

УДК 612.821.8 (075.8)
ББК 28.67я73
С17

Автор:

Владимир Олегович Самойлов — д-р мед. наук, профессор,
член-корреспондент РАН, заслуженный деятель науки Российской Федерации

Самойлов В. О.

С17 Курс лекций по физиологии для студентов высших учебных заведений, обучающихся по физико-техническим направлениям : в 2 т. / В. О. Самойлов. — 2-е изд., испр. и доп. — Санкт-Петербург : ИнформМед, 2016 — Т. 1 : Физиология возбудимых тканей, нервной системы, высшей нервной деятельности, анализаторов и эндокринной системы: учебное пособие для вузов. — 415 с. : ил.

ISBN 978-5-7695-3100-2

УДК 612.821.8 (075.8)

ISBN 978-5-76953100-2 (Т. 1)

© Самойлов В. О., 2016
© ООО «ИнформМед», 2016

СОДЕРЖАНИЕ

ЛЕКЦИЯ № 1. ФИЗИОЛОГИЯ — ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ФУНДАМЕНТ МЕДИЦИНЫ. ВОЗБУДИМОСТЬ И ВОЗБУЖДЕНИЕ.....	12
1.1. Предмет физиологии	12
1.2. Методы физиологических исследований	13
1.3. Основные свойства живых тканей	14
1.4. Раздражимость и возбудимость, раздражение и возбуждение.....	15
1.5. Признаки возбуждения.....	15
1.6. Реакции невозбудимых и возбудимых мембран на раздражители.....	16
1.7. Вольт-амперные характеристики возбудимой и невозбудимой мембран	18
1.8. Пороговый раздражитель как мера возбудимости	20
1.9. Электротонические явления	21
1.10. Рефрактерность.....	23
1.11. Аккомодация возбудимых тканей.....	24
1.12. Лабильность возбудимых тканей	28
1.13. Локальный ответ.....	29
ЛЕКЦИЯ № 2. МОЛЕКУЛЯРНЫЙ МЕХАНИЗМ ВОЗБУЖДЕНИЯ	31
2.1. Потенциалзависимые натриевые каналы	31
2.2. Калиевые каналы	37
2.3. Кальциевые каналы	38
ЛЕКЦИЯ № 3. ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ	41
3.1. Морфофункциональные свойства мышечной ткани.....	41
3.2. Пассивные механические свойства мышечной ткани.....	42
3.3. Типы мышц и их функции	45
3.4. Гетерогенность скелетных миоцитов	45
3.5. Актин-миозиновая система миоцита скелетных мышц	46
3.6. Механизм мышечного сокращения.....	48
3.6.1. Теория скользящих нитей.....	48
3.6.2. Электромеханическое сопряжение	50
3.7. Мышечная сила	52
3.8. Типы и режимы мышечного сокращения.....	53
ЛЕКЦИЯ № 4. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ ТКАНИ.....	57
4.1. Морфофункциональные свойства нервной ткани	57
4.2. Функции тела и отростков нейрона	58
4.3. Классификация нейронов	60
4.4. Функциональные особенности нейроглии	61
4.5. Основные закономерности проведения возбуждения по нервным волокнам.....	63
4.5.1. Бездекрементное проведение возбуждения	63
4.5.2. Зависимость скорости проведения возбуждения от диаметра нервного волокна	68
4.5.3. Зависимость скорости проведения возбуждения от крутизны переднего фронта потенциалов действия	68

4.5.4. Двустороннее проведение возбуждения по нервному волокну	69
4.5.5. Изолированное проведение возбуждения по нервному волокну в составе нерва и белого вещества мозга.....	69
4.5.6. Относительная неустойчивость нервных волокон	69
ЛЕКЦИЯ № 5. СИНАПТИЧЕСКАЯ ПЕРЕДАЧА	70
5.1. Электрическая синаптическая передача	70
5.2. Медиаторная синаптическая передача («химический синапс»)	72
5.3. Основные типы синапсов в центральной нервной системе.....	80
5.4. Закономерности синаптической передачи.....	83
ЛЕКЦИЯ № 6. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ И МЕХАНИЗМЫ ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ.....	84
6.1. Определение нервного центра (по И. П. Павлову)	84
6.2. Связи между нейронами (нейронные цепи и сети).....	84
6.3. Процессы возбуждения и торможения в нейронных цепях и сетях	85
6.4. Движение нервных процессов в центральной нервной системе	87
6.5. Основные функциональные свойства нервных центров.....	88
6.5.1. Одностороннее проведение возбуждения в нервном центре	89
6.5.2. Центральная задержка	89
6.5.3. Пространственная суммация возбуждений	89
6.5.4. Временная суммация возбуждений	90
6.5.5. Посттетаническая потенциация	90
6.5.6. Последействие и пролонгирование возбуждения	91
6.5.7. Трансформация ритма возбуждения	91
6.5.8. Тонус нервного центра	92
6.5.9. Пластичность нервных центров	92
6.5.10. Утомляемость нервных центров	93
6.5.11. Низкая лабильность нервных центров.....	93
6.5.12. Высокая чувствительность нервных центров к недостатку кислорода и фармакологическим агентам	93
6.6. Основные механизмы (принципы) взаимодействия нервных центров.....	93
6.6.1. Принцип реципрокности	94
6.6.2. Принцип общего конечного пути	94
6.6.3. Принцип обратной афферентации.....	94
6.6.4. Принцип субординации (подчинения) нервных центров.....	95
6.6.5. Принцип доминанты	95
ЛЕКЦИЯ № 7. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ	97
7.1. Стратегия регулирования биологических систем	97
7.2. Местная регуляция физиологических процессов	98

7.3. Гуморальная регуляция физиологических процессов.....	101
7.4. Нервная регуляция физиологических процессов.....	102
7.5. Классификация безусловных рефлексов.....	104
7.6. Обратные связи в рефлекторных актах	105
7.7. Элементы теории автоматического регулирования.....	106
7.8. Приложение теории автоматического регулирования к анализу рефлекторной деятельности.....	109
7.9. Форпостное регулирование функций организма.....	111

**ЛЕКЦИЯ № 8. СЕГМЕНТАРНЫЕ И НАДСЕГМЕНТАРНЫЕ
МЕХАНИЗМЫ СОМАТИЧЕСКИХ (ДВИГАТЕЛЬНЫХ) РЕФЛЕКСОВ.....** 113

8.1. Виды двигательной активности человека и животных.....	113
8.2. Общий план организации двигательной системы	114
8.3. Двигательная (моторная) единица и мотонейронный пул.....	115
8.4. Роль спинного мозга в организации движений.....	116
8.5. Роль ствола головного мозга в регуляции движений.....	120
8.6. Роль мозжечка в регуляции движений.....	122
8.7. Роль базальных ганглиев и коры больших полушарий головного мозга в соматических рефлексах	126

**ЛЕКЦИЯ № 9. СЕГМЕНТАРНЫЕ И НАДСЕГМЕНТАРНЫЕ
МЕХАНИЗМЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ РЕФЛЕКСОВ.....** 131

9.1. Морфофункциональная характеристика автономной (вегетативной) нервной системы	131
9.2. Эффекты стимуляции автономной (вегетативной) нервной системы	135
9.3. Надсегментарные аппараты центральной нервной системы в управлении вегетативными процессами	137
9.4. Эмоции и функции лимбической системы мозга.....	138

**ЛЕКЦИЯ № 10. ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.
УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС** 141

10.1. Истоки рефлекторной теории.....	141
10.2. Спор о душе в середине XIX века.....	144
10.3. Создание И. П. Павловым физиологии высшей нервной деятельности	147
10.4. Развитие учения о высшей нервной деятельности	156
10.5. Физиологические методы исследования высшей нервной деятельности	157
10.5.1. Условия образования временных связей	157
10.5.2. Общий обзор методов исследования высшей нервной деятельности	159
10.5.3. Методика выработки условных слюноотделительных рефлексов у собаки (классическая методика условных рефлексов) ..	161
10.6. Различия между безусловными и условными рефлексами	163

10.7. Классификация условных рефлексов	164
10.8. Физиологический механизм образования условного рефлекса	168

ЛЕКЦИЯ № 11. ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

11.1. Классификация торможения условно-рефлекторной деятельности	171
11.2. Безусловное торможение условно-рефлекторной деятельности	172
11.3. Условное торможение условно-рефлекторной деятельности	174
11.3.1. Угасательное торможение	174
11.3.2. Дифференцировочное торможение	176
11.3.3. Условный тормоз	177
11.3.4. Торможение запаздывания	178
11.3.5. Условное торможение как «основа культуры животных и человека»	179
11.3.6. Физиологические механизмы условного торможения	180
11.4. Запредельное торможение условно-рефлекторной деятельности	181
11.5. Взаимодействие разных видов торможения при условно-рефлекторной деятельности	181

ЛЕКЦИЯ № 12. ДЕТЕРМИНИЗМ И НЕОПРЕДЕЛЕННОСТЬ В ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

12.1. Принципы рефлекторной теории Сеченова — Павлова	184
12.2. Динамический стереотип	186
12.3. Системность в высшей нервной деятельности	187
12.4. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения при условно-рефлекторной деятельности	188
12.5. Основные положения теории функциональных систем	191
12.5.1. Аfferентный синтез	192
12.5.2. Принятие решения	193
12.5.3. Акцептор результата действия (поведения)	193
12.5.4. Эfferентный синтез	194
12.5.5. Завершение поведенческих актов и оценка их результатов	194
12.6. Понятия темперамента (генотипа) и характера (фенотипа)	195
12.7. Показатели типологических различий	196
12.8. Типы высшей нервной деятельности (по И. П. Павлову)	197
12.9. Сигнальные системы, обеспечивающие высшую нервную деятельность	199

ЛЕКЦИЯ № 13. СОН И ГИПНОЗ

13.1. Регулирование цикла «сон — бодрствование»	201
13.2. Гипотезы механизмов сна	203
13.3. Стадии (фазы) сна и их физиологические механизмы	205
13.4. Изменения во сне вегетатики, соматики и психики	208
13.5. Нарушения сна у человека	209
13.6. Гипноз	209

ЛЕКЦИЯ № 14. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ	212
14.1. Элементы (структура) сознания	212
14.2. Мышление и его развитие	214
14.3. Нейрофизиологические основы речи	216
14.4. Нейрофизиология памяти.....	217
ЛЕКЦИЯ № 15. МЕХАНИЗМЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ИНФОРМАЦИИ В РЕЦЕПТОРАХ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ	223
15.1. Рецепторы сенсорных систем. Классификация рецепторов	224
15.2. Механизмы преобразования в рецепторах сигналов окружающей среды.....	228
15.3. Понятие о кодировании и особенности кодирования информации в рецепторных аппаратах	232
15.3.1. Сигнальные признаки кода в сенсорных системах	232
15.3.2. Кодирование силы раздражителя	233
15.3.3. Кодирование качества раздражителя	236
ЛЕКЦИЯ № 16. ФИЗИОЛОГИЯ ЗРЕНИЯ	239
16.1. Светопреломляющая система глаза	239
16.1.1. Приведенный редуцированный глаз человека	240
16.1.2. Острота зрения.....	242
16.1.3. Рефракция глаза.....	243
16.1.4. Аккомодация глаза	243
16.2. Биофизический механизм восприятия света фоторецепторами	245
16.2.1. Фоторецепторная мембрана	246
16.2.2. Реакция родопсина на действие света	249
16.2.3. Трансдукция световых стимулов в сетчатке	253
16.3. Особенности колбочек	257
16.4. Центральная часть зрительного анализатора	259
16.5. Психофизика зрения	262
16.5.1. Кривые видности и световая чувствительность зрительного анализатора.....	262
16.5.2. Сопоставление энергетических и светотехнических параметров света	263
16.5.3. Приведение энергетических параметров к светотехническим ...	265
16.5.4. Световая чувствительность и адаптация	265
16.5.5. Одновременный и последовательный контраст	267
16.5.6. Психофизическая оценка цвета	267
16.5.7. Бинокулярное зрение	268
16.5.8. Временные свойства зрения	270
16.5.9. Роль движений глаз в распознавании зрительных образов	270
ЛЕКЦИЯ № 17. ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВОГО, ВЕСТИБУЛЯРНОГО И ДВИГАТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРОВ.....	272

17.1. Топография рецепторных органов, расположенных в перепончатом лабиринте височной кости	272
17.2. Физиология слухового анализатора.....	274
17.2.1. Функции вспомогательных элементов наружного и среднего уха	274
17.2.2. Строение внутреннего уха	276
17.2.3. Распространение механических колебаний во внутреннем ухе (биомеханика улитки).....	278
17.2.4. Слуховая рецепция	280
17.2.5. Значение эндокохлеарного потенциала в слуховой рецепции ..	281
17.2.6. Проводниковая часть слухового анализатора	282
17.2.7. Центральная часть слухового анализатора.....	283
17.2.8. Основы физиологической акустики.....	284
17.3. Физиология вестибулярного анализатора	289
17.3.1. Периферическая часть вестибулярного анализатора	289
17.3.2. Проводниковая часть вестибулярного анализатора	295
17.3.3. Центральная часть вестибулярного анализатора.....	296
17.3.4. Чувство равновесия и вестибулярные рефлексy	296
17.4. Физиология проприоцептивной (кинестетической) сенсорной системы (двигательного анализатора)	297
17.4.1. Состав проприоцептивной (кинестетической) сенсорной системы.....	299
17.4.2. Мышечные рецепторы.....	301
17.4.3. Рецепция адекватных стимулов	303
17.4.4. Трансдукция сигналов в проприоцепторах.....	304
17.4.5. Функционирование рецепторов опорно-двигательного аппарата.....	305
17.4.6. Проводниковая часть двигательного анализатора	306
17.4.7. Кортикальная часть двигательного анализатора.....	307
ЛЕКЦИЯ № 18. ФИЗИОЛОГИЯ ХЕМОСЕНСОРНЫХ СИСТЕМ	310
18.1. Интероцептивная хемосенсорная система	312
18.1.1. Характеристика комплекса реакций на адекватную химическую стимуляцию интероцепторов.....	312
18.1.2. Функциональная анатомия хеморецепторов внутренней среды организма.....	313
18.1.3. Механизмы трансдукции химических стимулов в каротидных рецепторах	314
18.1.4. Чувствительность интероцептивной хемосенсорной системы	316
18.1.5. Центральное представительство интероцептивной сенсорной системы.....	318
18.2. Вкусовой анализатор.....	321
18.2.1. Адекватные стимулы	321
18.2.2. Восприятие вкусовых стимулов человеком.....	322
18.2.3. Функциональная анатомия рецепторного органа вкуса	325
18.2.4. Вкусовые клетки.....	327

18.2.5. Механизмы вкусовой трансдукции	328
18.2.6. Проводниковая и центральная части вкусового анализатора ..	332
18.3. Обонятельная сенсорная система	334
18.3.1. Адекватные стимулы	334
18.3.2. Свойства пахучих веществ (одорантов)	334
18.3.3. Способы исследования обонятельной чувствительности у человека	335
18.3.4. Классификация одорантов и их субъективная оценка	335
18.3.5. Рецепторный орган обоняния	338
18.3.6. Обонятельные клетки	340
18.3.7. Обонятельные жгутики	341
18.3.8. Механизмы обонятельной трансдукции	343
18.3.9. Центральное представительство обонятельной сенсорной системы	346
18.3.10. Влияние удаления мозговых структур на обнаружение и восприятие запахов	350
ЛЕКЦИЯ №19. МЕСТО ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ В РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИЙ ОРГАНИЗМА	352
19.1. Эндокринные железы и гормоны (общие понятия)	356
19.2. Классификации гормонов	360
19.3. Молекулярные механизмы синтеза и секреции гормонов	360
19.3.1. Синтез белково-пептидных гормонов	361
19.3.2. Синтез стероидных гормонов	362
19.3.3. Синтез тиреоидных гормонов	363
19.3.4. Синтез катехоламинов	366
19.3.5. Синтез эйкозаноидов	367
19.4. Молекулярные механизмы реагирования клеток и тканей на гормоны	367
19.5. Регуляция синтеза и секреции гормонов	369
ЛЕКЦИЯ № 20. ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНЫЙ КОМПЛЕКС	373
20.1. Общая характеристика гипоталамо-гипофизарного комплекса	373
20.2. Гормоны аденогипофиза человека	375
20.2.1. Адренкортикотропин	376
20.2.2. Тиреотропный гормон	376
20.2.3. Гормон роста (соматотропин)	377
20.2.3.1. Метаболические эффекты соматотропина	378
20.2.3.2. Ростовые эффекты соматотропина	379
20.2.4. Пролактин	379
20.2.5. Гонадотропины (фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны)	380
20.3. Гормоны нейрогипофиза	380
20.3.1. Вазопрессин	381
20.3.2. Окситоцин	384

ЛЕКЦИЯ № 21. МЕХАНИЗМЫ ДЕЙСТВИЯ НА ОРГАНИЗМ ОСНОВНЫХ ЭФФЕКТОРНЫХ ГОРМОНОВ	386
21.1. Эффекты гормонов щитовидной железы	386
21.2. Эффекты гормонов поджелудочной железы	389
21.2.1. Амилин	389
21.2.2. Глюкагон.....	389
21.2.3. Инсулин	390
21.2.3.1. Основные метаболические эффекты инсулина в углеводном обмене	392
21.2.3.2. Основные метаболические эффекты инсулина в жировом обмене	392
21.2.3.3. Основные метаболические эффекты инсулина в белковом обмене	392
21.3. Эффекты гормонов надпочечников	395
21.3.1. Эффекты гормонов мозгового слоя надпочечников	395
21.3.1.1. Основные метаболические эффекты адреналина	396
21.3.1.2. Основные физиологические эффекты адреналина	397
21.3.2. Эффекты гормонов коры надпочечника	397
21.3.2.1. Эффекты глюкокортикоидов.....	398
21.3.2.2. Физиологические эффекты минералокортикоидов.....	399
21.4. Эффекты гормона эпифиза.....	403
21.5. Гормональная регуляция обмена кальция в организме	404
21.5.1. Обмен кальция в организме	404
21.5.2. Ремоделирование костной ткани.....	405
21.5.3. Гормоны, регулирующие кальциевый обмен в организме	407
21.5.3.1. Регуляция кальциевого обмена паратиринном	408
21.5.3.2. Регуляция кальциевого обмена в организме кальцитонином (тирокальцитонином)	410
21.5.3.3. Регуляция кальциевого обмена кальцитриолом.....	411

УСЛОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

- АРФ — абсолютно рефрактерная фаза
АТФ — аденозинтрифосфат
АЧХ — амплитудно-частотная характеристика
БДГ — быстрые движения глаз
ВАХ — вольт-амперные характеристики
ВПСП — возбуждающий постсинаптический потенциал
ГАМК — γ -аминомасляная кислота
ГМК — гладкомышечные клетки
ГП — генераторный потенциал
ДЕ — двигательная единица
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
ИНТ — инкапсулированные нервные тельца
КИ — коэффициент иннервации
КМ — кардиомиоциты
КМП — критический мембранный потенциал
КПД — коэффициент полезного действия
КТ — компьютерная томография
КУ — корректирующее устройство
КУД — критический уровень деполяризации
КЧСМ — критическая частота слияния мельканий
ЛО — локальный ответ
МРТ — магнитно-резонансная томография
МСК — механосенситивные ионные каналы
НС — наружный сегмент
ОР — объект регулирования
ОРФ — относительно рефрактерная фаза
ОС — обратная связь
ОСБ — одорантсвязывающие белки
ПА — пусковая афферентация
ПД — потенциал действия
ПКП — потенциал концевой пластинки
ПП — потенциал покоя
ПЭТ — позитронно-эмиссионная томография
РНК — рибонуклеиновая кислота
РП — рецепторный потенциал
САР — система автоматического регулирования
СНО — свободные нервные окончания
СПС — саркоплазматическая сеть
ТПСП — тормозный постсинаптический потенциал
ТЭА — тетраэтиламмоний
УЗД — уровень звукового давления
ФЭ — фаза экзальтации
цАМФ — циклический аденозинмонофосфат
цГМФ — циклический гуанозинмонофосфат
ЦНС — центральная нервная система
ЭКП — эндокохлеарный потенциал
ЭС — элемент сравнения (компаратор)
ЭТП — электротонический потенциал
ЭЭГ — электроэнцефалограмма (-графия)
ЯМР — ядерный магнитный резонанс
- АМРА — амино-3-гидрокси-5-метил-4-изоксазол-пропионат
NMDA — N-метил-D-аспартат
REM — rapid eye movement

1.1. ПРЕДМЕТ ФИЗИОЛОГИИ

Физиология служит стержнем всех физиологических наук, которые в течение XX века отпочковывались от нее. Речь идет о биохимии, биофизике, патологической физиологии, физиологии труда и спорта, подводной и авиационной физиологии и других дисциплинах.

Предметом всех физиологических наук являются *функции* организма. *Физиологической функцией* называют *специфическую деятельность* организма, органа, ткани. Это понятие лежит в основе определений всех физиологических терминов. Например, весьма многогранное понятие *системы*, используемое во многих науках, имеет в физиологии конкретное определение: *физиологическая система* представляет собой совокупность органов и тканей, а также процессов в них, обеспечивающих выполнение общей для них *функции*.

Предмет физиологии изменялся по мере ее развития как научной и учебной дисциплины. В течение многих веков прерогативой физиологии было изучение всех аспектов физиологической функции. Сейчас оператор физиологической функции, то есть ее механизм, изучается биохимиками и биофизиками. Первые исследуют химические, а вторые — физические и физико-химические механизмы физиологических процессов. Предметом патологической физиологии являются нарушения физиологических функций при патологии.

Физиология (в медицинских вузах ее называют нормальной физиологией) изучает сейчас, во-первых, функции организма как формы его деятельности с определенным конечным результатом, проявлением которого служат *физиологические свойства*, и, во-вторых, *механизмы регуляции* этих функций, обеспечивающие жизнедеятельность человека и животных во взаимодействии с окружающей средой. Последнее обстоятельство согласуется с мнением «отца русской физиологии» Ивана Михайловича Сеченова, утверждавшего, что «в определение организма должна входить окру-

ЛЕКЦИЯ № 1

ФИЗИОЛОГИЯ — ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ФУНДАМЕНТ МЕДИЦИНЫ. ВОЗБУДИМОСТЬ И ВОЗБУЖДЕНИЕ

жающая его среда». Илья Фаддеевич Цион, учитель И. П. Павлова, писал: «Физиология — наука, которая испокон веков пользовалась привилегией одинаково интересоваться всех людей».

А сам первейший физиолог мира («*princeps physiologorum mundi*») Иван Петрович Павлов внушал ученикам: «Для того, чтобы наслаждаться жизнью, человек должен быть здоровым, сильным и умным. И физиолог обязан научить его этому».

1.2. МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Характеризуя методы физиологических исследований, И. П. Павлов говорил: «...наш предмет изучается и исследуется всеми ресурсами современного естествознания. Мы пользуемся и анатомией, и гистологией, и химией, и физикой... главным орудием исследования является опыт». Сказанное свидетельствует, что физиология шла и продолжает идти в авангарде внедрения научной методологии в медицину и биологию. Кроме *эксперимента*, она непременно использует и два других атрибута научного метода изучения природы: *измерения* и *математический анализ* функциональной зависимости реакций физиологических систем от параметров раздражителей, используемых в экспериментах.

При проведении экспериментов в любой науке стремятся избежать таких воздействий на объект исследования, которые приводят к искажениям результатов опыта. В физиологии на это обращается особое внимание, поскольку живая система отличается высокой чувствительностью к раздражителям, реактивностью и ранимостью. Предупреждение искажений, то есть недопущение артефактов в физиологических экспериментах, — предмет особой заботы физиологов.

В физиологии различают *острые* и *хронические* опыты. Первые называют *вивисекцией* (в дословном переводе — живосечение). В них физиолог использует оперативную технику, для того чтобы под наркозом (или при местной анестезии) добраться до исследуемого органа и провести на нем необходимые эксперименты. К острым опытам относятся также эксперименты на изолированных (выделенных из организма) органах и тканях.

При *хронических* исследованиях на подопытных животных проводят хирургические операции, делая доступными для эксперимента определенные органы и ткани. После операций животных выхаживают. Дожидаются заживления операционных ран, после чего ставят опыты, которые могут продолжаться в течение многих лет.

Такие опыты начали проводить еще в XVII веке, но только в XIX столетии И. П. Павлову удалось разработать *систему хронических экспериментов* при исследовании пищеварения. Он сформировал фистулы (свищи, то есть отверстия) во всех органах желудочно-кишечного тракта, что позволило получать пищеварительные соки, образующиеся в слюнных железах, желудке, поджелудочной железе, печени, кишечнике, анализировать их объем и химический состав при действии разнообразных раздражителей. Весь желудочно-кишечный тракт предстал перед исследователями как своеобразный конвейер, в разных участках которого соблюдается преемственность обработки пищи.

Благодаря выдающимся хирургическим способностям и внедрению в физиологию достижений хирургии (асептики и антисептики, наркоза, техники полостных

операций) И. П. Павлов создал искусственные «окна» во всех органах желудочно-кишечного тракта и заглянул через них в интимную жизнь пищеварительной системы. Она раскрылась во всей полноте — во взаимодействии отдельных элементов, обеспечивающем единство гетерогенного комплекса органов. Столь последовательный системный подход к физиологическим проблемам был реализован впервые в истории человечества. В отношении не только в пищеварительной, но и других физиологических систем этого никому не удавалось сделать.

По мнению И. П. Павлова, вся познавательная деятельность человека строится на основе анализа и синтеза изучаемых процессов. Если отнести это к научным физиологическим исследованиям, то *острый опыт* позволяет проводить главным образом *анализ* функций организма, а *хронический* — не только их анализ, но и *синтез*.

«Синтез, широко примененный к организму, как новый метод, окажет, — считал Павлов, — великую помощь будущим физиологическим исследованиям». Развитие научной методологии в физиологии и медицине подтвердило этот прогноз.

Своеобразной формой хронического эксперимента, играющей важную роль в развитии физиологии человека, служат клинические наблюдения и исследования. Выдающийся французский физиолог Клод Бернар писал: «...что не смеет мы (ученые. — *Авт.*) пробовать на людях, делает природа — экспериментатор более дерзкий». Физиологические обследования людей, имеющих ту или иную патологию, дают богатую информацию и о нормальном функционировании организма. Информативность таких «экспериментов» возрастает по мере разработки новой аппаратуры для неинвазивных медико-биологических исследований.

1.3. ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВЫХ ТКАНЕЙ

1. *Специфическая организация*, в основе которой лежит построение живых тканей из *клеток*. Клетка представляет собой первичную элементарную структурную и функциональную единицу живых систем. В ней сосредоточены «общие проблемы жизни» (Макс Ферворн).

2. *Специфический метаболизм*, для которого характерны матричный синтез и многоконтурные обратные связи, тонкая координация анаболизма и катаболизма, порождающего диссипативные структуры.

3. Способность к *самоорганизации* и *саморегуляции* на всех уровнях.

4. *Подвижность*, которую у всех представителей живого царства (микробов-спирохет, растений, животных) обеспечивают всего две молекулярные системы: актин-миозиновая и тубулин-динеиновая (кинезиновая).

5. *Рост и развитие*.

6. *Наследственность* и *изменчивость*.

7. *Реактивность* (как основа изменчивости) — способность реагировать на изменения окружающей среды. В физиологии это свойство обычно называют *раздражимостью*.

1.4. РАЗДРАЖИМОСТЬ И ВОЗБУДИМОСТЬ, РАЗДРАЖЕНИЕ И ВОЗБУЖДЕНИЕ

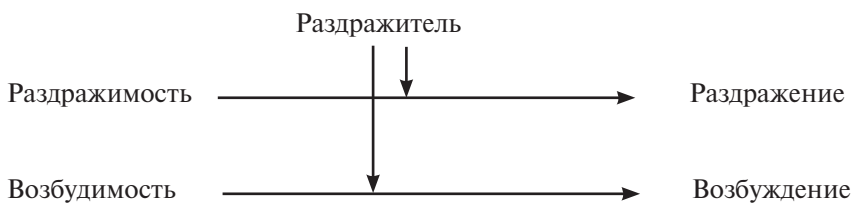
Под *раздражимостью* понимают способность живых тканей изменять свои свойства или состояние под действием раздражителей. Это потенциальная способность, которая реализуется тогда, когда ткань подвергается воздействию раздражителей.

Раздражителями (стимулами) называют отклонения физических и химических параметров среды от величин, привычных для организма, органа, ткани.

Если раздражитель воздействует на ткань или орган, обладающие раздражимостью, то в них развивается *раздражение*. Иными словами, *раздражение* — это реакция ткани или органа на раздражитель.

Раздражимость присуща всем живым тканям. Вместе с тем в физиологии принята своеобразная терминология для нервной и мышечной тканей. Их способность реагировать на раздражители называют *возбудимостью*, а реакцию на них — *возбуждением*. Нервная и мышечная ткани называются *возбудимыми*. В биофизике так обозначают биологические мембраны, в которых присутствуют потенциалзависимые ионные каналы. Именно такие мембраны генерируют потенциалы действия.

С учетом биофизических данных *возбудимым тканям* можно дать следующее определение: это ткани, состоящие из клеток, плазмолемма которых содержит *потенциалзависимые ионные каналы*.



1.5. ПРИЗНАКИ ВОЗБУЖДЕНИЯ

1. *Специфическая реакция*: в нервной ткани — нервная импульсация, в мышечной ткани — сокращение.
2. Генерация *потенциалов действия*.
3. *Проводимость* — *бездекрементное распространение* потенциалов действия по возбудимым мембранам.
4. Уменьшение *электрического импеданса* вследствие повышения проницаемости возбудимых мембран для ионов.
5. Усиление *метаболизма*, преимущественно катаболизма, что проявляется в увеличении содержания конечных (CO_2 , NH_3) и промежуточных (например, молочной кислоты) продуктов катаболизма, повышении потребления кислорода и исходных субстратов метаболизма.
6. Повышение *температуры* возбудимой ткани.