга и отдельных нейронов, как память, эмоции, общий уровень активности и т. п.

Инактивация медиатора

После того как медиатор подействовал на рецепторы, он должен быть удален из синаптической щели. Существуют 3 способа этого удаления, или **инактивации медиатора**.

1. Диффузия из синаптической щели в окружающие ткани.
2. Обратный захват пресинаптическим окончанием.
3. Ферментативный распад.

Диффузия

- Это самый простой способ, не требующий ни ферментов, ни белков-переносчиков.
- Это самый медленный способ, позволяющий медиатору действовать долго, но тем самым делающий невозможным передачу частых сигналов.
- Этот способ позволяет медиатору действовать сразу на много клеток, но тем самым делает невозможной точную прицельную регуляцию.

Примером может быть нервная регуляция сокращений кишечника, когда медиаторы изливаются из нервного волокна в окружающую мышечные слои межклеточную жидкость и широко диффундируют по ней (гл. 3, разд. «Гладкие мышцы»).

Обратный захват

- Обратный захват требует специализированных белков, обеспечивающих перенос медиатора в пресинаптическое окончание, а затем — в пузырьки.
- Этот способ существенно быстрее диффузии.
- Этот способ экономичен — он позволяет многократно использовать медиатор.
- Обратный захват медиатора может регулироваться, что позволяет изменять эффективность синаптической передачи (см. ниже, разд. «Регуляция синаптической передачи»).

В силу приведенных причин обратный захват участвует в инактивации очень многих медиаторов.

Ферментативный распад

- Этот способ требует ферментов, отвечающих за разрушение медиатора.
- Это самый быстрый способ, обеспечивающий передачу импульсов высокой частоты.

Примером может быть передача возбуждения с нейрона на скелетную мышцу.

Отметим, что в одном и том же синапсе могут одновременно действовать два или все три механизма инактивации.

Регуляция синаптической передачи

Реакция постсинаптической клетки на ПД, пришедший в пресинаптическое окончание, может под действием различных регуляторных факторов либо увеличиваться (повышение эффективности синаптической передачи, или **синаптическое облегчение**), либо уменьшаться (снижение эффективности синаптической передачи, или **синаптическая депрессия**).

Эта регуляция синаптической передачи может осуществляться либо на пресинаптическом уровне (изменение количества и времени пребывания медиатора в синаптической щели), либо на постсинаптическом уровне (изменение реакции постсинаптической клетки на медиатор).

Как уже говорилось, регуляция на пресинаптическом уровне сводится к изменению:

Общая физиология сенсорных систем

Изучение сенсорных систем включает две стороны:

- **субъективную** — как мы воспринимаем окружающий мир;
- **объективную** — почему (то есть посредством каких механизмов) мы его так воспринимаем.

Субъективную сторону изучает психология. Она исследует такие явления, как восприятие и ощущения. Объективную сторону изучает физиология. Ее предметом служат такие явления, как свойства рецепторов, кодирование информации и пр. Можно сказать, что психология исследует результат, а физиология — механизмы работы сенсорных систем.

Разговор о сенсорных системах мы начнем с основ психологии восприятия — сначала надо понять, каковы особенности нашего восприятия, а затем уже — какие механизмы обеспечивают эти особенности.

Психология восприятия

Самым плодотворным течением в области психологии восприятия стала *гештальтпсихология*, согласно которой мы всегда воспринимаем не отдельные раздражители, а цельный образ — **гештальт**. Чтобы воспринять цельный образ, надо: 1) выделить его из массы других раздражителей; 2) распознать, то есть «подогнать» под уже имеющийся в памяти привычный образ. А это означает, что мы, в отличие от фотоаппарата, не фиксируем все подряд и все как есть, а проводим определенные преобразования поступающей информации. Отсюда вытекают основные законы восприятия цельного образа (гештальтпсихологии).

1. **Закон фона и фигуры.** Во всем потоке воспринимаемой нами информации мы выделяем главное — фигуру; все остальное является фоном. Классический пример приведен на рис. 16.1, А. В зависимости от того, на чем мы сосредоточиваем внимание, мы видим на этом рисунке либо черную вазу на белом фоне, либо два обращенных друг к другу белых лица на черном фоне. Другой пример — **эффект вечеринки**: на шумной вечеринке (например, дискотеке) при интересном разговоре мы слышим не громкую музыку (фон), а тихую речь собеседника (фигуру).

2. **Закон постоянства восприятия.** Знакомые нам предметы распознаются нами и воспринимаются одинаковыми (постоянными), хотя их объективные образы (например, изображения на сетчатке) могут быть абсолютно различными. Пример: когда к нам приближается человек, то у нас не создается впечатления, будто он на глазах превращается в гиганта, хотя именно это и происхо-

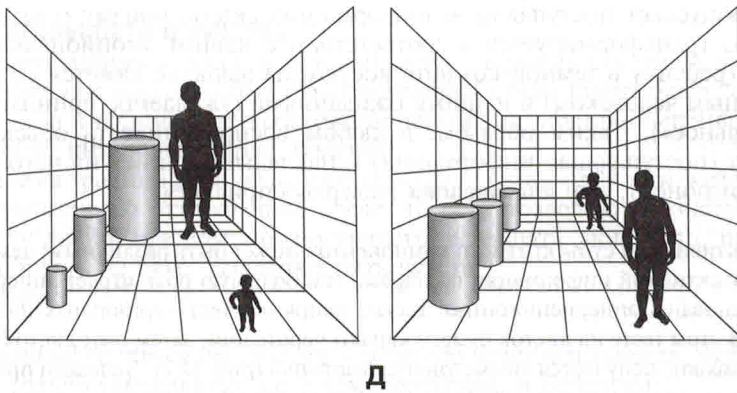
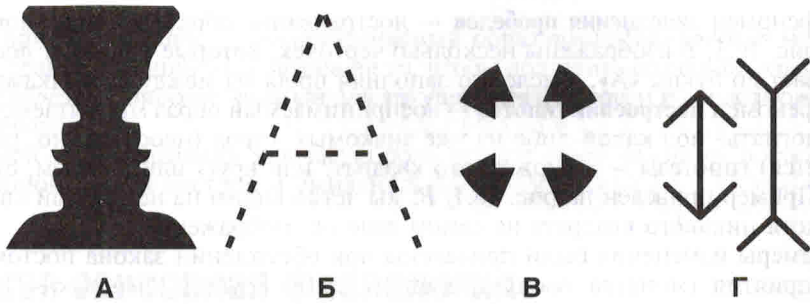


Рисунок 16.1. Законы восприятия и зрительные иллюзии. А. Закон фона и фигуры. Б. Заполнение пробелов. В. Построение гипотез. Г, Д. Зрительные иллюзии.

дит с его изображением на сетчатке. Другой пример — монетка всегда кажется нам круглой, даже если повернута к нам почти в профиль и ее изображение на сетчатке эллипсоидное.

3. Закон трансформации образа. Этот закон констатирует тот факт, что выделение фигуры из фона и распознавание образа означают преобразование (трансформацию), порой значительное, поступающей информации (объективного образа). Для удобства можно разделить все виды трансформации образа на **ограничение** (устранение лишней информации), **дополнение** (добавление новой информации) и **изменение** (исправление поступающей информации), хотя все эти процессы почти всегда действуют одновременно.

- К механизмам ограничения относятся, в частности:
 - **ограниченность рецепторов** (например, мы не воспринимаем инфракрасные и ультрафиолетовые лучи);
 - **адаптация** (мы быстро перестаем воспринимать не изменяющуюся информацию — надетую на нас одежду; неподвижные предметы, если только не «ощупываем» их постоянно глазами; неизменные тактильные раздражители, именно поэтому мы кошку гладим, а не просто держим руку у нее на голове);
 - **избирательное внимание** на объекте, например упомянутый уже эффект вечеринки.
- К механизмам дополнения относятся:

- феномен **заполнения пробелов** — достраивание образа до знакомого. На рис. 16.1, *Б* изображены несколько черточек, которые наш мозг достраивает до буквы «А», мысленно заполняя пробелы между черточками;
- феномен **построения гипотез** — воспринимаемый образ мы пытаемся «подогнать» под какой-либо из уже знакомых, строя (неосознанно, разумеется) гипотезы — «а может, это квадрат? или круг? или, скажем, буква?» Пример приведен на рис. 16.1, *В*: мы четко видим на нем белый квадрат, хотя никакого квадрата на самом деле не изображено.
- Примеры изменения были приведены при обсуждении закона постоянства восприятия (монетка воспринимается всегда круглой, человек — всегда примерно одинакового роста).

Чрезвычайно важно, что все эти механизмы обусловлены тем, что *мозг сопоставляет объективный образ со знакомыми образами, хранящимися в памяти*, то есть пропускает поступающую информацию сквозь призму опыта. Более того, образ трансформируется в соответствии с нашим эмоциональным состоянием (ребенку в темной комнате костюм на вешалке кажется стоящим у стены черным человеком) и нашими ожиданиями («желаемое принимается за действительное»). Таким образом, в любом восприятии есть объективный компонент (поступающая информация) и накладывающийся на него субъективный компонент, или **апперцепция** («сверхвосприятие»).

Вклад объективного и субъективного компонентов может быть различным; чем больше дефицит объективной информации об образе, тем большую роль играет апперцепция. На этом основаны апперцепционные тесты, например тест чернильных пятен (тест Роршаха). В этом тесте на листок бумаги капают чернилами, затем этот листок складывают и разгибают; получается симметричная картинка (рис. 16.2). Человека просят рассказать, что он видит на этой картинке; поскольку на ней не изображено ничего, воспринимаемый человеком образ является почти чистой апперцепцией, и опытный психолог может по рассказу пациента распознать его настроение, мысли и ожидания.



Рисунок 16.2. Пятна Роршаха.

Любопытным примером трансформации образа с целью постоянства восприятия служат **иллюзии** — ошибочные восприятия реально существующих объектов. Наиболее распространены зрительные иллюзии, некоторые из которых приведены на рис. 16.1, *Г—Д*. На рис. 16.1, *Г* правая линия кажется длиннее, чем левая, хотя на самом деле они одинаковы. В левой части рис. 16.1, *Д* бочонки и человечки на заднем плане кажутся гораздо большими, чем на переднем плане; если же посмотреть на правую часть этого рисунка, то нам покажется, что бочонки и человечки на переднем и заднем плане примерно одинаковы (на самом деле соотношение между размерами бочонков и человечков и слева, и справа одинаковое). Зрительные иллюзии — это своеобразная плата за особенности нашего восприятия, но это очень небольшая плата за то, что человек на наших глазах не превращается из карлика в гиганта только потому, что шагнул нам навстречу!

Итак, сформулируем главные положения, следующие из психологических особенностей восприятия.

- Восприятие активно — воспринимаемый образ *трансформируется* мозгом.
- Эта трансформация направлена на то, чтобы доставить сознанию *оптимальный образ* — наиболее важный для текущей деятельности и по возможности распознанный.
- В этой трансформации ключевую роль играют *опыт* человека, а также его эмоциональный настрой и ожидания.

Общая сенсорная физиология

Основные понятия

Чувствительность и чувства

- **Чувствительность** — это вся та информация, которая поступает в ЦНС. Она включает как информацию об окружающей среде (зрительная, слуховая и пр.), так и информацию о состоянии организма (проприоцептивная, вестибулярная, интероцептивная, болевая).
- **Чувствами** традиционно называют те виды чувствительности, которые несут информацию об окружающей среде, то есть позволяют познать мир. Поскольку любой предмет можно увидеть, услышать, пощупать, понюхать и попробовать на вкус, выделяют пять чувств:
 - зрение;
 - слух;
 - осязание (в широком смысле — кожную чувствительность, включающую не только тактильную, но и температурную и болевую);
 - вкус;
 - обоняние.

Раздражители и модальности

- **Раздражители** — это физические и химические факторы, вызывающие активацию рецепторов и воспринимаемые сенсорными системами. Раздражители делятся на:
 - механические;
 - химические;
 - температурные;
 - электромагнитные (световые).
- **Модальность** — это качество ощущения, обусловленное активацией определенной сенсорной системы. Один и тот же раздражитель в зависимости от того, на какие рецепторы он действует, может вызывать разные ощущения (разных модальностей) — например, под действием механических раздражителей возникают слуховые, тактильные и вестибулярные ощущения, активируются проприорецепторы и барорецепторы и пр. Примеры модальностей — зрительная, слуховая, вкусовая, обонятельная, осморцепторная и другие. Таким образом, *раздражитель — понятие объективное, а модальность — субъективное*. Например, молекула глюкозы — это химический раздражитель, а вкус (в данном случае, сладкий) — модальность; фотон с длиной волны 600 нм — это электромагнитный раздражитель, а цвет (в данном случае, красный) — это модальность и т. п.

Адекватные и неадекватные раздражители

Каждый рецептор настроен на восприятие определенного раздражителя, но и другие раздражители могут вызвать активацию этого рецептора, если они дос-

таточно сильны. Примеры — искры из глаз при ударе по глазу, звон в ушах при ударе по уху и пр. Те раздражители, на восприятие которых данный рецептор настроен, называются адекватными, остальные — неадекватными. Разница между ними в том, что **порог активации** (минимальная сила раздражителя, при которой рецептор активируется) для адекватных раздражителей на много порядков ниже; например, фоторецептор глаза может реагировать на несколько фотонов или даже на один фотон и т. п.

Отделы сенсорных систем¹

Общий план строения сенсорных систем

Все сенсорные системы построены по одинаковому плану. Они состоят из следующих отделов (рис. 16.3):

- периферический, включающий:
 - ◆ дорецепторный;
 - ◆ рецепторный;
- спинально-стволовой;
- таламический;
- корковый.

Исключение составляет только обонятельная система, большая часть путей которой идет в кору головного мозга, минуя таламус.

В каждом из этих отделов происходят процессы, направленные на трансформацию образа (см. выше, разд. «Психология восприятия»). В то же время каждый из этих отделов выполняет и уникальную специфическую функцию.

- Дорецепторный отдел отвечает за **предобработку** раздражителя, еще не преобразованного в форму электрических сигналов.
- Рецепторный отдел отвечает за преобразование раздражителя в электрический сигнал, или **сенсорное преобразование**.
- Спинально-стволовой отдел отвечает за **первичное реагирование** (например, поворот головы и глаз в сторону раздражителя) и **управление вспомогательными системами** органов чувств (например, изменение просвета зрачков и кривизны хрусталика).

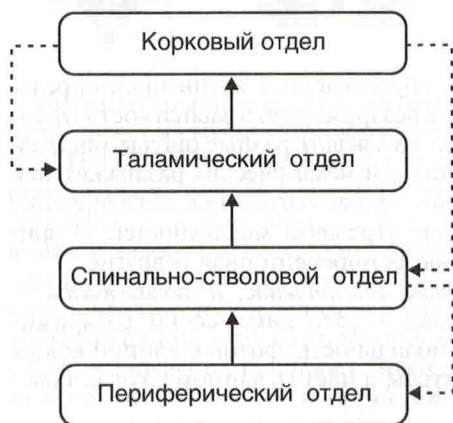


Рисунок 16.3. Типичная схема организации сенсорных систем. Сплошные стрелки — афферентные связи, пунктирные — эфферентные. Подробнее см. в тексте.

¹ В отечественной литературе широко используется термин «анализатор», близкий к термину «сенсорная система».