

В.И.ФИЛИМОНОВ

Физиологические основы психофизиологии

Москва
«МЕДпресс-информ»
2003

УДК
ББК
Ф

Филимонов В.И.

Ф Физиологические основы психофизиологии. — М.: МЕДпресс-информ,
2003. — 320 с., ил.
ISBN 5-901712-76-5

УДК
ББК

Владимир Иванович Филимонов
Физиологические основы
психофизиологии

ISBN 5-901712-76-5



Лицензия ИД №04317 от 20.04.01
Подписано в печать 29.01.03. Формат 60x84/16.
Печать офсетная. Печ. л. 20. Тираж 3000 экз. Заказ _____

Издательство «МЕДпресс-информ».
107140, Москва, ул. Краснопрудная, д.1, стр.1.
Для корреспонденции: 111539, Москва, а/я 215
E-mail: medpress@mtu-net.ru
www.med-press.ru

ISBN 5-901712-76-5

© Филимонов В.И., 2003
© Оформление, оригинал-макет.
Издательство «МЕДпресс-информ», 2003

ВВЕДЕНИЕ

Данная книга включает краткую характеристику анатомического строения человека и особенно его центральной нервной системы (ЦНС), физиологическую характеристику и механизмы регуляции функций органов и человека в целом, а так же психофизиологию. Она предназначена для студентов, изучающих психологию, и надеюсь, будет полезна для практикующих психологов.

При наличии большого количества специальной литературы по высшей нервной деятельности и, хотя и несколько меньшее, по психофизиологии возросший интерес к психологическим наукам не удовлетворяется их тиражом или же сложностью изложения материала. Если можно так выразиться, то большинство из них написаны для преподавателей, а не для студентов, которые изучают данный предмет на первом курсе либо пытаются осваивать его азы заочно. При изложении материала автор стремился излагать его как можно проще и в то же время пытался не скатиться до примитивизации, сохраняя современный научный уровень. Как это получилось судить читателям.

Ряд разделов книги написан «с перехлестом» — в расчете на наиболее любознательных, и такие разделы выделены более мелким шрифтом. Кроме того, материал некоторых глав (например, гл. 9, 10) казалось бы не имеет никакого отношения не только к психологии, но и психофизиологии. Но он сознательно включен для того, чтобы изучающий психологию не забывал о том, что человек состоит из множества функциональных систем, и его поведение нередко зависит от состояния этих «далеких» от головного мозга органов. И чтобы это оценить необходимо знать что из себя представляют данные системы, какую функцию они выполняют в целостной системе — человеке.

В настоящее время физиологическая наука многие вопросы, относящиеся к механизмам организации поведения человека в реальных условиях жизни, трактует с несколько других позиций, чем это было в прежние годы. Сейчас физиология берется за разрешение и таких вопросов, которые ранее оставались без ее внимания (к примеру, проблема адаптации, экологии), что было учтено при написании данного учебника.

Надеюсь, что данная книга будет полезна перед изучением специальных учебников по психофизиологии.

*Доктор медицинских наук, профессор
В.И. Филимонов*

Раздел 1

ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМ РЕГУЛЯЦИИ

1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

1.1. Общая характеристика физиологии человека

1.1.1. Теория «единого поля» и жизнь

Современная наука все более приходит к заключению о необходимости разработки новой теории как в целом о Вселенной, так и о сущности жизни и ее происхождении. В области фундаментальных знаний приближается время великой революции, опирающейся на представление о *едином физическом поле*, гранью которого является ныне признанная очень сложная *энергоинформационная часть*. Вскоре мы должны стать свидетелями коренного изменения наших представлений о пространстве и времени с позиций многомерности Вселенной. Одним из претендентов на такую всеобъемлющую теорию являются представления о *торсионных полях*, возникающих при вращательных движениях. В плане таких представлений особое место должно быть отведено биологической форме существования материи и вершины ее развития — человеку.

Если ранее господствовала идея о «*самозарождении*» жизни на планете Земля или о ее занесении из космоса в виде неких *материальных субстратов* (органических молекул или целых клеток), то сейчас высказывается мнение о принесении жизни на нашу планету в форме постоянно действующих во Вселенной *биологических полей*. И одним из кардинальных свойств этих полей является то, что под их воздействием «живые» молекулы формируются везде, где для этого имеются необходимые условия.

Полагают, что биополе является частным состоянием единого «сверхполя» Вселенной, к которому относятся также гравитация, электромагнетизм и все другие известные нам поля и частицы. Известно, что *поле* — это совокупность фотонов, движущихся по волновым законам. Электромагнитное поле либо привязано к зарядам и токам, либо отрывается от них в виде электромагнитного излучения (от радио до рентгеновского диапазона). Мезонные поля «склеивают» ядра, электромагнитные поля — атомы и молекулы, гравитационные поля «склеивают» материальные тела. Предполагают, что для склеивания молекул и атомов в макроскопические тела необходим еще квант поля тяготения — *гравитон*. До сих пор обнаружить наличие гравитона еще не удалось, хотя его проявление изучено и выражено в законе всемирного тяготения. Полагают, что скорость распространения гравитационного поля значительно превышает скорость распространения света.

Человечество постепенно не только изучает, но и овладевает полями. Так, научившись управлять электричеством, человек создал системы, генерирующие и принимающие электромагнитные излучения. Это нашло широкое применение и при изучении многих процессов, определяющих функциональные механизмы ор-

ганизма человека. К примеру, в физиологии и психофизиологии активно используется регистрация биотоков с отдельной клетки, или целого органа.

Человеческий организм содержит собственное электромагнитное поле, обусловленное различными биоэлектрическими процессами его, которое взаимодействует с электромагнитными полями Земли, космоса и созданными самим человеком. Результатами этого постоянного взаимодействия определяются влияния на функциональное состояние организма или его отдельных структурных образований. В настоящее время предполагается, что в организме имеется сеть проводников таких биополей, а биологически активные точки кожных покровов более чувствительны для ввода внешних электромагнитных полей. Эти представления издревле используются в восточной медицине для акупунктурного лечения (иглотерапия и ее разновидности).

Но необходимо иметь в виду, что на сегодня ни одна из научных концепций происхождения жизни на Земле не может быть признана абсолютно верной и доказанной. Не вдаваясь в дальнейшее обсуждение проблем происхождения и смысла жизни, перейдем к краткой характеристике ее. Основным признаком живого является способность *размножаться* — оставлять после себя потомство аналогичное материнскому. Это наблюдается на уровне структурно-функциональной единицы живого — клетки и организма в целом. Размножение сопряжено с другими свойствами живого: видоизменяться в ходе развития, запасать и использовать энергию, реагировать на раздражение, адаптироваться к изменениям окружающей среды, восстанавливать свою целостность при повреждении.

Подытоживая вышеизложенное, можно образно сказать, что река жизни питается тремя потоками: *материалов, энергии и информации*.

И еще на одном вопросе следует остановиться: в чем кроется коренное *отличие человека* от всех живущих на планете Земля. В разделе «Психофизиология» мы будем подробно обсуждать проблему рассудочного мышления. Там мы покажем, что зачатки такого типа оценки окружающей среды имеются и у животных. Но у животных познание окружающего мира необходимо лишь для сохранения себя или вида. В отличие от животных человек изучает окружающий мир, самого себя не только для самосохранения, но ради самого процесса познания. И обеспечивается этот механизм прежде всего тем, что для рассудочного мышления имеется весьма совершенный аппарат в виде речи. Человек, благодаря ей, приобрел возможность задавать себе вопросы и о смысле жизни, и о своем назначении. Скорее всего, вероятно, именно такая возможность нашего мозга и обеспечивает принципиальное отличие человека от животных.

1.1.2. Структурно-функциональная характеристика организма человека

Основной структурной и функциональной единицей живых организмов являются *клетки*, которых в человеческом организме насчитывается около десяти квадриллионов. Это ограниченная активной мембраной упорядоченная система биополимеров и субклеточных структур, в которой сосредоточены основные свойства живого организма. Еще в период внутриутробного развития в организме формируются разнообразные типы клеток: эпителиальные, соединительные, мышечные, нервные

и другие. В последующем подавляющее большинство клеток путем *физиологической регенерации* самообновляется, поддерживая свой пул.

В период внутриутробного развития различного типа клетки формируют *органы*, которые образуют системы органов: сердечно-сосудистую, дыхательную, желудочно-кишечный тракт, выделения, половые органы, костную, скелетную мускулатуру, кожу.

Как правило, все органы выполняют несколько функций (полифункциональны), и для выполнения какой-либо сложной функции происходит объединение различных органов в *функциональные системы*. Можно выделить следующие крупные функциональные системы: размножения, движения, транспорта газов, пищеварения, выделения, терморегуляции, защитная. Для такого объединения, для их взаимодействия, а также для формирования единого организма, то есть для регуляции функций, имеются системы регуляции.

Организм является самостоятельно существующей единицей органического мира, представляющей собой саморегулирующуюся систему, реагирующую как единое целое на различные изменения внешней и внутренней среды. Организм может существовать только при постоянном взаимодействии с окружающей его внешней средой и в результате такого взаимодействия его органы самообновляются. Однако это самообновление в различных органах происходит неоднотипно. Так, если для большинства органов процесс обновления осуществляется за счет смены «старых» клеток на «молодые», то в ЦНС такой тип обновления невозможен — клетка (нейрон), являясь носителем приобретаемой в течение обучения памяти, может обновляться лишь на уровне субклеточных структур, молекул.

Можно проследить динамику изменения функциональных проявлений на уровне различной структурной организации организма. Так, клетки (по крайней мере, подавляющее большинство их) выполняют практически все функции живого: размножаются, осуществляют обмен веществ и обладают механизмами для саморегуляции этих процессов. Ткани некоторые функции, свойственные клетке, теряют, но зато при дифференцировке возрастает их функциональная специализация, в результате чего функции становятся более совершенными. Органы, состоящие из нескольких тканей, еще больше специализируются на выполнении определенных функций, но при этом многое, свойственное клетке, в еще большей степени теряется: например, полностью утрачивается способность размножаться. Объединение органов в функциональные системы обеспечивает более совершенную функциональную специализацию. Большинство органов способно объединяться в функциональные системы с другими органами и в то же время сохранять способность образовывать новые функциональные системы, но уже с другими органами. Высокая специализация функциональных систем нуждается в большей «посторонней» регуляции своих функций. Появились соответствующие системы регуляции: нервная, гуморальная, иммунная. Они не только обеспечивают функциональное объединение различных органов, но и формирование целого организма. По сути дела функции целого организма — это возврат, но на новом, более совершенном уровне к многообразию функций живого, свойственных отдельной клетке. Кроме того, на уровне целого организма происходит объединение указанных трех систем регуляции, их широкая взаимосвязь.

1.1.3. Физиология человека

Физиология (греч. *physis* — природа, *logos* — учение) — наука, изучающая закономерности *функционирования* живых организмов и их отдельных структур (клеток, тканей, органов и функциональных систем). С точки зрения физиологии *функция* — это *специфическая деятельность органа или системы*. К примеру, функцией мышечной ткани является сокращение, а нейрона — обработка информации. Физиология изучает не только сами функции, а и *механизмы регуляции*, изменяющие их активность в зависимости от потребностей организма в конкретных условиях существования.

Современное состояние наших знаний о функциях и их регуляции основано главным образом на исследованиях последних полутора столетий, что произошло после того, как физиология стала *экспериментальной наукой*. Эксперименты проводятся главным образом на животных или их клеточных популяциях, выращенных в пробирке, и могут быть острыми или хроническими. *Острые* опыты заключаются в том, что исследуется функция какого-либо изолированного органа (его части). Для этого под наркозом производится соответствующая операция, а затем проводится необходимое исследование в условиях целого организма (*in vivo*). Орган может выделяться из организма, и исследование проводится в отрыве от организма, «в пробирке» — *in vitro*. В отличие от этого *хронический* эксперимент заключается в том, что во время операции животное только готовится к последующему исследованию (вживляется какой-либо датчик, выводится фистула и т.п.). Это позволяет в последующем проводить исследование многократно и на ненаркотизированном животном. Наиболее ярким основоположником этого метода был великий русский физиолог И.П.Павлов (1849—1936), величайшей заслугой которого явился принципиально новый подход к изучению процессов, происходящих в центральной нервной системе, при организации сложных форм поведения в реальных условиях существования.

Однако полностью переносить данные, полученные при исследовании животных, на человека не всегда возможно, так как функции ряда органов и систем могут отличаться не только количественно, но и качественно. В последние десятилетия появилась возможность проводить широкий круг исследований на людях (основным их условием является абсолютная безвредность для здоровья). Это стало возможно в связи с появлением большого количества разнообразных приборов, позволяющих объективно фиксировать различные функциональные параметры организма, его отдельных органов.

Физиология является одной из наиболее важных базовых дисциплин при подготовке не только врача в медицинских вузах, но и других специалистов, которые при выполнении своих служебных обязанностей будут иметь дело с отдельным человеком или коллективом. Она является базовой дисциплиной и для изучения психологии человека. Как указывал английский психолог Г. Дж. Айзенк: «Психология является ребенком двух весьма несхожих родителей — философии, в которой возникли многие из ее первых задач, и физиологии, в которой были предложены многие из ее первых объективных методов».

Изучением механизмов, регулирующих сложное и адекватное поведение человека в реальных условиях жизни, занимаются многие науки. Среди них можно выделить две ведущие: физиологию и психологию. *Физиология* изучает закономерности и механизмы работы структурной основы — мозга, те физиологические процессы, которые сопровождают формирование поведенческой реакции. *Психология* изучает результаты этой деятельности, проявляющиеся в виде образов, восприятий, представлений, понятий, идей, внимания, воли. Прообразом психической деятельности человека является *психонервная деятельность* животных. Поэтому многие результаты экспериментальных исследований, проведенных на животных, с известной долей осторожности можно перенести и на человека.

Одним из основоположников отечественной *психофизиологии* является И.М. Сеченов, опубликовавший в 1863 и 1873 гг. свои знаменитые работы, в которых поставил вопрос о необходимости ввести физиологические основы в изучение психической деятельности человека. В статье «Кому и как разрабатывать психологию» он пишет о том, что психология только тогда встанет на твердые ноги, когда позаимствует у физиологии экспериментальный метод.

В качестве отечественных «отцов-основателей» физиологического подхода к психологии являются не только вышеуказанные физиологи, но и клиницисты. И в первую очередь следует упомянуть невропатолога-психиатра В.М. Бехтерева, создавшего первую лабораторию экспериментальной психологии.

Методологические принципы физиологических основ психологии. Как любая естественная наука, психофизиология базируется на собственных методологических принципах. В первую очередь к ним относится *принцип детерминизма*. Под ним понимается то, что всякое явление имеет свою причину, которая и обуславливает данное явление. При этом необходимо помнить, что всякое событие является следствием многообразия причин, часть которых порой может оставаться и неизвестной, а их значимость для возникновения события неравнозначна.

Всякое психическое проявление имеет *материальную природу*. Это означает: наличие анатомических структур, а в них протекание различного типа биохимических и физиологических процессов. Хотя в настоящее время далеко не все детали этих процессов еще изучены, и порой кажется, что психическое явление как бы «зависает» без четких структурно-функциональных проявлений.

Психосоматическое единство и биосоциальная сущность человека. Человек, будучи одним из представителей животного мира, в организации своего поведения имеет много общего с другими представителями этого мира, но и существенно отличается от них. Особенно отличаются высшие психические функции человека, связанные с речью. Но в то же время практически все аспекты социального бытия человека в своей первооснове имеют биологическую природу. Любые проявления психической активности являются результатом деятельности структурных образований тела, и они не проявляются отдельно от него.

В природе (фенотипе) взрослого человека объединено влияние биологических и социальных факторов. Их взаимодействие определяет как процессы развития, так и саму жизнедеятельность. Оценивая значимость этих факторов, не следует преувеличивать и в то же время преуменьшать долю каждого из них. В определенной мере

каждое из стадных животных так же социально. Резкое повышение роли социального фактора в жизнедеятельности человека обусловлено возникновением его *речевой функции* — основного и, как оказалось, удобного и чрезвычайно эффективного механизма, обеспечивающего *рассудочное мышление*. Благодаря слову, в конечном счете появился «суммарный мозг человечества», который определяет прогрессивное развитие его (цивилизацию). Однако биологическая природа человека накладывает существенное влияние на проявление многих даже сугубо социальных процессов. Любой ученый, политик или плотник должны где-то проживать, чем-то питаться и т.д.

Человек входит в единую систему не только со всеми биологическими формами, находящимися на планете Земля, но и является частью всего космоса (по В.И.Вернадскому — *биосферы*). На человека воздействуют различного рода геопланетарные и космические поля, излучения, создающие как циклические колебания физиологических процессов, так и могущие однократно воздействовать на структуру и функцию систем организма и особенно на центральную нервную систему (ЦНС). В свою очередь, сам человек через свою трудовую деятельность влияет на состояние нашей планеты, а с выходом в космос все более будет воздействовать и на него (по крайней мере, на ближайший космос). Вследствие таких воздействий природа изменяется чаще всего в худшую сторону, и тем самым люди создают условия для ухудшения своего здоровья и, что особенно важно, для ухудшения условий жизни последующих поколений.

Новое тысячелетие открывает новый период жизни человечества, основы которому были заложены в веке минувшем. Если раньше основным ведущим процессом для развития человеческой цивилизации было удовлетворение потребностей, которые можно отнести главным образом к биологической природе человека: пища, кров, вещи, то сейчас превалирующим становится удовлетворение в первую очередь сугубо человеческих потребностей. Можно сказать, что из двух — «хлеба и зрелищ» — раньше главным образом превалировало первое, а сейчас все больший вес приобретает, несомненно, второе. Не зря появилась мысль о наступлении конца истории. Да, та история, в основе которой было формирование классов, их разделение в зависимости от владения «хлебом насущным» и различение исторических периодов на рабовладельческий, феодальный, капиталистический, социалистический, заканчивается (закончилась?). Наступает новый исторический период объединения всего человечества («глобализация») под знаменем информационно-интеллектуального подхода. Не случайно сегодня самым быстро богатеющим человеком стал Билл Гейтс, создатель компьютерных программ, а не производители новых компьютеров. А ранее полупрезидируемый и чаще всего полунищий актер после нескольких месяцев работы может стать миллионером и одним из наиболее популярных людей.

Исходя из этого, становится понятным, что именно **психология**, имеющая самое прямое отношение к истинно человеческой природе его, выходит сегодня на ведущие рубежи из всех наук, изучающих человека и обслуживающих его. Одной из базовых дисциплин для психологов является **психофизиология**, под которой понимается изучение физиологических процессов при различных психологических состояниях человека.

1.2. Механизмы регуляции функций организма

Для выполнения своих биологических функций структуры любого уровня сложности, начиная от молекул и вплоть до целого организма, нуждаются в *системах регуляции*. Эти системы обеспечивают взаимодействие различных структур уже в состоянии физиологического покоя. Но особенно проявляется их значение в активном состоянии при взаимодействии организма с меняющейся внешней средой, так как любые изменения ее требуют адекватного ответа организма. При этом одним из обязательных условий самоорганизации и саморегуляции является сохранение свойственных организму постоянных условий внутренней среды, обозначаемых понятием *гомеостаз*.

Ритмичность физиологических функций. Физиологические процессы жизнедеятельности даже в условиях полного физиологического покоя протекают не всегда с постоянной активностью. Усиление или ослабление их происходит под влиянием сложного взаимодействия экзогенных (внешних) и эндогенных (внутренних) факторов, что получило название — *биологические ритмы*. Причем периодичность колебаний функциональной активности различных органов варьирует в чрезвычайно широких пределах, начиная от периода менее 0,5 часа вплоть до многодневных и даже многолетних.

В результате эволюционного развития в организме человека сформировалась сложная система регуляции функций, обеспечивающая как сохранение устойчивости организма, так и его приспособительную изменчивость — *адаптацию* к различным условиям существования. Эта система создает высокую надежность функционирования органов, их систем и организма в целом.

В основе механизмов регуляции функций лежат принципы, которые нашли наиболее полную разработку в науке, именуемой «кибернетика». Кибернетика основана на объединении теории управления и информации.

Для управления системой любой сложности необходимы, как минимум, следующие блоки: управляемый объект, управляющий центр, прямая связь, обратная связь.

Особо следует подчеркнуть необходимость обратной связи, функциональным назначением которой является оценка правильности реагирования управляемой структуры на команду. Сигналы обратной связи, позволяя оценить ответную реакцию, могут быть использованы для уточнения команды, если должный эффект не был достигнут. Данные сигналы бывают двух типов: положительные и отрицательные. *Положительная обратная связь* заключается в том, что при увеличении какого-либо параметра действие усиливается. *Отрицательная обратная связь* заключается в противоположном эффекте: рост регулируемого параметра приводит к снижению функциональной активности органа. Подобный тип обратной связи наиболее типичен для организма человека.

По структурам прямой связи передаются команды от управляющего центра к управляемому объекту. А по обратной связи передаются сигналы о состоянии управляемого объекта. В основе передаваемой сигнализации лежит передача *информации*. В теории информации сам этот термин используется только по отношению к *измеримой* сигнализации. Информация означает устранение неопределенности в знани-

ях о конкретном событии, которое выражается в количественно измеримых единицах. Чем необычнее некоторое событие, тем меньше вероятность его проявления, а значит, информация о нем имеет большую величину. Если событие должно обязательно произойти, то информация о нем равна 0.

В кибернетике информация измеряется в «битах», в основе которых лежит двоичный код (к примеру, «да/нет», «один/ноль»). Количество информации, передаваемое одним двоичным символом, составляет один бит. Такой подход, не учитывающий природу используемого носителя и символа, позволяет сравнивать количественную характеристику любого вида информации. То есть в основе данного подхода лежит принцип *кодирования* информации. Информация передается по каналам связи именно в закодированном состоянии. Для этого необходимы соответствующие структуры, которые кодируют информацию при ее возникновении и *декодируют* при поступлении к управляемому объекту.

Кроме этого важнейшее значение при передаче информации по каналам связи принадлежит избыточности информации, так как зачастую из-за помех при передаче возможно искажение информации, утрата части ее или потеря всей. Для преодоления данной ситуации применяется принцип избыточности. Этот принцип знали еще древние иконописцы: они на иконах, изображавших Иисуса Христа, вместо полной подписи (это уже избыточность) указывали лишь «Ис Хр».

В живом объекте указанные выше кибернетические принципы представлены в полном объеме. Любая передача регуляторных команд в организме всегда происходит с избытком, когда команды передаются с избытком по одному контуру, либо параллельно для надежности используется два или более механизмов регуляции.

У человека при регуляции различных функций и процессов в органе, системе органов и организме в целом могут использоваться до четырех систем.

Древнейшей формой взаимодействия, которая проявляется внутри клетки и между отдельными клетками, является *химическое взаимодействие*. Оно осуществляется двумя типами веществ: а) неспецифическими продуктами обмена (метаболитами), б) специфическими регуляторами, биологически активными соединениями. Большинство указанных регуляторов синтезируется во многих органах, но для некоторых из них сформировались самостоятельные образования (железы). Они могут влиять на процессы, происходящие в самой клетке, либо выделяться во внешнюю среду. Здесь они всасываются (чаще всего в кровь) и с кровью разносятся по всему организму. Поэтому такой механизм регуляции именуется *гуморальным* (humor — жидкость, кровь).

Эволюционно позднее, с появлением у живых существ нервной системы появились *нервные механизмы регуляции*.

Кроме двух этих основных следует учитывать наличие в организме *генетической системы регуляции* и *иммунных механизмов*.

1.2.1. Гуморальная регуляция

Выделяемые клетками соединения действуют (рис.1.1): а) на саму клетку (*аутокринно*), б) местно на соседние клетки (*паракринно*), в) поступая в жидкие среды и доставляясь ими к отдаленно расположенным клеткам (*телекринно*).

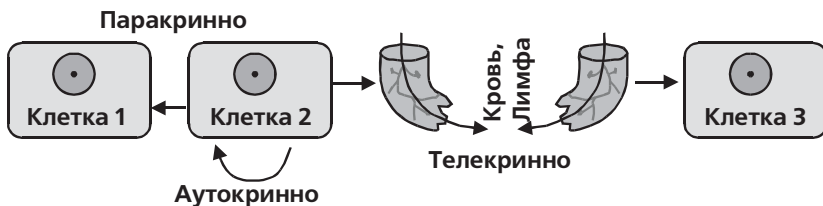


Рис. 1.1. Схема влияний биологически активных соединений.

Среди таких соединений выделяют гормоны и негормональные биологически активные вещества (БАВ). Биологическая активность таких регуляторов определяется тем, что, находясь в относительно малой концентрации, эти вещества оказывают выраженный биологический эффект.

Гормоны (от греч. *hormao* — привожу в движение) являются химическими посредниками, которые секретируются и выделяются клетками в ответ на различные сигналы систем регуляции, действующие на сами эти клетки. Многие гормоны секретируются клетками, составляющими специализированные железы. Но в принципе любая клетка (в связи с общностью наследственной информации) способна секретировать гормоны, поэтому подобные клетки разбросаны достаточно широко по всему организму. Наука, изучающая развитие, строение и функцию желез, вырабатывающих гормоны, а также механизм их синтеза, влияния на организм, именуется *эндокринологией* (от греч. *endon* — внутри, *kriuo* — отделять). Дело в том, что эти железы свой секрет выделяют не через выводные протоки, а непосредственно в кровь и лимфу. Железы, которые выделяют свое содержимое через выводные протоки, именуют экзокринными.

Влияние гормонов на клетки обусловлено тем, что на мембране клеток имеются белки — *рецепторы* к конкретному гормону, которые характеризуются высокой степенью сродства к нему.

Другие биологически активные соединения (БАВ). Кроме типичных гормонов существует множество химических соединений, которые в комплексе с другими механизмами или самостоятельно оказывают регулирующей или *модулирующей* (*направляющей*) эффект на функцию органов и систем организма. Среди них можно указать на *нейромедиаторы* (норадреналин, ацетилхолин, ГАМК, серотонин, гистамин и много других), которые, освобождаясь в нервных окончаниях, могут оказывать и паракринный эффект.

Большая группа веществ относится к *аутокринам* — соединениям, образующимся при воспалительных реакциях. Среди них наиболее важными являются: гистамин, брадикинин.

Третья группа веществ принадлежит к *продуктам метаболизма* арахидоновой кислоты (входит в состав липидов клеточных мембран), которые образуются в ответ на гормональные и другие стимулы. Эти соединения получили название *простагландинов* (так как впервые были выделены из ткани предстательной железы — простаты).

Четвертая группа регуляторов — *соединения пептидной природы*, осуществляющие контроль за «чистотой» клеточной популяции иммунитетом.

Рис. 1.2. Схема простейшей рефлекторной дуги.



Вторые посредники (мессенджеры)

В клетке имеется сложная система внутриклеточных регуляторов активности — названные вторыми посредниками, так как первыми являются вышеуказанные гормоны, БАВ, медиаторы нервов. Ко вторым посредникам относятся: *циклические нуклеотиды (цАМФ, цГМФ), кальций, кальций-кальмодулин, продукты гидролиза фосфолипидов.* Вполне вероятно, что только этими соединениями не ограничиваются внутриклеточные системы регуляции и можно ожидать в будущем обнаружение новых механизмов. Вторые посредники активно взаимодействуют между собой, выступая либо в качестве агонистов (действующих однонаправленно), либо антагонистов друг к другу. Обычно они находятся в клетке в сбалансированном соотношении, но при действии на клетку какого-либо фактора (например, нервного импульса, гормона) этот баланс нарушается и в результате меняется активность клетки. Например, при взаимодействии некоторых гормонов с рецептором мембраны происходит активация фермента — аденилатциклазы, под влиянием которой в клетке повышается содержание цАМФ. Результатом увеличения уровня цАМФ является стимуляция ряда цитоплазматических ферментов, что и обуславливает биологический эффект гормона.

1.2.2. Нервная регуляция

Наиболее совершенная регуляция функций органов и систем организма, а также всего организма в реальном, постоянно меняющемся внешнем мире осуществляется с помощью нервной системы. Нервная система состоит из центральных отделов (головной и спинной мозг) и периферических структур (нервных отростков). Основной нервной системы являются нервные клетки (нейроны) и клетки нейроглии.

Нервная регуляция осуществляется с помощью рефлекторной дуги. Начинается она *рецептором*. От рецептора идут *афферентные* нервные волокна в *нервный центр*. Из нервного центра к органу (*эффектору*) регулирующий сигнал поступает через *эфферентное* нервное волокно. В результате образуется цепочка взаимодействующих нейронов, которые обеспечивают так называемую рефлекторную регуляцию. Поэтому нервный путь регуляции именуется *нервно-рефлекторным*. От гуморального пути он отличается тем, что: а) его сигналы распространяются по нервным волокнам с большой скоростью — от 0,5 до 80–100 м/с, б) импульсы поступают к строго определенным органам или его частям.

Простейшая рефлекторная дуга включает два нейрона — афферентный и эфферентный (рис.1.2). Но подавляющее большинство рефлекторных дуг намного сложнее. Эти дуги могут замыкаться и формировать нервный центр в различных структурах ЦНС.

В механизме нервной регуляции функций различают два вида рефлексов: *безусловные*, которые являются врожденными, и *условные*, приобретаемые в течение жизни индивидуума.

1.2.3. Генетическое кодирование

Развитие зародыша, биосинтетические процессы при самообновлении клеток и органов регулируются генетически запрограммированными механизмами. Подробно эти механизмы изучают в биологии, а о некоторых механизмах регуляции процессов онтогенеза будет сказано в гл. 2.

1.2.4. Иммунные механизмы регуляции

Существенным недостатком генетических механизмов регуляции является слабо выраженная обратная связь. Однако в организме имеется еще один механизм — *иммунный*, который чаще всего связывают с защитой от различного типа инфекционных заболеваний. Но одна из разновидностей иммунитета может быть отнесена к системе регуляции. Речь идет о так называемом *клеточном иммунитете*. С определенной долей условности можно сказать, что этот механизм, по крайней мере, у человека в постнатальном периоде (после рождения) жизни можно отнести к обратной связи генетического механизма регуляции. Он проявляется тогда, когда происходят ошибки при митотическом делении клеток, благодаря чему эти «неправильные» клетки уничтожаются. Такие клетки могут образовываться в организме в результате нарушений передачи наследственной информации — мутаций. Полагают, что в организме в каждый данный момент может быть до 10 млн. изменившихся клеток (примерная частота мутаций в период митозов составляет одну на миллион клеток). Большинство таких клеток нежизнеспособно и сразу погибает. Другие, напротив, могут приобретать повышенную потенцию к делению и становятся опухолевыми.

Защитная функция белых клеток крови (лейкоцитов) связана не только с обезвреживанием инфекционных агентов, но и вообще с уничтожением любых генетически отличающихся клеток, что и определяет *клеточный гомеостаз* (постоянство состава и их качества). Для борьбы с этими клетками существуют реакции клеточного иммунитета. Клеточный иммунитет имеет значение и для борьбы с некоторыми вирусами и микроорганизмами. Задачей клеточного иммунитета является уничтожение мутировавших и ставших чужеродными клеток (а также пересаженных клеток и органов). Его обеспечивают различные типы лимфоцитов и главным образом *клетки-киллеры* (убийцы). Киллеры оказывают цитотоксическое воздействие на чужеродные клетки. Цитотоксический эффект клеток-киллеров схематично сводится к тому, что они при контакте с клеткой-мишенью выпускают из своей цитоплазмы продукты активных форм кислорода, лимфокины, специфические гранулы. Все эти «стрелы» нарушают целостность клеточной мембраны клеток, что приводит к их гибели. В этом процессе принимают участие и другие разновидности лейкоцитов.

1.2.5. Взаимодействие различных систем регуляции

Естественно, в целостном организме все механизмы регуляции тесно взаимодействуют между собою, образуя *единую систему регуляции*. Это единство проявляется

даже в том, что некоторые гормоны могут выполнять функцию медиаторов либо нейротрансмиттеров нервной системы. Например, норадреналин является медиатором эфферентных волокон симпатических нервов и гормоном мозгового вещества надпочечников.

Особенно тесная взаимосвязь гормональных и нейрогенных механизмов регуляции. В его основе лежит своеобразная иерархия каждого из них. Вышележащий уровень регуляции может как бы «отменять» некоторые команды нижележащих, если они «противоречат» выполняемой в данных условиях задаче.

Указанные взаимодействия происходят как внутри одной из каждой подсистем регуляции (нервной, гуморальной, метаболической, иммунной), так и между ними. Так, образование ряда гормонов напрямую регулируется нейрогенными механизмами. В то же время влияние эндокринных механизмов на нервные проявляется на всех уровнях рефлекторной дуги, начиная от рецептора и заканчивая эффекторным органом. И особенно тесно это взаимодействие в ЦНС, где многие нейроны на мембране имеют специальные структуры для влияния на них гормонов.

Взаимодействие нейроэндокринных механизмов с иммунитетом

Иммунная защита организма реализуется при сочетании функций костного мозга, тимуса, селезенки, лимфатических узлов, а также клеток (лейкоцитов), циркулирующих в крови и находящихся в тканях. Все вышеуказанные органы хорошо иннервированы и активно кровоснабжаются. Это обеспечивает возможность влияния нейрорефлекторной и гуморальной систем регуляции. *Нейрогенная* регуляция происходит двумя путями: опосредованно через регуляцию кровоснабжения и трофики, прямо — через влияние нейротрансмиттеров и нейромоделюляторов. Так, например, норадреналин тормозит, а ацетилхолин, напротив, стимулирует синтез антител.

Гуморальная регуляция осуществляется комплексом гормонов, синтезируемых в эндокринных железах, а также биологически активных соединений, образующихся в самой иммунной системе. К регуляции иммунитета причастны тропные гормоны гипофиза (АКТГ, ТТГ, СТГ, пролактин и ряд других), опиоидные пептиды мозга и надпочечников, глюкокортикоиды и катехоламины надпочечников, гормоны половых желез, щитовидной железы. Участие этих гормонов и других биологически активных соединений полностью контролирует множественные звенья иммунной системы.

Наиболее весомая роль в регуляции иммунитета принадлежит одному из образований головного мозга — *гипоталамусу*, который интегрирует нейроэндокринные и иммунные механизмы регуляции функций организма. Поэтому при реакциях, в которые наиболее активно вовлекаются эти системы, изменяется активность иммунитета. Так, выраженность иммунных процессов при адаптации организма стимулируется, а при стрессе угнетается. При поражении гипоталамуса нарушаются процессы кроветворения, миграции клеток из костного мозга в периферические отделы иммунной системы. Кортикостероиды влияют на созревание, дифференцировку и распределение лимфоцитов. В то же время этот эффект дозозависимый: небольшие дозы кортикостероидов стимулируют, а большие, напротив, угнетают гуморальный иммунный ответ.

2. ПОНЯТИЕ О ГОМЕОСТАЗЕ

Для эффективного функционирования биологических процессов необходимы определенные условия, многие из которых должны быть постоянными. И чем эти условия стабильнее, тем биологическая система функционирует надежнее. К этим условиям прежде всего необходимо отнести те, которые способствуют сохранению стабильного уровня обмена веществ. Для этого необходимо поступление исходных ингредиентов обмена и удаления конечных метаболитов, поступление кислорода. Эффективность протекания обменных процессов обеспечивается определенной интенсивностью внутриклеточных процессов, обусловленной в первую очередь активностью ферментов. В то же время ферментативная активность зависит не только от поступления ингредиентов и удаления метаболитов, но и от таких, казалось бы, внешних факторов, как, например, температура. По предложению американского физиолога Кеннона универсальное свойство живого активно сохранять стабильность функций организма, несмотря на внешние воздействия, которые могут нарушить эту стабильность, называется *гомеостазом*.

Стабильность большинства условий необходима на любом структурно-функциональном уровне, начиная от отдельной биохимической реакции или клетки вплоть до сложных функциональных систем организма. В реальной жизни эти условия часто могут нарушаться. Возникшие изменения отражаются на состоянии биологических объектов, течении в них процессов обмена. Причем, чем сложнее устроена биологическая система, тем большие отклонения от стандартных условий она выдерживает без существенных нарушений жизнедеятельности. Это связано с наличием в организме соответствующих механизмов, направленных на ликвидацию возникших изменений. Так, например, в клетке активность ферментативных процессов при понижении температуры на каждые 10°C снижается в 2–3 раза. В то же время теплокровные животные, благодаря наличию механизмов терморегуляции, сохраняют внутреннюю температуру постоянной при довольно широком диапазоне изменения внешней температуры. В результате сохраняется стабильность этого условия для протекания ферментативных реакций на неизменном уровне. И, к примеру, человек, обладающий еще и разумом, строя жилища, одеваясь, без особых проблем для здоровья может длительное время жить при внешней температуре значительно ниже 0°C .

В процессе эволюции происходило формирование приспособительных реакций, направленных на поддержание постоянных условий внешней среды организма. Они имеются как на уровне отдельных биологических процессов, так и всего организма. Каждое из этих условий характеризуют соответствующие параметры. Поэтому системы регуляции постоянства условий контролируют постоянство этих параметров. А если указанные параметры почему-либо отклоняются от нормы, то механизмы регуляции обеспечивают возврат их к исходному уровню.

Состояние биологической системы любого структурно-функционального уровня зависит от комплекса влияний. Этот комплекс складывается из взаимодействия многих факторов, как внешних по отношению к ней, так и находящихся внутри нее или образующихся в результате происходящих в ней процессов. Уровень влияния внешних факторов определяется соответствующим состоянием среды: температурой, влажностью, освещенностью, давлением, газовым составом, магнитными полями и т.п. Однако степень воздействия далеко не всех внешних и внутренних факторов организм может и должен поддерживать на постоянном уровне. Эволюция отобрала те из них, которые более необходимы для сохранения жизнедеятельности, или те, для поддержания которых были найдены соответствующие механизмы.

Константы параметров гомеостаза не являются строго постоянными. Возможны и отклонения их от какого-то среднего уровня в ту или другую сторону в своеобразном «коридоре». Для каждого параметра границы максимально возможных отклонений свои. Отличаются они

и по времени, в течение которого организм может выдерживать нарушение конкретного параметра гомеостаза без сколь-либо серьезных последствий. В то же время само по себе отклонение параметра за границы «коридора» может привести к гибели соответствующей структуры — будь то клетка или даже организм в целом. Так, в норме рН крови около 7,4. Но он может колебаться в пределах 6,8—7,8. Крайнюю степень отклонений этого параметра организм человека может выдержать без губительных последствий лишь в течение нескольких минут. Другой гомеостатический параметр — температура тела при ряде инфекционных заболеваний может возрастать до 40°С и выше и держаться на таком уровне в течение многих часов и даже дней. Таким образом, одни константы организма весьма стабильны — *жесткие константы*, другие отличаются более широким диапазоном колебаний — *пластичные константы*.

Изменение гомеостаза происходит не только под влиянием каких-либо внешних факторов, но и может быть эндогенного происхождения: интенсификация процессов метаболизма может изменить параметры гомеостаза. При этом активизация систем регуляции легко обеспечивает возврат их на стабильный уровень. Но, если в состоянии покоя у здорового человека эти процессы сбалансированы и механизмы восстановления функционируют с запасом мощности, то при резком изменении условий существования, при заболеваниях они включаются с максимальной активностью.

Совершенствование систем регуляции гомеостаза нашло отражение и в эволюционном развитии. Так, отсутствие системы поддержания постоянной температуры тела у холоднокровных, обусловив зависимость жизненных процессов от меняющейся внешней температуры, резко ограничило их эволюционное развитие. Отсутствие такой зависимости у теплокровных обеспечило их расселение по всей планете и сделало такие организмы действительно свободными существами с высокой эволюционной потенцией.

В свою очередь, у разных людей имеются индивидуальные различия функциональных возможностей самих систем регуляции гомеостаза. Это во многом определяет выраженность реакции организма на любые воздействия, а в конечном счете сказывается и на продолжительности жизни.

Клеточный гомеостаз. Одним из своеобразных параметров гомеостаза является «генетическая чистота» клеточных популяций организма. Слежение за нормальной пролиферацией клеток осуществляет иммунная система организма. В случае нарушения ее или нарушения считывания генетической информации появляются клетки, чужеродные данному организму. Эти клетки подвергаются уничтожению системой иммунитета. С известной долей приближения можно сказать, что подобный механизм осуществляет и борьбу с поступлением в организм чужеродных клеток (бактерий, глистов) или их продуктов. И это также относится к «ведению» системы иммунитета.

2.1. Механизмы гомеостаза и их регуляция

Системы, контролирующие параметры гомеостаза, состоят из механизмов различной структурной сложности. Они включают как сравнительно просто устроенные элементы, так и весьма сложные нейрогормональные комплексы. Одним из наиболее простых механизмов являются метаболиты, часть которых может местно воздействовать на активность ферментативных процессов, влияя на различные структурные компоненты клеток и тканей. В тканях, как внутри клеток, так и на наружной мембране, имеется сложный комплекс местных регуляторов жизнедеятельности, которые также участвуют в регуляции гомеостаза. К ним относятся вторые посредники: различные метаболиты арахидоновой кислоты, циклические нуклеотиды, свободный Ca^{2+} и т. п. Более сложные механизмы (нейроэндокринные), осуществляющие межорганное взаимодействие, подключаются тогда, когда одних простых уже недостаточно для того, чтобы вернуть параметр к должному уровню.

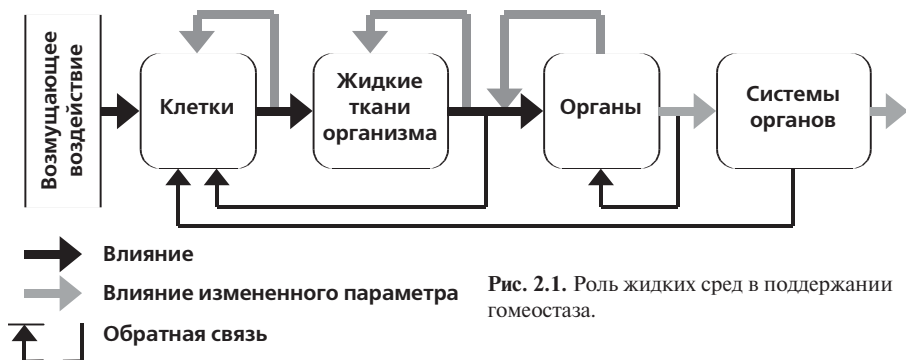


Рис. 2.1. Роль жидких сред в поддержании гомеостаза.

На уровне клетки широко используются местные процессы ауторегуляции с отрицательной обратной связью. Так, например, при интенсивной мышечной работе в скелетных мышцах в связи с относительным дефицитом O_2 накапливаются недоокисленные продукты обмена. Они сдвигают pH саркоплазмы в кислую сторону, что может привести к гибели отдельных структур, всей клетки или даже организма. При снижении pH меняются конформационные свойства цитоплазматических белков, мембранных комплексов. Последнее приводит к изменению радиуса пор, увеличению проницаемости мембран всех субклеточных структур, нарушению ионных градиентов (см. гл. 3). В цитоплазме могут появляться свободные ферменты лизосом, что приводит к расщеплению белков, полисахаридов, липидов, нуклеиновых кислот. В результате разрушаются субклеточные структуры и сами клетки. Для того чтобы этого не произошло, сам по себе сдвиг pH ниже определенного уровня инактивирует ферменты, участвующие в образовании недоокисленных продуктов. Тем самым за счет местной обратной связи останавливаются те процессы, которые могут привести к нарушению структур скелетной мышцы. Вслед за этим прекращается сокращение мышц, что выражается в развитии процесса утомления.

Кроме того, на уровне клетки поддержание постоянных условий создается сопряжением поступления необходимых для обмена ингредиентов и выходом метаболитов реакций. Эти процессы обеспечиваются пассивным осмосом и диффузией, а также активным транспортом. Пассивные процессы в меньшей степени подчиняются механизмам регуляции. В то же время интенсивность активного транспорта регулируется соответствующими системами трансмембранного переноса.

Роль жидких сред организма в гомеостазе. Центральным звеном сохранения гомеостаза являются *жидкие среды организма*. Для большинства органов ими являются кровь и лимфа, а для мозга — кровь и ликвор. Особенно велика роль крови. Кроме того, для клетки жидкими средами являются ее цитоплазма и межклеточная жидкость. Функции жидких сред в поддержании гомеостаза весьма многообразны (рис.2.1).

Во-первых, жидкие среды обеспечивают обменные процессы с тканями. Они не только приносят к клеткам необходимые для жизнедеятельности вещества, но и транспортируют от них метаболиты, которые иначе могут накапливаться здесь в высокой концентрации.

Во-вторых, жидкие среды имеют собственные механизмы, необходимые для поддержания некоторых параметров гомеостаза. Например, буферные системы смягчают сдвиг кислотно-основного состояния при поступлении в кровь кислот или щелочей. Гематоэнцефалический барьер и ликвор препятствуют проникновению из крови в мозг многих веществ, могущих нарушить его функцию.

В-третьих, жидкие среды участвуют в организации системы контроля гомеостаза. Здесь так же имеется несколько механизмов. Так, за счет транспорта метаболитов для поддержания гомеостаза подключаются отдаленные органы и системы (почки, легкие и т.п.). Кроме того, находящиеся в крови метаболиты, воздействуя на структуры и рецепторы других органов и систем, могут запускать сложные рефлекторные ответы, гормональные механизмы. Например, терморепторы реагируют на «горячую или холодную» кровь и соответствующим образом изменяют активность органов, участвующих в образовании и отдаче тепла. Под влиянием ряда метаболитов хеморецепторы продолговатого мозга вызывают одышку, осморепторы гипоталамуса обеспечивают образование гормонов, участвующих в сохранении нормального осмотического давления крови.

Рецепторы располагаются также и в самих стенках кровеносных сосудов. Они участвуют в регуляции химического состава крови, ее объема, давления. С раздражения сосудистых рецепторов начинаются рефлексы, эффекторным звеном которых являются многие органы и системы организма. Центральное место крови в поддержании гомеостаза послужило основанием формирования специальной системы гомеостаза многих параметров самой крови, ее объема. Для их сохранения имеются сложные механизмы, включенные в единую систему регуляции гомеостаза организма.

Сказанное выше можно наглядно проиллюстрировать на примере уже упомянутой интенсивной мышечной деятельности. Во время ее выполнения из мышц в русло крови выходят продукты обмена в виде молочной, пировиноградной, ацетоуксусной и других кислот. Кислые метаболиты вначале нейтрализуются щелочными резервами крови. Кроме того, они через рефлекторные механизмы активируют кровообращение и дыхание. Подключение указанных систем организма, с одной стороны, улучшает поступление O_2 к мышцам, а значит, уменьшает образование недоокисленных продуктов; с другой — способствует увеличению выделения CO_2 через легкие, многих метаболитов через почки, потовые железы.

Клеточный гомеостаз, как и иммунитет, также регулируются процессы. В последние годы появляется все больше научных исследований, показывающих единство всех механизмов регуляции организма — нервных, гуморальных и иммунных.

Иерархия систем гомеостаза. Гомеостаз целостного организма не является простой суммой реакций, направленных на поддержание отдельных параметров гомеостаза. Между системами регуляции отдельных параметров гомеостаза имеются *иерархические взаимодействия*. При этом учитывается то, что какие-то факторы имеют большее значение для обеспечения жизнедеятельности организма, и нарушение их может привести к быстрой гибели клеток, а в ряде случаев даже всего организма. Изменение других организм может какое-то время «пертерпеть». К примеру, в состоянии покоя на постоянном уровне поддерживаются рН крови и артериальное давление. Но при выполнении физической нагрузки в первую очередь возникает необходимость адекватного снабжения мышц кровью. Для этого резко усиливается работа сердца, что приводит к повышению артериального давления. Значит временно, на период выполнения работы, как бы «отменяется» механизм, направленный на сохранение стабильного уровня артериального давления. Оно нормализуется лишь после завершения работы.

В организме существует своеобразная иерархичность биологической значимости функций отдельных органов и систем. В реальной жизни человека может возникнуть такая ситуация, когда наиболее важные из них должны выполняться даже при резком нарушении многих важнейших параметров гомеостаза. Так, например, для обеспечения функций ЦНС требуется постоянное поступление с кровью большого количества O_2 и питательных веществ. И если, например, после кровопотери поступление этих соединений резко снижается, то кровоток перераспределяется таким образом, чтобы по возможности максимально полно удовлетворить в первую очередь нервную систему. При этом в других органах и самой крови гомеостаз многих параметров может нарушаться.

Еще нагляднее можно наблюдать за проявлением иерархии функций при выполнении физической работы. Значимость ее для организма человека объясняется тем, что в естественных условиях существования работа скелетных мышц нередко обеспечивает сохранение самой жизни. При интенсивной работе может резко отклоняться рН крови (вплоть до 7,0 и ниже), повышаться температура тела (в конце марафонской дистанции у спортсмена вплоть до 40° С и выше). В связи с тем, что указанные, а также другие нарушения при чрезмерной выраженности сами по себе могут привести организм к гибели, работа должна быть прекращена. Причем во время выполнения нагрузки может резко снизиться кровоснабжение многих внутренних органов, что дополнительно нарушит гомеостаз. Параметры гомеостаза начинают восстанавливаться уже во время самой работы. Но наиболее активно этот процесс происходит после ее прекращения. В это время деятельность всех систем организма направлена главным образом на восстановление параметров гомеостаза.

3. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

3.1. Физиологический покой и активное состояние

Любая клетка организма, его отдельные органы или организм в целом могут находиться в двух физиологических состояниях: *физиологическом покое* и *активном, деятельном состоянии*. Физиологический покой (наиболее приближен к нему ночной сон) не означает состояния полной бездеятельности. В этом периоде продолжают метаболические процессы, свойственные клеткам, и направленные на сохранение их, пролиферацию. Переход из физиологического покоя в активное состояние происходит благодаря тому, что все живые клетки обладают свойством *раздражимости (реактивности)*, то есть способностью под воздействием внешних или внутренних факторов, называемых *раздражителями*, менять свою активность. Это проявляется, к примеру, в виде усиления деления клеток, или их сокращения, секреции и тому подобных процессах, свойственных данным клеткам. Самым характерным признаком раздражимости является то, что энергия для ответной реакции берется не за счет внешнего раздражителя, а за счет метаболизма самой клетки.

Раздражители можно подразделить на две неравные группы: *специфические (адекватные)* и *неспецифические (неадекватные)*. Адекватный раздражитель способен вызвать ответ при очень малой интенсивности. Например, в идеальных условиях единственный квант света уже может быть воспринят глазом. Неадекватный раздражитель должен затратить значительно большую энергию, чтобы вызвать тот же эффект: например, удар по глазу также вызывает «искры».

Для некоторых клеток (нервной, секреторной и мышечной) характерным является то, что при действии раздражителя вначале возникает общая для всех их ответная реакция, называемая *возбуждением*. Она выражается в проявлении специфической реакции данной ткани (генерирование и проведение нервного импульса, секреция, сокращение) и развитии электрической разности потенциалов на мембране — т.н. *потенциала действия*. Такие клетки называются *возбудимыми*.

Потенциал действия обычно предшествует проявлению специфической реакции этих клеток. В мышечной клетке он предшествует сокращению. Для нервной клетки развитие потенциала действия совпадает с ее специфической реакцией — генерацией и передачей нервного импульса.

Ведущую роль в возникновении указанных реакций принадлежит транспорту через клеточную мембрану различных ионов.

3.1.1. Клеточные мембраны

Все клетки отделены от внутренней среды организма клеточной мембраной, которая обеспечивает: а) избирательное проникновение в клетку различных веществ, необходимых для выполнения ее специфических функций, б) выход из клеток продуктов метаболизма, а также синтезируемых здесь соединений (в специализированных клетках), в) развитие и поддержание трансмембранной разности электрического потенциала, г) поддержание межклеточных контактов, д) поступление в клетку биологически активных соединений для регуляции ее функции.

Для выполнения последней из перечисленных функций в мембране находятся многочисленные *рецепторы*, которые воспринимают многие химические сигналы, то есть взаимодействуют с биологически активными веществами (гормонами, медиаторами и другими), оказывающими влияние на функциональную активность клетки. Кроме того, на мембранах клеток имеются также *антигены*, структуры, вызывающие образование *антител*, способных специфически связываться с этими антигенами.

Каждая внутриклеточная структура — органоиды (эндомембраны митохондрий, ядра лизосом и другие) — также окружена мембраной.

На уровне клетки большинство физиологических процессов происходит при участии мембран. Поэтому прежде всего необходимо познакомиться со строением и свойствами клеточных мембран.

Мембраны в клетках выполняют следующие функции:

1. *Организующую (создают соответствующую структуру самой клетки и ее органоидов).*
2. *Изолирующую (обеспечивают преграду на пути веществ, стремящихся поступить или покинуть соответствующую структуру).*
3. *Регулируют активность процессов, протекающих в каждом структурном образовании, передавая внешние сигналы.*
4. *Создают градиенты (различия) концентрации многих соединений между соответствующей структурой и окружающей средой.*
5. *Определяют иммунную специфичность клетки.*

3.1.2. Строение клеточных мембран

Клеточные мембраны построены по общей схеме. Наиболее полно все элементы мембран представлены в плазматической мембране, окружающей клетку. Мембраны клетки — это эластические структуры толщиной 7–10 нм, состоящие в основном из липидов и белков.

Липидные компоненты мембран. Основой всех клеточных мембран являются липиды. Они составляют около 45% массы мембран. В основном (40–90% всех липидов) это различной длины и структуры молекулы фосфолипидов. Для всех липидов характерным является то, что ионогенные группы молекул образуют гидрофильную головку, а углеводородные жирнокислотные хвосты придают им гидрофобность. Гидрофильные головки их направлены к водным фазам — наружу или внутрь соответ-

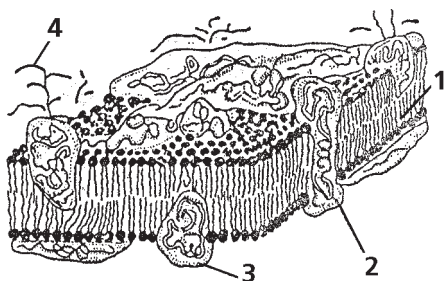


Рис.3.1. Схема клеточной мембраны. 1 — липидный бислой, 2 — интегральный белок, 3 — периферический белок, 4 — гликопротеиды с полисахаридами (гликокалик) (по Fawcett).

ствующей структуры клетки. Гидрофобными хвостами оба слоя направлены друг к другу, в результате чего в большинстве мембран липиды располагаются в два слоя (рис. 3.1).

Липиды не случайно стали основой всех клеточных мембран. Они, находясь в водной среде, обладают свойством *самоорганизовываться*: каждая молекула, связываясь друг с другом, образует тонкую пленку, а при встряхивании — взвесь «везикул».

Липидные слои мембраны создают два свойства мембраны: подвижность и целостность (прочность). Согласно концепции жидкокристаллического состояния мембран этот двойной слой фосфолипидов является жидкой структурой, в которой образующие его молекулы способны осуществлять три вида движений: а) *сегментарная подвижность* («флип-флоп»), в результате чего молекулы, находившиеся снаружи, оказываются внутри клетки, и наоборот, б) *вращательные движения* и в) *латеральная диффузия* (перемещение молекул вдоль мембраны). Таким образом, для бислоя фосфолипидов характерно постоянно меняющееся состояние с высокой подвижностью его компонентов.

Фосфолипидные фракции, поддерживающие жидкофазное состояние клеточных мембран, в различных условиях жизнедеятельности могут меняться. Так, например, при появлении большого количества гормонов, характерных для стресса и других подобных состояний, может возрастать скорость образования так называемых гидроперекисей липидов (токсических агентов), а они усиливают сегментарную подвижность фосфолипидов. Это существенно изменяет свойства мембран, их проницаемость.

Белки мембран. Снаружи и изнутри к липидам примыкают два белковых слоя. На долю белков приходится около 55% вещества мембраны. Но, в отличие от липидов, белки не везде образуют сплошные слои. Время жизни белков составляет от двух до пяти дней. Поэтому в клетке идет постоянный синтез белков мембран на полисомах, находящихся вблизи соответствующих структур.

Большинство специфических функций мембран обусловлено их белковыми компонентами. Белки выполняют функции: *ионных каналов, насосов, ферментов, рецепторов*. Активность проявляемой ими функции зависит как от самих белков и их плотности на мембране, так и от липидов мембран.

Белки подразделяются на *интегральные* и *периферические*. Интегральные белки пронизывают мембрану насквозь. Они выстилают стенки *каналов* (пор), через которые происходит обмен ионами между клеткой и окружающей средой. Кроме того, на мембране имеется широкий набор интегральных *белков-переносчиков*, обеспечивающих транспорт веществ через мембрану. Соединяясь с транспортируемым веществом, которое самостоятельно пройти через мембрану не может, переносчик обеспечивает прохождение этого вещества через липидный слой.

Периферические белки встроены на различную глубину между липидами. Они адсорбированы на поверхности мембраны и связаны с нею преимущественно слабыми электростатическими силами. В результате их содержание (плотность) на мембране может изменяться более быстро, чем интегральных белков, а значит быстро меняется активность функций, которые они выполняют. Периферические белки могут входить в состав *рецепторов* — белковых комплексов, воспринимающих сигнал молекулы-передатчика (биологически активного соединения — *лиганда*). Рецептор может быть самостоятельной структурой, встроенной в мембрану в виде интегрального белка, либо быть частью других функциональных белков, регулируя их активность. Причем к одному и тому же химическому агенту на мембране могут быть несколько рецепторов, и эффект взаимодействия субстрата с рецептором может быть не всегда схожим, а в ряде случаев даже диаметрально противоположным. Так, при взаимодействии гормона мозгового слоя надпочечников адреналина с α -адренорецептором наблюдается сужение кровеносного сосуда, а с β -рецептором — расширение.

3.2. Транспорт веществ через мембрану

3.2.1. Ионные градиенты

Двуслойная липидная часть мембран практически непроницаема для ионов и большинства полярных молекул. Поэтому клеточные мембраны обладают свойствами полупроницаемости, то есть некоторые вещества через них проходят, а большинство — нет. В результате те или иные соединения могут накапливаться с какой-либо стороны от мембраны, что создает *концентрационные градиенты*. Так, в клетке и вне ее существенно различается содержание большинства ионов (табл.3.1), которые участвуют в выполнении многих физиологических функций.

Табл. 3.1.

Концентрация некоторых ионов внутри и вне мышечного волокна (мЭкв/л)

	Внутриклеточная	Внеклеточная
Na ⁺	10–12	145 (130–155)
K ⁺	155	4 (3,2–5,5)
Ca ²⁺	0,0001	2,4 (2,1–2,9)
Cl ⁻	4–8	102 (96–120)
HCO ₃ ⁻	8–10	25 (23–28)
Другие катионы	—	5
Другие анионы	155	7

Как в межклеточной жидкости, так и клетках катионы и анионы находятся в равновесной концентрации, что обеспечивает электронейтральность (*правило Гэмбла*).

Переход различных соединений через мембрану зависит от величины их молекулы, заряда, а также растворимости в липидах. Жирорастворимые соединения (CO₂, O₂ и другие) относительно легко проникают через мембрану. Но растворимость этих соединений в липидах не одинакова. К примеру, растворимость углекислого газа выше, чем кислорода, и он значительно быстрее проникает через мембраны.



Рис. 3.2. Схематическое изображение электровозбудимого натриевого канала.

Канал (1) образован макромолекулой белка (2), суженная часть которого соответствует «селективному фильтру». В канале имеются активационные (m) и инактивационные (h) «ворота», которые управляются электрическим полем мембраны. При потенциале покоя (а) наиболее вероятным является положение «закрыто» для активационных ворот и положение «открыто» для инактивационных. Деполяризация мембраны (б) приводит к быстрому открыванию m-ворот и медленному закрыванию h-ворот, поэтому в начальный момент деполяризации обе пары «ворот» оказываются открытыми и через канал могут двигаться ионы в соответствии с их концентрационными и электрическими градиентами. При продолжающейся деполяризации (в) инактивационные «ворота» закрываются, и канал переходит в состояние инактивации (по Б.И. Ходорову).

Трансмембранный транспорт большинства соединений, ионов происходит с помощью соответствующих систем. Транспорт веществ происходит несколькими механизмами: пассивным, первично-активным и вторично-активным (сопряженным) транспортом.

3.2.2. Пассивный транспорт веществ

Пассивный транспорт ионов происходит по специальным каналам мембраны без затраты энергии по концентрационному градиенту. Он осуществляется через так называемые **ионные каналы** (поры), которые пронизывают мембрану — интегральные белки (рис. 3.2). У канала есть узкая часть, т.н. **селективный фильтр**, обеспечивающий относительную избирательность для прохождения тех или иных ионов. Есть натриевые, калиевые, хлорные, кальциевые и др. каналы, пропускающие преимущественно лишь соответствующие ионы.

Поэтому первым фактором, ограничивающим прохождение катионов по каналу, является размер селективного фильтра: для натриевого канала он равен $0,3 \times 0,5$ нм, для калиевого — $0,3 \times 0,3$ нм. Кальциевый канал большего диаметра (0,65 нм), поэтому через него может проходить не только Ca^{2+} , но и Na^+ . В связи с тем, что концентрация обоих этих ионов внутри клетки намного ниже, чем вне ее, при открытом канале они поступают внутрь клетки. Другим фактором, регулирующим прохождение ионов, является заряд стенки поры. В рассматриваемых катионных каналах стенка пор имеет отрицательный заряд, поэтому через них не могут проникать анионы — они отталкиваются от стенок.

Ионный канал может существовать в двух состояниях — **открытом** или **закрытом**. Эту функцию выполняют т.н. **ворота**, представляющие собой конформационные изменения молекулы интегрального белка. При открытых воротах канал свободен для пассивного прохождения ионов, при закрытых — канал не пропускает ионы. Во многих мембранах положение ворот зависит от величины электрической разности потенциалов мембраны, т.е. открытие или закрытие ворот управляется электрическим зарядом мембраны. Такие ионные каналы называются **потенциалзависимыми**. В других

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Раздел 1. ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМ РЕГУЛЯЦИИ	4
1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ	4
1.1. Общая характеристика физиологии человека	4
1.1.1. Теория «единого поля» и жизнь	4
1.1.2. Структурно-функциональная характеристика организма человека	5
1.1.3. Физиология человека	7
1.2. Механизмы регуляции функций организма	10
1.2.1. Гуморальная регуляция	11
1.2.2. Нервная регуляция	13
1.2.3. Генетическое кодирование	14
1.2.4. Иммунные механизмы регуляции	14
1.2.5. Взаимодействие различных систем регуляции	14
2. ПОНЯТИЕ О ГОМЕОСТАЗЕ	16
2.1. Механизмы гомеостаза и их регуляция	17
3. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ	20
3.1. Физиологический покой и активное состояние	20
3.1.1. Клеточные мембраны	21
3.1.2. Строение клеточных мембран	21
3.2. Транспорт веществ через мембрану	23
3.2.1. Ионные градиенты	23
3.2.2. Пассивный транспорт веществ	24
3.2.3. Транспорт воды	25
3.2.4. Активный транспорт веществ	26
3.3. Возбудимость клеточных мембран	26
3.3.1. Мембранный потенциал покоя	26
3.3.2. Потенциал действия	28
3.3.3. Влияние подпорогового раздражения на ткань	29
3.3.4. Изменения возбудимости при возбуждении	29
4. НЕРВНАЯ СИСТЕМА	30
4.1. Строение центральной нервной системы	30
4.1.1. Спинной мозг	30
4.1.2. Головной мозг	31
4.2. Строение периферической нервной системы	35
4.2.1. Черепные нервы	35
4.2.2. Спинномозговые нервы	37
4.3. Нервное волокно	37
4.3.1. Проведение возбуждения по нервным волокнам	38
4.4. Общая физиология центральной нервной системы	40
4.4.1. Функции нейроглии	40
4.4.2. Морфофункциональная характеристика нейронов	41
4.4.3. Синапсы ЦНС	42

4.4.4. Утомление нейрона и синапса	47
4.4.5. Электрические синапсы	47
4.5. Основы рефлекторной деятельности ЦНС	48
4.5.1. Общая физиологическая характеристика нервных центров	48
4.5.2. Взаимодействие рефлексов (координация рефлекторных функций ЦНС)	51
5. ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ	53
5.1. Филогенетическое развитие нервной системы	53
5.2. Внутриутробное развитие нервной системы	54
5.2.1. Развитие ЦНС	55
5.2.2. Развитие периферической нервной системы	56
5.3. Рефлекторная деятельность во внутриутробном периоде	56
5.4. Морфо-функциональные особенности мозга новорожденных	57
5.5. Внутриутробный кровоток	58
6. ИНТЕГРАТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ МОЗГА	59
6.1. Ретикулярная формация	60
6.2. Аминоспецифические системы мозга	61
6.3. Лимбическая система	63
7. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЙ	64
7.1. Нервно-мышечный синапс	65
7.1.1. Механизм передачи возбуждения через синапс	66
7.2. Мышцы	66
7.2.1. Виды мышечных сокращений	67
7.2.2. Энергетика мышц. Теплообразование в мышцах	68
7.2.3. Ультраструктура мышцы	68
7.2.4. Механизм сокращения мышцы	69
7.3. Особенности гладких мышц	70
7.3.1. Особенности сокращения гладких мышц	71
7.3.2. Особенности нервно-мышечной передачи в гладких мышцах	71
7.4. Двигательные функции спинного мозга	72
7.4.1. Проприорецепторы мышц	72
7.4.2. Двигательные рефлексы спинного мозга	74
7.4.3. Влияние вышележащих отделов ЦНС на рефлексы спинного мозга	75
7.5. Двигательные функции ствола головного мозга	75
7.6. Моторные функции мозжечка	78
7.7. Моторные функции больших полушарий	79
7.7.1. Связи моторных зон коры	80
7.8. Интегративная деятельность моторных структур ЦНС по организации сложных движений	81
7.9. Моторные рефлексы во внутриутробном периоде	82
8. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА	83
8.1. Функциональное значение вегетативной нервной системы (ВНС)	83
8.2. Структурные особенности ВНС	84
8.2.1. Центры ВНС	84
8.2.2. Ганглии ВНС	86
8.3. Медиаторы и рецепторы ВНС	86
8.4. Рефлексы ВНС	87

8.4.1. Рефлексы ганглиев ВНС	88
8.4.2. Спинальные рефлексы ВНС	88
8.4.3. Рефлексы ствола мозга	89
8.4.4. Значение гипоталамуса в регуляции вегетативных функций	90
8.4.5. Участие структур конечного мозга в регуляции вегетативных функций	91
8.5. Влияние ВНС на функции различных органов	92
9. ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ	93
9.1. Общая эндокринология	93
9.1.1. Общие свойства гормонов	93
9.1.2. Секретия гормонов	94
9.1.3. Взаимодействие гормонов	96
9.1.4. Механизм действия гормонов	97
9.1.5. Регуляция образования и секреции гормонов	97
9.2. Частная физиология желез внутренней секреции	99
9.2.1. Гипофиз	99
9.2.2. Надпочечные железы	101
9.2.3. Щитовидная железа	102
9.2.4. Паращитовидные железы	102
9.2.5. Поджелудочная железа	103
9.2.6. Вилочковая железа (тимус)	104
9.2.7. Эпифиз	104
9.2.8. Половые железы	104
10. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЕГЕТАТИВНЫХ СИСТЕМ ОРГАНИЗМА	106
10.1. Кровь	106
10.1.1. Форменные элементы крови	107
10.1.2. Кроветворение	109
10.2. Дыхание	109
10.2.1. Внешнее дыхание	109
10.2.2. Транспорт газов кровью	111
10.2.3. Обмен газов в тканях	111
10.2.4. Регуляция дыхания	112
10.3. Кровообращение	113
10.3.1. Строение органов кровообращения	113
10.3.2. Проводящая система сердца	115
10.3.3. Нагнетательная функция сердца. Сердечный цикл.	115
10.3.4. Физиология кровеносных сосудов	116
10.3.5. Электрокардиография	117
10.3.6. Систолический и минутный объем крови	117
10.3.7. Тоны сердца	117
10.3.8. Артериальное давление	118
10.3.9. Артериальный пульс	119
10.3.10. Регуляции функций сердечно-сосудистой системы	119
10.3.11. Кровоснабжение головного мозга	122
10.4. Пищеварение	123
10.4.1. Общие принципы регуляции процессов пищеварения	124
10.4.2. Секреторная функция слюнных желез	125
10.4.3. Секреторная функция желудка	126
10.4.4. Секреторная функция поджелудочной железы	127

10.4.5. Секреторная функция печени	128
10.4.6. Певеварение в толстом кишечнике	129
10.4.7. Двигательная функция органов системы пищеварения	130
10.4.8. Всасывательная функция	130
10.5. Выделение	132
10.5.1. Клубочковая фильтрация	133
10.5.2. Канальцевая реабсорбция	134
10.5.3. Канальцевая реабсорбция и секреция	135
10.5.4. Участие почек в поддержании гомеостаза	135
10.5.5. Регуляция процесса мочеобразования	135
10.5.6. Механизмы мочеыведения	136
10.5.7. Выделительная функция других органов	136
10.6. Кожа и терморегуляция	137
10.6.1. Строение кожи	137
10.6.2. Функции кожи	139
10.7. Терморегуляция	140
10.7.1. Понятие о пойкилотермии и гомойотермии	140
10.7.2. Температурные оболочки и ядро	141
10.7.3. Механизмы терморегуляции	141
10.7.4. Система терморегуляции	142
10.7.5. Особенности терморегуляции детей	145
11. СЕНСОРНЫЕ ФУНКЦИИ ЦНС	146
11.1. Общая характеристика сенсорных систем	146
11.1.1. Понятие об анализаторах	146
11.1.2. Общие принципы построения и функционирования сенсорных систем	146
11.1.3. Физиология рецепторов	147
11.1.4. Сенсорные функции спинного мозга	149
11.1.5. Сенсорные функции ствола мозга	150
11.1.6. Сенсорные функции таламуса	151
11.1.7. Сенсорные функции коры больших полушарий	152
11.2. Зрительный анализатор	156
11.2.1. Строение глаза	156
11.2.2. Оптическая система глаза	157
11.2.3. Восприятие и обработка сигналов на уровне сетчатки	160
11.2.4. Обработка сигналов в ЦНС	163
11.2.5. Восприятие цвета	164
11.2.6. Световая и темновая адаптация	165
11.2.7. Восприятие пространства	165
11.3. Слуховой анализатор	167
11.3.1. Строение уха	167
11.3.2. Функции наружного и среднего уха	168
11.3.3. Механизм восприятия звука рецепторами	169
11.3.4. Обработка звуковой информации в ЦНС	171
11.3.5. Слуховая ориентация в пространстве	172
11.4. Вестибулярный анализатор	172
11.4.1. Статолитов аппарат	173
11.4.2. Полукружные каналы	173
11.4.3. Центральные структуры вестибулярной системы	174
11.5. Кожная чувствительность	174

11.5.1. Механорецепторы	174
11.5.2. Терморецепторы	176
11.6. Ноцицепция	177
11.6.1. Биологическое назначение боли	177
11.6.2. Виды боли	178
11.6.3. Нейрофизиологические механизмы боли	178
11.6.4. Анализ ноцицептивной информации в ЦНС	179
11.6.5. Антиноцицептивные системы	180
11.7. Висцеральный анализатор	182
11.8. Обонятельный анализатор	183
11.9. Вкусовой анализатор	185
12. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЛОЖНЫХ ФОРМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОРГАНИЗМА С РЕАЛЬНЫМИ УСЛОВИЯМИ ЖИЗНИ	186
12.1. Понятие о низшей и высшей нервной деятельности	186
12.2. Инстинкты	188
12.2.1. Фазы проявления инстинктивной деятельности	189
12.3. Приобретенные формы организации поведения	191
12.3.1. Импринтинг	191
12.3.2. Условные рефлексы	192
12.3.3. Условия формирования условных рефлексов	194
12.3.4. Значение процессов торможения в условно-рефлекторной деятельности	196
12.3.5. Динамический стереотип	197
13. ОРГАНИЗМ И СОЦИАЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКА. АДАПТАЦИЯ, СТРЕСС И БОЛЕЗНИ	198
13.1. Понятие об адаптации	198
13.1.1. Стадии развития адаптационного процесса	199
13.1.2. Регуляция развития адаптационного процесса	200
13.1.3. Перекрестная адаптация	202
13.1.4. Индивидуальность процессов адаптации	202
13.1.5. «Плата» за адаптацию	203
13.1.6. Утрата адаптации и реадаптация	204
13.1.7. Стресс	204
13.1.8. Эмоции, стресс и болезни	205
13.2. Экологическая физиология	206
13.2.1. Урбанизация	206
13.2.2. Урбанизация и стрессы	207
14. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОЦЕССОВ РАЗВИТИЯ	209
14.1. Мужской организм	209
14.1.1. Внутриутробное развитие	209
14.1.2. Младенчество и пубертатный период	209
14.1.3. Взрослый организм	210
14.2. Женский организм	212
14.2.1. Внутриутробный период	212
14.2.2. Препубертатный период	213
14.2.3. Пубертатный период	213
14.2.4. Репродуктивный период	214
14.2.5. Угасание репродуктивной функции женщины	215

14.2.6. Беременность	216
14.2.7. Роды	216
14.2.8. Регуляция лактации	217
14.3. Физиологические механизмы старения	217
14.3.1. Возрастные изменения клеток	218
14.3.2. Гетерогенность процессов старения	219
14.3.3. Структурные изменения ЦНС	219
14.3.4. Изменение физиологических процессов в ЦНС	222
14.3.5. Эндокринная система	224
14.3.6. Старение и болезни	226
Раздел II. ОСНОВЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ	227
15. ПСИХОСОМАТИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ	227
16. МЕТОДЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЧЕЛОВЕКА	228
16.1. Исследования мозговой активности	229
16.2. Регистрация биотоков других органов	230
16.3. Исследования сенсорных систем	231
16.4. Условный рефлекс	231
17. ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА	232
17.1. Эмоции	232
17.1.1. Типы (классификация) эмоций	233
17.1.2. Причина возникновения эмоций	235
17.1.3. Значение связей структур лимбической системы с другими отделами мозга в формировании и проявлении эмоций	236
17.1.4. Экспериментальные исследования нейронной основы эмоций	238
17.1.5. Проявление эмоций	238
17.1.6. Эмоции как причина возникновения патологий	239
17.2. Мотивации	240
17.2.1. Жажда, голод, насыщение	241
17.2.2. Половая мотивация	244
17.2.3. Половое поведение	246
17.2.4. Половые рефлексы у мужчин	247
17.2.5. Половые рефлексы у женщин	248
17.2.6. Патологические мотивации	249
17.3. Формирование функциональной системы организации поведения	253
17.4. Восприятие и ощущение	255
17.4.1. Информация. Значение информации для обеспечения поведения человека	255
17.4.2. Объективная и субъективная сенсорная физиология (связь психического и физического)	256
17.4.3. Аналитико-синтетические процессы в сенсорных системах	259
17.4.4. Механизмы кодирования информации на различных уровнях ЦНС	260
17.4.5. Электроэнцефалографические исследования при возникновении ощущений	261
17.4.6. Качественное и количественное различие сенсорного стимула	261
17.4.7. Пространственная и временная размерности ощущений	263
17.4.8. Экстрасенсорика	264

17.5. Физиологические основы внимания	266
17.6. Память	269
17.7. Научение	276
17.8. Рассудочное мышление	277
17.8.1. Первая и вторая сигнальные системы	278
17.8.2. Некоторые особенности мозга человека — структурной основы рассудочного мышления	280
17.8.3. Центры речи	281
17.8.4. Формирование речи и становление мышления в онтогенезе	283
17.8.5. Речь и память	284
17.8.6. Межцентральные взаимодействия речевых отделов коры	285
17.8.7. Механизм образования голоса (вокализация)	287
17.8.8. Функциональная асимметрия мозга	289
17.8.9. Асимметрия способов рассудочной функции мозга	290
17.8.10. Относительность доминирования левого полушария в мышлении	293
17.8.11. Мыслят ли животные?	294
18. УРОВНИ БОДРСТВОВАНИЯ. ФИЗИОЛОГИЯ СНА	296
18.1. Виды сна	297
18.1.1. Естественный сон	298
18.1.2. Фазы сна	299
18.1.3. Парадоксальный сон	299
18.1.4. Механизм естественного сна	300
18.1.5. Сновидения	303
18.1.6. Пробуждение	304
18.1.7. Физиологическое (на)значение сна	304
19. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОЗНАНИЯ	305
19.1. Сознание и практическая психология	308
19.2. Психофизиология бессознательного	308
20. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ (ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ) ОСОБЕННОСТИ ЦНС ЧЕЛОВЕКА .	310
Литература	313