

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет»

Д.З. Шибкова, Н.В. Ефимова

**САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»**

Учебное пособие

Челябинск 2016

УДК 612 (021)
ББК 28.9я73
Ш 55

Шибкова, Д.З. Самостоятельная работа по дисциплине «Физиология человека и животных» [Текст]: учебное пособие / Д.З. Шибкова, Н.В. Ефимова. – Челябинск: Изд-во Юж.-Урал. гос. гуман.-пед. ун-та, 2016. – 243 с.

ISBN 978-5-906908-28-5

Учебно-методическое пособие предназначено для организации различных видов учебно-познавательной деятельности студентов по курсу «Физиология человека и животных». Пособие включает рабочую программу дисциплины, разработанную в модели балльно-рейтинговой оценки результатов усвоения программы. Методические материалы по курсу «Физиология человека и животных» для самостоятельной работы студентов включают тестовые задания, задачи и контрольные вопросы для промежуточного и итогового контроля по разделам учебной программы; планы-конспекты лекций по темам, вынесенным на самостоятельное изучение; для быстрой ориентации в теоретическом материале в учебно-методическое пособие включен краткий словарь основных терминов и понятий дисциплины.

Данное учебно-методическое пособие рекомендовано для студентов высших учебных заведений, обучающихся по педагогическому направлению подготовки.

Рецензенты:

А.В. Ненашева, д-р биол. наук, проф.
В.И. Павлова, д-р биол. наук, проф.

ISBN 978-5-906908-28-5

© Шибкова Д.З., 2016
© Ефимова Н.В., 2016
© Издательство Южно-Уральского государственного
гуманитарно-педагогического университета, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
I. РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ДИСЦИПЛИНЫ «ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»	5
II. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ	44
2.1. Контрольно-обучающие задания промежуточного и итогового контроля по разделам учебной программы	44
2.1.1. Раздел I. Организм человека и его физиологические функции. Функциональные системы по П.К. Анохину	44
2.1.2. Раздел II. Физиология возбудимых тканей. Синапсы	49
2.1.3. Раздел III. Физиология ЦНС. Соматическая и висцеральная регуляция функций	55
2.1.4. Раздел IV. Физиология висцеральных систем. Физиология эндокринной системы	61
2.1.5. Раздел V. Физиология обмена веществ и энергии. Физиология питания. Терморегуляция	80
2.1.6. Раздел VI. Физиология высшей нервной деятельности	86
2.1.7. Раздел VII. Физиология сенсорных систем	94
2.2. Методические материалы к внеаудиторной работе по дисциплине «Физиология человека и животных»	104
2.2.1. Планы-конспекты лекций по темам, выделенным на самостоятельное изучение студентов	104
2.2.2. Методические рекомендации к изучению темы: «Функции спинного и ствольного отдела ЦНС»	134
2.2.3. Схемы функциональных систем по П.К. Анохину	139
2.3. Основные понятия и термины дисциплины «Физиология человека и животных»	144
2.3.1. Раздел I. Организм человека и его физиологические функции. Функциональные системы по П.К. Анохину	144
2.3.2. Раздел II. Физиология возбудимых тканей. Синапсы	150
2.3.3. Раздел III. Физиология ЦНС. Соматическая и висцеральная регуляция функций	184
2.3.4. Раздел IV. Физиология висцеральных систем. Физиология эндокринной системы	213
2.3.5. Раздел V. Физиология обмена веществ и энергии. Физиология питания. Терморегуляция	222
2.3.6. Раздел VI. Физиология высшей нервной деятельности	227
2.3.7. Раздел VII. Физиология сенсорных систем	235
Список используемой литературы	242

ВВЕДЕНИЕ

Учебно-методическое издание является комплексным образовательным ресурсом для самостоятельной работы студентов, сочетающим теоретические основы разделов дисциплины «Физиология человека и животных», методические указания к выполнению аудиторных практикумов и вне аудиторных видов деятельности, тестовые задания контроля и самоконтроля знаний. Данный образовательный ресурс обеспечивает формирование общекультурных, общепрофессиональных и специальных компетенций у студентов высших учебных заведений.

В первую часть пособия включены требования к обязательному минимуму содержания основной образовательной программы подготовки учителя биологии; содержание рабочей программы, в том числе тематический план дисциплины «Физиология человека и животных», вопросы лекционных, лабораторно-практических занятий, инвариантную и вариативную части внеаудиторной работы, вопросы к зачету, экзамену, критерии рейтинговой системы оценки учебных достижений, списки основной и дополнительной литературы по разделам курса «Физиология человека и животных». Содержание каждого раздела направлено на предварительное ознакомление студентов со структурно-логической схемой курса «Физиология человека и животных», его целями, задачами, содержанием, средствами, формами контроля, критериями оценивания.

Во вторую часть включены оценочные средства проверки сформированности общекультурных, общепрофессиональных и специальных компетенций; планы-конспекты лекций по темам, вынесенным на самостоятельное изучение, словарь основных терминов и понятий. Данные методические материалы помогут в организации различных видов индивидуальной самостоятельной работы – подготовки к лабораторно-практическим занятиям, контрольным мероприятиям, зачетам, экзаменам.

Высшая школа отличается от других образовательных учреждений, главным образом, методикой учебной работы и степенью самостоятельности обучаемых. Преподаватель организует познавательную деятельность студентов и контролирует уровень усвоения знаний. Студент сам осуществляет процесс познания, а самостоятельная работа – сопровождает все виды учебной деятельности. Именно поэтому самостоятельная работа становится главным резервом повышения эффективности подготовки современных специалистов.

Материалы учебного пособия логически выстроены в соответствии с рабочей программой дисциплины, разработанной на основе Федерального Образовательного Стандарта и Основной Профессиональной Образовательной Программы бакалавриата.

Учебно-методическое пособие может быть полезным студентам других факультетов педагогических вузов.

I. РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ДИСЦИПЛИНЫ «ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

1.1. Рабочая программа по курсу «Физиология человека и животных» разработана в соответствии с требованиями ФГОС ВО. В соответствии с ООП курс составляет 7 зачетных единиц (216 часов). Структура изучения курса: 108 часов аудиторных занятий, из них 42/48* часов лекций, 66/60* часов лабораторных занятий, самостоятельная работа 108 часов. Форма итоговой отчетности – экзамен (* – для профиля «Биология. Химия»).

1.2. Сформированные в курсах «Цитологии», «Анатомии и морфологии человека» компетенции являются основой для дальнейшего формирования профессиональных и специальных компетенций, необходимых для педагогической работы в школе, четкого представления о современном состоянии физиологической науки.

1.3. Особое место курса «Физиология человека и животных» в профессиональной подготовке будущего учителя обусловлено тем, что, по сути, он является интегративным, так как физиологические параметры рассматриваются с точки зрения микро-морфологии и макро-морфологии органов и систем, а механизмы регуляции функций анализируются в свете новейших данных биохимии и молекулярной биологии.

1.4. Целью курса является изучение закономерностей функционирования организма человека и животных в их взаимосвязи с окружающей средой.

Планируемые результаты обучения

№ п/п	Компетенция (содержание и обозначение в соответствии с ФГОС ВО и ОПОП)	Конкретизированные цели освоения дисциплины		
		знать	уметь	владеть
1	ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве	З.1. Основные термины, понятия, явления и законы физиологии человека и животных. З.2. Механизмы, обеспечивающие взаимодействие организма с внешней средой	У.1. Применять системный подход в изучении механизмов жизнедеятельности биологических систем. У.2. Определить основные сдвиги в функциональных системах организма при различных воздействиях факторов внешней среды	В.1. Навыками работы с современными научными источниками информации в области физиологии. В.2. Отдельными методами физиологических исследований

№ п/п	Компетенция (содержание и обозначение в соответствии с ФГОС ВО и ОПОП)	Конкретизированные цели освоения дисциплины		
		знать	уметь	владеть
2	ПК-12 - способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся	З.3. Основы постановки эксперимента, использования информационных технологий для решения профессиональных задач	У.3. Оценивать функциональное состояние различных систем организма	В.3. Навыками использования знаний физиологии в учебно-исследовательской деятельности обучающихся

ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№	Наименование разделов и тем курса	Количество часов			
		Всего	Аудиторная работа		Самостоятельная работа
			Лекции	Л/Р	
1.	Организм и его основные физиологические функции. Учение П.К. Анохина о функциональных системах	16/20*	4/6*	2/4*	10
2.	Физиология возбудимых тканей. Синапсы	30/26*	6	8/4*	16
3.	Физиология центральной нервной системы. Соматическая и вегетативная регуляция функций	42/44*	6/8*	12	24
4.	Физиология вегетативных систем организма. Физиология эндокринной системы	56/62*	14/16*	20/24*	22
5.	Физиология обмена веществ и энергии. Физиология питания. Терморегуляция	24/20*	4	8/4*	12
6.	Физиология высшей нервной деятельности (ВНД)	24	4	8	12
7.	Физиология сенсорных систем (анализаторов)	24/20*	4	8/4*	12
<i>Итого часов:</i>		216	42/48*	66/60*	108

Примечание: * – учебные часы для профиля «Биология. Химия».

СОДЕРЖАНИЕ РАБОЧЕЙ ПРОГРАММЫ

Раздел I. Организм и его основные физиологические функции.

Учение П.К. Анохина о функциональных системах

ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.

ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.

Содержание раздела:

Предмет и задачи физиологии как научной и учебной дисциплины. Методы исследования физиологии. Физиология на современном этапе развития. Значение физиологии для педагогики, психологии, общей и школьной гигиены.

Организм как сложная живая система. Уровни структурно-функциональной организации многоклеточного организма. Основные проявления жизнедеятельности и их регуляция. Системный принцип управления физиологическими функциями. Основные физиологические функции. Целостность как принцип работы организма. Понятие о функциональной системе (П.К. Анохин).

Саморегуляция функций – основной механизм поддержания гомеостаза. Функциональная система, её звенья как инструмент поддержания гомеостаза и адаптации организма. Единство нервной и гуморальной регуляции функций организма.

Понятие об адаптации, о её физиологическом содержании. Морфологические и функциональные основы адаптации. Виды адаптации, «цена» адаптации.

Аудиторная работа

➤ **План лекционного курса:**

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Введение в физиологию. Принципы управления физиологическими функциями (2/4* часа).*

1. Предмет и задачи физиологии как научной и учебной дисциплины.
2. Методы исследования физиологии. Физиология на современном этапе развития.
3. Организм как сложная живая система.
4. Основные понятия дисциплины «Физиология человека и животных».
5. Целостность как принцип работы организма. Нервный и гуморальный принцип регуляции физиологических функций.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6–8, 12, 17.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Учение П.К. Анохина о функциональных системах организма (2 часа).*

1. Системный принцип управления физиологическими функциями. Понятие о функциональной системе (П.К. Анохин).
2. Функциональная система, её звенья как инструмент поддержания гомеостаза и адаптации организма.

3. Понятие об адаптации. Морфологические и функциональные основы адаптации. «Цена адаптации».

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 2, 8, 12–14.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Общие принципы и механизмы регуляции функций организма (2/4* часа).*

1. Основные кибернетические принципы регуляции биосистем. Типы регулирования.
2. Целостность как принцип работы биосистем. Нервный и гуморальный способы регуляции физиологических функций.
3. Функциональные системы по П.К. Анохину.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 9–11, 13, 14, 16.

Внеаудиторная самостоятельная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Основные понятия физиологии (4 часа).*

1. Уровни организации живой материи.
2. Характеристика живого как биологической системы.
3. Современные представления о структуре и функциях биологических мембран.
4. Общая характеристика физиологии как науки о механизмах жизнедеятельности организма.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 7–9, 14.

Формы самостоятельной работы: *подготовка к тестированию (текущий контроль).*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта, зачет / экзамен.*

Тема и изучаемые вопросы: *принципы формирования функциональных систем (по П.К. Анохину) (6 часов).*

1. Анализ схем функциональных систем организма:
 - поддержания количества форменных элементов крови;
 - поддержания кислотно-щелочного равновесия;
 - поддержания газового состава крови.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 2, 10, 13, 14.

Формы самостоятельной работы: *составление схемы функциональных систем, поддерживающих гомеостатические константы организма (индивидуальные задания).*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта, зачет / экзамен.*

Паспорт оценочных средств по разделу	
Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.	<i>Текущий контроль:</i> индивидуальное предоставление конспекта, презентация, тестирование, решение ситуационных задач.
ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.	<i>Промежуточный контроль:</i> зачет / экзамен.
Раздел II. Физиология возбудимых тканей. Синапсы	
<p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	
Содержание раздела:	
<p>Возбудимость как частная форма раздражимости. Современные представления о механизмах биоэлектрической активности и её связи с процессами жизнедеятельности. Величина мембранного потенциала покоя для различных возбудимых образований. Деполяризация и реполяризация мембраны – результат изменения ионной проницаемости. Волна возбуждения как совокупность изменений электрического состояния мембраны. Изменение возбудимости в разные фазы волны возбуждения.</p> <p>Учение Н.Е. Введенского о лабильности возбудимых тканей. Парабиоз и его стадии. Учение об усвоении ритма (А.А. Ухтомского).</p> <p>Законы проведения возбуждения по нервным волокнам. Проведение возбуждения в нервно-мышечных синапсах, синапсах центральной и вегетативной нервной системы. Свойства нервных центров. Значение свойств нервных центров для жизнедеятельности целостного организма.</p>	
Аудиторная работа	
<p>➤ План лекционного курса:</p> <p>Тема лекции и изучаемые вопросы: <i>Физиология возбудимых тканей. Современные представления о механизмах биоэлектрической активности (4 часа).</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Возбудимость и возбуждение. Современные представления о механизмах биоэлектрической активности и её связи с процессами жизнедеятельности. 2. Волна возбуждения как совокупность изменений электрического состояния мембраны. 3. Изменение возбудимости в разные фазы волны возбуждения. 4. Местное и распространяющееся возбуждение. Механизм проведения возбуждения. <p>Информационное сопровождение: <i>Основная литература: 2, 3.</i> <i>Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15.</i></p>	

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Физиология синапсов (2 часа)*

1. Синапсы и их виды.
2. Проведение возбуждения в нервно-мышечных синапсах, синапсах центральной и вегетативной нервной системы.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Физиология возбудимых образований (6/4* часа).*

1. Биоэлектрические явления в возбудимых тканях.
2. Демонстрация первого и второго опыта Гальвани.
3. Демонстрация вторичного тетануса (опыт Матеуччи).
4. Исследование зависимости амплитуды сокращения от силы раздражения.
5. Наблюдение оптимума и пессимума силы и частоты раздражения.
6. Наблюдение явления парабьоза.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–10, 14, 15, 16.

Внеаудиторная самостоятельная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Электрофизиология (6 часов).*

1. Общие характеристики и регистрация биопотенциалов.
2. Парабиоз.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15.

Формы самостоятельной работы: *подготовка к тестированию (текущий контроль).*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта, зачет / экзамен.*

Тема и изучаемые вопросы: *Электрофизиология мышц (10 часов).*

1. Общий механизм мышечного сокращения.
2. Электрофизиология скелетных мышц.
3. Электрофизиология гладких мышц.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15.

Формы самостоятельной работы: *подготовка к тестированию (текущий контроль).*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта, зачет / экзамен.*

Паспорт оценочных средств по разделу	
Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
<p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	<p><i>Текущий контроль:</i> индивидуальное предоставление конспекта, презентация, тестирование, решение ситуационных задач.</p> <p><i>Промежуточный контроль:</i> зачет / экзамен.</p>
<p>Раздел III. Физиология центральной нервной системы. Соматическая и вегетативная регуляция функций</p> <p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	
<p>Содержание раздела:</p> <p>Рефлекс как основной акт нервной деятельности. Общая схема рефлекторной дуги, характеристика её звеньев. Рефлекс как реакция всего организма. Классификация рефлексов.</p> <p>Торможение в центральной нервной системе. Различные виды торможения. Медиаторы торможения, роль тормозных нейронов.</p> <p>Интегративная функция нервной системы. Понятие о рефлекторном кольце. Основные принципы координации функций. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения, иррадиации и концентрации нервных процессов, принцип конвергенции. Явление доминанты. Учение А.А. Ухтомского о доминанте.</p> <p>Физиология различных отделов ЦНС. Ретикулярная формация, её структурная организация и функции. Лимбическая система мозга, её структурная организация и функциональное значение. Структурные особенности коры больших полушарий и корковой локализации функций. Асимметрия больших полушарий головного мозга.</p> <p>Парасимпатическая и симпатическая нервная система. Вегетативные рефлексы. Интегративная роль центральной нервной системы в регуляции вегетативных функций.</p>	
<p>Аудиторная работа</p>	
<p>➤ План лекционного курса:</p> <p>Тема лекции и изучаемые вопросы: <i>Физиология нервных центров (2/4* часа).</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Содержание понятия нервный центр. Свойства нервных центров. 2. Утомляемость нервных центров и повышенная чувствительность к недостатку кислорода. 3. Значение свойств нервных центров для жизнедеятельности целостного организма. 	

4. Рефлекс как реакция всего организма. Общая схема рефлекторной дуги, характеристика её звеньев.
5. Классификация рефлексов. Видовые (безусловные) и индивидуальные (условные) рефлексы.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 7, 8, 12, 14, 15.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Торможение в центральной нервной системе (2 часа).*

1. Торможение в центральной нервной системе.
2. Различные виды торможения. Механизмы их возникновения.
3. Медиаторы торможения, роль тормозных нейронов.
4. Интегративная функция нервной системы.
5. Основные принципы координации функций: взаимодействие процессов возбуждения и торможения, иррадиации и концентрации нервных процессов, принцип конвергенции. Явление доминанты.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 7, 8, 12, 14, 15.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Кора больших полушарий головного мозга (2 часа).*

1. Структурные особенности коры больших полушарий. Древняя, старая и новая кора.
2. Цитоархитектоника коры больших полушарий. Функциональное значение основных типов корковых нейронов.
3. Структурные основы корковой локализации функций.
4. Сенсорная, соматосенсорная и двигательная функции коры.
5. Асимметрия больших полушарий головного мозга.
6. Взаимодействие коры и подкорковых структур.
7. Биоэлектрическая активность головного мозга, электроэнцефалография.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 7, 8, 12, 14, 15.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Функции спинного и ствольной части головного мозга (4/6* часов).*

1. Исследование спинномозговых реакций человека.
2. Рефлексы продолговатого мозга и моста.
3. Рефлексы среднего мозга.
4. Исследование двигательной функции мозжечка.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–4, 7–10, 14, 16.

Тема и план лабораторного занятия: *Физиология центральной нервной системы (4/6* часов).*

1. Анализ рефлекторной дуги.
2. Рефлексы спинного мозга и их рецептивные поля.
3. Влияние силы раздражителя на время рефлекса.
4. Торможение спинномозговых рефлексов.
5. Распространение возбуждения в ЦНС.
6. Последовательная и пространственная суммация возбуждения в ЦНС.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–4, 7–10, 14, 16.

Внеаудиторная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Функции спинного и ствольного отделов ЦНС (8 часов).*

1. Физиология спинного мозга.
2. Физиология продолговатого мозга и моста.
3. Физиология мозжечка.
4. Физиология среднего мозга.
5. Физиология промежуточного мозга.
6. Ретикулярная формация, её структурная организация и функции.
7. Лимбическая система мозга, её структурная организация и функции.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала.*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта.*

Тема и изучаемые вопросы: *Физиология нейромоторного аппарата (8 часов)*

1. Эффлекторный отдел нейромоторного аппарата.
2. Характеристика сократительной функции мышц.
3. Рефлексы положения тела, статические и статокинетические рефлексы.
4. Пирамидная и экстрапирамидная регуляция двигательной функции.
5. Нервные и гуморальные влияния на тонус гладкой мускулатуры.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15, 17.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала.*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта.*

Тема и изучаемые вопросы: *Нервная регуляция вегетативных функций (8 часов).*

1. Парасимпатическая и симпатическая нервная система.
2. Механизм передачи возбуждения в вегетативных ганглиях.
3. Особенности структуры и функции вегетативных волокон.
4. Вегетативные рефлексы. Особенности их рефлекторных дуг.
5. Интегративная роль центральной нервной системы в регуляции вегетативных функций.
6. Адаптационно-трофическая роль симпатической нервной системы (Л.А. Орбели).

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5–9, 12, 15, 17.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала и подготовка графических схем и таблиц.*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта.*

Паспорт оценочных средств по разделу

Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
<p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	<p><i>Текущий контроль:</i> индивидуальное предоставление конспекта, презентация, тестирование, решение ситуационных задач</p> <p><i>Промежуточный контроль:</i> зачет / экзамен.</p>

Раздел IV. Физиология вегетативных систем организма.

Физиология эндокринной системы

ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.

ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.

Содержание раздела:

Система крови как самообновляющаяся система организма. Структурная организация и функции системы крови. Физико-химические свойства плазмы. Буферные системы. Значение белков плазмы. Гемостаз. Значение системы свертывания крови для жизнедеятельности организма. Тромбоциты. Плазменные и тромбоцитарные факторы свёртывания крови. Антикоагулянты. Регуляция свёртывания крови. Особенности строения и функции эритроцитов. Группы крови. Иммуногенетика групп крови человека. Резус-фактор. Лейкоциты, их виды, количество и структура. Функции различных видов лейкоцитов и их роль в обеспечении иммунологической защиты организма. Система клеточного самообновления крови. Нервно-гуморальная регуляция кроветворения.

Сердце – центральный орган кровообращения. Проводящая система сердца. Цикл сердечных сокращений. Свойства сердечной мышцы. Законы сердца. Электрокардиография. Характеристика основных элементов ЭКГ. Регуляция сердечной деятельности. Физиологические основы гемодинамики. Реакции сердечно-сосудистой системы на изменения окружающей температуры, положения тела, на ускорения и физическую работу.

Значение дыхания. Показатели внешнего дыхания. Перенос газов кровью. Значение физических и химических факторов в переносе газов. Регуляция дыхания. Дыхательный центр. Особенности дыхания при различных условиях. Дыхание при мышечной работе. Дыхание в условиях повышенного и пониженного атмосферного давления.

Роль процессов пищеварения в жизнедеятельности организма. Внутриклеточное и внеклеточное пищеварение. Значение трудов И.П. Павлова и его школы в разработке физиологии пищеварения. Пищеварение в ротовой полости. Регуляция слюноотделения. Пищеварение в желудке. Фазы желудочного пищеварения и их регуляция. Пищеварение в кишечнике. Пристеночное пищеварение. Всасывательная и двигательная функция пищеварительного аппарата.

Эндокринная система как специализированная система регуляции функций организма. Принципы структурно-функциональной организации эндокринной системы. Гормоны аденогипофиза, их физиологическое значение и механизм действия. Физиологическое значение промежуточной доли гипофиза и нейрогипофиза. Гормоны щитовидной железы. Гипер- и гиподисфункция щитовидной железы. Гипер- и гиподисфункция паращитовидных желез. Физиологическая роль гормонов тимуса и эпифиза. Гормоны коркового и мозгового слоя надпочечников. Роль глюкокортикоидов в организации адаптационного синдрома. Половые гормоны коры надпочечников. Значение гормонов мозгового слоя. Роль гормонов поджелудочной железы в регуляции углеводного и жирового обмена. Гормоны половых желез и их роль в регуляции возрастного развития репродуктивной функции. Система *гипоталамус – гипофиз – кора надпочечников*. Взаимосвязь в работе отдельных желез внутренней секреции.

Аудиторная работа

➤ **План лекционного курса:**

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Физиология системы крови (4 часа).*

1. Кровь и лимфа как внутренняя среда организма. Роль крови и лимфы в сохранении постоянства внутренней среды организма.
2. Состав и свойства плазмы крови.
3. Особенности строения и функции форменных элементов крови.
4. Гемостаз. Антикоагулянты. Регуляция свёртывания крови.
5. Группы крови. Резус-фактор. Переливание крови и донорство.
6. Иммунные свойства крови. Понятие иммунитета и его виды. Клеточный и гуморальный иммунитет.
7. Гемопоз. Нервно-гуморальная регуляция системы крови.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 12–15.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Физиология сердечно-сосудистой системы (4 часа).*

1. Сердце – центральный орган системы кровообращения. Свойства сердечной мышцы (возбудимость, автоматия, сократимость).
2. Цикл сердечных сокращений.
3. Основные показатели функционального состояния сердечно-сосудистой системы.
4. Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 12–15.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Физиология дыхательной системы (4 часа)*

1. Биологическая роль дыхательной функции. Внешнее и внутреннее дыхание. Показатели внешнего дыхания.
2. Перенос газов кровью. Значение физических и химических факторов в переносе газов.
3. Дыхательный центр. Регуляция функции дыхания.
4. Особенности дыхания при различных функциональных состояниях организма.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 12–15.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Эндокринная система. Гормональная регуляция функций (4 часа).*

1. Современные представления об эндокринных железах и гормонах.
2. Закономерности организации гормональной регуляции вегетативных функций организма.
3. Система гипоталамус – гипофиз – кора надпочечников. Периферические эндокринные железы. Гипо- и гиперфункции желез внутренней секреции.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 12–15.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Физиология системы крови (6/8* часов).*

1. Определение количества гемоглобина по способу Сали.
2. Наблюдение явления гемолиза вне организма.
3. Определение осмотической устойчивости эритроцитов.
4. Определение скорости свертывания крови.
5. Определение группы крови.
6. Определение резус-фактора крови.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 11–16.

Тема и план лабораторного занятия: *Физиология сердечно-сосудистой системы (6/8* часов).*

1. Наблюдение работы сердца лягушки.
2. Наблюдение рефрактерного периода и получение экстрасистолы.
3. Анализ проводящей системы сердца.
4. Нервная регуляция деятельности сердца.
5. Гуморальная регуляция деятельности сердца.
6. Измерение пульса и кровяного давления. Определение систолического и минутного объёма крови расчетным методом.
7. Электрокардиография.
8. Нервная регуляция кровяного давления.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 11–16.

Тема и план лабораторного занятия: *Физиология дыхательной системы (4 часа).*

1. Обнаружение углекислого газа во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе.
2. Механизм легочного дыхания позвоночных.
3. Спирометрия: определение жизненной ёмкости легких и составляющих её объёмов.
4. Нервная регуляция дыхания.
5. Гуморальная регуляция дыхания.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 11–16.

Тема и план лабораторного занятия: *Функциональные резервы сердечно-сосудистой и дыхательной системы (4 часа).*

1. Определение типа реакции сердечно-сосудистой системы на дозированную физическую нагрузку.
2. Определение вегетативного индекса Кердо (ВИК).
3. Функциональные пробы с задержкой дыхания.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 11–16.

Внеаудиторная самостоятельная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Физиология сердечно-сосудистой системы. Основы гемодинамики (6 часов).*

1. Основные показатели гемодинамики. Функциональные группы сосудов.
2. Эфферентная иннервация сосудов.
3. Эндокринно-гуморальная регуляция тонуса сосудов.

4. Реакции сердечно-сосудистой системы на изменения окружающей температуры, положения тела, на ускорения и физическую работу.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5,9, 11, 14, 16.

Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала.

Форма и сроки отчетности: индивидуальное предоставление конспекта.

Тема и изучаемые вопросы: *Физиология пищеварительной системы (6 часов).*

1. Роль процессов пищеварения в жизнедеятельности организма.
2. Пищеварение в различных отделах пищеварительной системы.
3. Всасывательная и двигательная функции пищеварительной системы.
4. Системная регуляция пищеварения: единство нервных, гуморальных и местных механизмов.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5,9, 11, 14, 16.

Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала.

Форма и сроки отчетности: индивидуальное предоставление конспекта.

Тема и изучаемые вопросы: *Физиология выделительных процессов (6 часов).*

1. Конечные продукты обмена веществ. Пути выделения продуктов обмена веществ.
2. Процесс мочеобразования и мочевыделения. Клубочковая фильтрация и реабсорбция в канальцах.
3. Роль почек в обмене воды, регуляции осмотического давления, поддержании активной реакции крови и её ионного состава.
4. Регуляция мочеобразования и мочевыделения.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5,9, 11, 14, 16.

Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала.

Форма и сроки отчетности: индивидуальное предоставление конспекта.

Тема и изучаемые вопросы: *Гормональная регуляция функций организма (4 часа).*

1. Классификация гормонов и их биологическая роль.
2. Тканевая гормональная регуляция.
3. Роль эндогенных опиатов в формировании поведенческих реакций организма.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5,9, 11, 14, 16.

Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала.	
Форма и сроки отчетности: индивидуальное предоставление конспекта.	
Паспорт оценочных средств по разделу	
Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
<p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	<p><i>Текущий контроль:</i> устный опрос, проверка конспектов, тестирование, решение ситуационных задач.</p> <p><i>Промежуточный контроль:</i> экзамен.</p>
Раздел V. Обмен веществ и энергии. Физиология питания.	
Терморегуляция	
<p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	
Содержание раздела:	
<p>Значение обмена веществ и его основные этапы. Анаболические и катаболические процессы в организме. Пластическая роль белков. Азотистое равновесие. Заменяемые и незаменимые аминокислоты. Видовая и органная специфичность белков. Роль липидов в пластическом и энергетическом обмене. Жировые депо. Значение углеводов и их роль в организме. Содержание глюкозы в крови. Гипер- и гипогликемия. Регуляция обмена веществ. Роль витаминов в синтезе ферментов и других активных веществ. Роль водного и минерального обмена в обеспечении физико-химического постоянства внутренней среды организма. Превращения энергии в организме. Дыхательный коэффициент. Основной обмен.</p> <p>Физиологические основы питания. Физиологическое обоснование режима питания. Нормы питания в зависимости от условий жизни и характера труда.</p> <p>Терморегуляция. Общие принципы терморегуляции. Теплопродукция: обязательная и дополнительная (термогенез). Сократительный и несократительный термогенез. Теплоотдача. Способы теплоотдачи: излучение, проведение и испарение. Физические и физиологические особенности способов теплоотдачи. Терморегуляция при различных температурах окружающей среды. Система терморегуляции: терморегуляторный центр, поведенческие, нервные и эндокринные механизмы терморегуляции.</p>	
Аудиторная работа	
<p>➤ План лекционного курса:</p> <p>Тема лекции и изучаемые вопросы: <i>Обмен веществ и энергии (4 часа).</i></p> <p>1. Значение и основные этапы обмена веществ и энергии.</p>	

2. Регуляция обмена веществ. Рефлекторный характер регуляции процессов обмена белков, жиров и углеводов.
3. Гуморальные влияния на обмен веществ, роль гормонов.
4. Особенности энергетического обмена в организме человека и животных. Превращения энергии в организме.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 7–9, 12–15, 17, 18.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Обмен веществ и энергии. Физиолого-гигиенические основы питания (4/4* часа).*

1. Расчет общего энергетического обмена.
2. Составление суточного пищевого рациона в соответствии с требованиями рационального питания.
3. Оценка собственного пищевого рациона.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 11, 14, 19.

Тема и план лабораторного занятия: *Обмен веществ и нейрогуморальные механизмы его регуляции (4 часа).*

1. Энергетический обмен и его регуляция.
2. Обмен белков и его регуляция.
3. Обмен липидов и его регуляция.
4. Обмен углеводов и его регуляция.
5. Водно-минеральный обмен и его регуляция.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 5, 11, 14.

Внеаудиторная самостоятельная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Обмен веществ и энергии. Витамины (4 часа).*

1. Роль витаминов в синтезе ферментов и других активных веществ.
2. Физиологическое значение отдельных витаминов.
3. Авитаминозы и гиповитаминозы.
4. Гипервитаминозы.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 12–15, 19.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала.*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта.*

Тема и изучаемые вопросы: *Обмен веществ и энергии. Водный и минеральный обмен (4 часа).*

1. Роль водного и минерального обмена в обеспечении физико-химического постоянства внутренней среды организма.
2. Макро- и микроэлементы.
3. Водный обмен и его значение. Физиологический механизм жажды.
4. Регуляция водно-солевого обмена.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 12–15, 19.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала.*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта.*

Тема и изучаемые вопросы: *Регуляция температуры тела (4 часа).*

1. Теплообмен: терморцепция и регуляция температуры тела.
2. Температурная адаптация.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 12–15.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала.*

Форма и сроки отчетности: *индивидуальное предоставление конспекта.*

Паспорт оценочных средств по разделу

Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.	<i>Текущий опрос:</i> реферат, конспект по самостоятельной работе, презентация, тестирование, решение ситуационных задач.
ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.	<i>Промежуточный контроль:</i> экзамен.

Раздел VI. Физиология высшей нервной деятельности (ВНД)

ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.

ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.

Содержание раздела:

Роль высшей нервной деятельности в адаптации организма. Врожденные и приобретенные формы поведения. Значение трудов И.М. Сеченова в развитии материалистического учения о высшей нервной деятельности. Учение И.П. Павлова об условных рефлексах. Механизм образования условных связей. Современные представления о путях замыкания условных связей. Системная

организация условнорефлекторной деятельности. Роль обстановочной и пусковой афферентации в формировании условнорефлекторной реакции.

Торможение условных рефлексов. Безусловное (внешнее) торможение корковых клеток. Индукционное и запредельное торможение. Условное (внутреннее) торможение. Анализ и синтез раздражений. Явления обобщения (генерализации). Процесс образования дифференцировок. Явления иррадиации, концентрации и взаимной индукции. Системность в работе коры больших полушарий. Динамические стереотипы.

Поведенческие реакции организма. Функциональная система организма и ее роль в организации поведенческого акта (П.К. Анохин). Мотивации, эмоции и поведенческие реакции организма.

Высшая нервная деятельность человека. Типологические особенности поведения человека. Специализация доминирования полушарий большого мозга. Появление второй сигнальной системы. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем.

Нейрофизиологическая организация психической деятельности. Физиологические механизмы восприятия, внимания, мышления. Память, ее виды. Механизмы краткосрочной памяти. Долгосрочная память, ее основные компоненты: фиксация, хранение и воспроизведение информации. Молекулярно-генетические механизмы памяти.

Аудиторная работа

➤ **План лекционного курса:**

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Учение И.П. Павлова об условных рефлексах (2/2* часа).*

1. Образование условных рефлексов.
2. Механизм образования условных связей.
3. Системная организация условно-рефлекторной деятельности.
4. Торможение условных рефлексов.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 11–15, 17.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Высшая нервная деятельность человека. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем (2/2* часа).*

1. Высшая нервная деятельность человека.
2. Усложнение сигнальных реакций в процессе эволюции животного мира.
3. Появление второй сигнальной системы, связанной с восприятием информации, обобщенной и абстрагированной от непосредственной действительности.
4. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 11–15, 17.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Нейрофизиологическая организация психической деятельности (2 часа).*

1. Нейрофизиологическая организация психической деятельности.
2. Речь, память. Роль лобных долей коры головного мозга в осуществлении психических функций.
3. Физиологические механизмы восприятия, внимания, мышления.
4. Анализ и синтез речевых сигналов как основа процесса мышления.

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 11–15, 17.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Нервная память, ее виды (2 часа).*

1. Механизмы непосредственной и оперативной краткосрочной памяти.
2. Долгосрочная память, ее основные компоненты: фиксация, хранение и воспроизведение информации.
3. Молекулярно-генетические механизмы памяти.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 11–15, 17.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Высшая нервная деятельность (8 часов).*

1. Выработка и угасание условного мигательного рефлекса на звонок.
2. Выработка условного зрачкового рефлекса на звонок и на слово «звонок».
3. Выработка условного рефлекса у человека на раздражители второй сигнальной системы.
4. Выработка условных рефлексов на базе речевого подкрепления.
5. Определить тип ВНД по классификации Юнга и Айзенка.
6. Определение свойств нервной системы по тестам и психомоторным показателям.
7. Исследование индивидуальных особенностей внимания и памяти.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–4, 6–9, 11, 14, 15, 16.

Внеаудиторная самостоятельная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Высшая нервная деятельность: сон и бодрствование (4 часа).*

1. Механизмы сна и бодрствования организма.
2. Структуры мозга, регулирующие сон и бодрствование организма, их морфофункциональные связи.
3. Роль гуморальных факторов в возникновении сна.
4. Характеристика нейрональных процессов во время сна. Быстрый и медленный сон.
5. Сновидения, их природа.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 8–9, 14, 15.

Формы самостоятельной работы: ознакомление с учебным материалом и подготовка конспекта.

Форма и сроки отчетности: индивидуальное предоставление конспекта, презентаций.

Тема и изучаемые вопросы: Анализ и синтез раздражений (4 часа).

1. Явления обобщения (генерализации). Процесс образования дифференцировок.
2. Синтез и анализ комплексных раздражителей.
3. Связь и взаимодействие отдельных пунктов коры.
4. Явления иррадиации, концентрации и взаимной индукции.
5. Функциональная мозаика коры.
6. Системность в работе коры больших полушарий.
7. Динамические стереотипы.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 7–9, 12, 14, 15.

Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала.

Форма и сроки отчетности: предоставление конспекта, презентаций, экзамен.

Тема и изучаемые вопросы: Высшая нервная деятельность: первая и вторая сигнальные системы (4 часа).

1. Усложнение сигнальных реакций эволюции животного мира.
2. Появление второй сигнальной системы, связанной с восприятием информации, обобщенной и абстрагированной от непосредственной действительности.
3. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–4, 6, 7–9, 12, 15.

Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала.

Форма и сроки отчетности: предоставление конспекта, презентаций, экзамен.

Паспорт оценочных средств по разделу

Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве. ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.	<i>Текущий опрос:</i> реферат, конспект по самостоятельной работе, презентация, тестирование, решение ситуационных задач. <i>Промежуточный контроль:</i> экзамен.

Раздел VII. Физиология сенсорных систем (анализаторов)

ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.

ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.

Содержание раздела:

Сенсорные системы организма и обмен информацией. Общий принцип строения анализаторных систем. Кодирование информации в анализаторных системах. Общие закономерности функций анализаторов. Генераторный и рецепторный потенциалы. Периферический и центральный анализ раздражений. Роль анализаторов в познании окружающего мира.

Зрительный анализатор. Фоторецепторы, их микроструктура. Проводящие пути и корковый отдел зрительного анализатора. Механизмы, лежащие в основе фоторецепции. Аккомодация, ее механизм. Рефракция глаза и ее нарушения: близорукость, дальнозоркость, астигматизм, сферическая и хроматическая абберация. Острота зрения. Бинокулярное зрение. Последовательные зрительные образы. Критическая частота мельканий.

Слуховой анализатор. Периферический отдел слухового анализатора. Функция звукопроводящего аппарата. Микроструктура спирального (кортиева) органа. Механизм рецепции звуков разной частоты. Электрические явления в улитке. Современные теории слуха. Проводящие пути и корковый отдел слухового анализатора. Анализ и синтез звуковых раздражителей.

Обонятельный анализатор. Периферический отдел, проводящие пути и корковый отдел обонятельного анализатора. Анализ и синтез обонятельных раздражений. Современные теории восприятия обонятельных раздражений.

Вкусовой анализатор. Периферический отдел, проводящие пути и корковый отдел вкусового анализатора. Анализ и синтез вкусовых раздражений.

Кожный анализатор. Виды кожной чувствительности. Классификация и структура рецепторов кожи. Проводящие пути и корковый конец кожного анализатора.

Вестибулярный анализатор. Особенности строения и функции вестибулярного анализатора. Проводящие пути и их связи с различными отделами ЦНС.

Аудиторная работа

➤ **План лекционного курса:**

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Общие закономерности функций анализаторов (4/4* часа).*

1. Учение И.П. Павлова об анализаторах.
2. Общие принципы структурно-функциональной организации сенсорных систем.
3. Свойства периферического отдела анализатора.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 12, 14, 15, 17.

Тема лекции и изучаемые вопросы: *Зрительный анализатор (2 часа).*

1. Строение глаза. Строение сетчатки. Фоторецепторы, их микроструктура.
2. Проводящие пути и корковый отдел зрительного анализатора.
3. Механизмы, лежащие в основе фоторецепции.
4. Современные теории цветовосприятия.
5. Явления адаптации в зрительном анализаторе, ее периферические и корковые механизмы.
6. Рефракция глаза и ее нарушения: близорукость, дальнозоркость, астигматизм, сферическая и хроматическая аберрация. Острота зрения.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 2, 3.

Дополнительная литература: 1–3, 7–9, 12, 14, 15, 17.

➤ **План лабораторного практикума:**

Тема и план лабораторного занятия: *Физиология сенсорных систем (6/4* часа).*

1. Нахождение слепого пятна в сетчатке глаза.
2. Определение полей зрения.
3. Исследования бинокулярного зрения.
4. Наблюдение оптических иллюзий.
5. Определение остроты слуха.
6. Исследование воздушной и костной проводимости звука.
7. Определение вкусовых полей языка.
8. Определение порогов тактильной чувствительности.
9. Адаптация рецепторов и явления контраста.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 8, 9, 11, 14, 16.

Внеаудиторная самостоятельная работа

Тема и изучаемые вопросы: *Кожный анализатор. Вестибулярный анализатор (8 часов).*

1. Виды кожной чувствительности. Классификация и структура рецепторов кожи.
2. Проводящие пути и корковый конец кожного анализатора.
3. Функциональные свойства кожных рецепторов. Механорецепторы. Адаптация.
4. Особенности строения и функции вестибулярного анализатора.
5. Проводящие пути и их связи с различными отделами ЦНС.

Информационное сопровождение:

Основная литература: 1, 5, 6.

Дополнительная литература: 1–3, 8, 9, 11, 14, 16.

Формы самостоятельной работы: *конспектирование учебного материала.*

Форма и сроки отчетности: *предоставление конспекта, презентаций, экзамен.*

Тема и изучаемые вопросы: *Роль анализаторов в познании окружающего мира (4 часа).*

1. Роль анализаторов в познании окружающего мира.

<p>2. Ошибки органов чувств и их устранение.</p> <p>3. Практика как критерий достоверности восприятия внешнего мира.</p> <p>Информационное сопровождение: <i>Основная литература:</i> 1, 5, 6. <i>Дополнительная литература:</i> 1–3, 8, 9, 11, 14, 16. Формы самостоятельной работы: конспектирование учебного материала. Форма и сроки отчетности: предоставление конспекта, презентаций, экзамен.</p>	
Паспорт оценочных средств по разделу	
Код контролируемой компетенции (или её части) и ее формулировка	Наименование оценочного средства
<p>ОК-3 – способен использовать естественнонаучные и математические знания для ориентирования в современном информационном пространстве.</p> <p>ПК-12 – способен руководить учебно-исследовательской деятельностью обучающихся.</p>	<p><i>Текущий опрос:</i> реферат, конспект по самостоятельной работе, презентация, тестирование, решение ситуационных задач.</p> <p><i>Промежуточный контроль:</i> экзамен.</p>

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Большой практикум по физиологии человека и животных: в 2 т.: учеб. пособие для вузов / под ред. А.Д. Ноздрачева. – М.: Академия. – Т. 2: Физиология висцеральных систем. – 2007. – 541 с.
2. Нормальная физиология: учебник для студ. высш. мед. проф. образования / Н.А. Агаджанян, Н.А. Барбараш, А.Ф. Белов и др.; под ред. В.М. Смирнова. – М.: Академия, 2012. – 480 с.
3. Физиология человека и животных: учеб. для студ. вузов / под ред. Ю.А. Даринского, В.Я. Апчел. – М.: Академия, 2013. – 448 с.
4. Шибкова Д.З. Физиология человека и животных: учебно-методическое пособие для самостоятельной работы студентов / Д.З. Шибкова. – Челябинск, ЧГПУ, 2009. – 186 с. (Гриф УМО).
5. Шибкова Д.З. Практикум по физиологии человека и животных / Д.З. Шибкова, О.Г. Андреева. – Челябинск, ЧГПУ, 2010. – 279 с. (Гриф УМО).
6. Шибкова Д.З. Практикум по физиологии человека и животных: учеб. пособие / Д.З. Шибкова. – Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2015. – 243 с.

Дополнительная литература

1. Балбатун О.А. Нормальная физиология. Краткий курс [Электронный ресурс]: учебное пособие / О.А. Балбатун, В.В. Зинчук, Ю.М. Емельяничук. – Электрон. текстовые данные. – Минск: Вышэйшая школа, 2012. – 431 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/21746>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.

2. Бельченко Л.А. Физиология человека. Организм как целое [Электронный ресурс]: учебно-методический комплекс / Л.А. Бельченко, В.А. Лавриненко. – Электрон. текстовые данные. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2004. – 229 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/5590>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.
3. Кузина С.И. Учебное пособие по нормальной физиологии [Электронный ресурс] / С.И. Кузина, С.С. Фирсова. – Электрон. текстовые данные. – Саратов: Научная книга, 2012. – 160 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/6312>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.
4. Материалы к лекциям по курсу нормальной физиологии. Часть I [Электронный ресурс] / Н.А. Барбараш [и др.]. – Электрон. текстовые данные. – Кемерово: Кемеровская государственная медицинская академия, 2008. – 192 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/6150>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.
5. Материалы к лекциям по курсу нормальной физиологии. Часть II. Висцеральные системы и их регуляция [Электронный ресурс] / Н.А. Барбараш [и др.]. – Электрон. текстовые данные. – Кемерово: Кемеровская государственная медицинская академия, 2008. – 156 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/6151>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.
6. Солодков А.С. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная [Электронный ресурс]: учебник / А.С. Солодков, Е.Б. Сологуб. – Электрон. текстовые данные. – М.: Советский спорт, 2012. – 624 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/9897>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.
7. Физиология человека [Электронный ресурс]: учеб. пособие / А.А. Семенович [и др.]. – Электрон. текстовые данные. – Минск: Вышэйшая школа, 2012. – 544 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/20294>. – ЭБС «IPRbooks», по паролю.
8. Агаджанян Н.А. Физиология человека / Н.А. Агаджанян, Л.З. Тель, В.И. Циркин, С.А. Чеснокова. – М.: Медицинская книга, Н. Новгород: Издательство НГМА, 2003. – 528 с.
9. Зильбернагаль С. Наглядная физиология / С. Зильбернагаль, А. Деспопулос; пер. с англ. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. – 408 с.
10. Камкин А.Г. Атлас по физиологии. В 2-х т. [Том 1]: [учеб. пособие] / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 408 с.
11. Камкин А.Г. Атлас по физиологии. В 2-х т. [Том 2]: [учеб. пособие] / А.Г. Камкин, И.С. Киселева. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. – 448 с.
12. Нормальная физиология человека: учебник для высших учебных заведений / Под ред. Академика РАМН Б.И. Ткаченко. – М.: ОАО «Издательство «Медицина», 2005. – 928 с.
13. Физиология. Основы и функциональные системы: Курс лекций / под ред. К.В. Судакова. – М.: Медицина, 2000. – 784 с.
14. Физиология человека: Атлас динамических схем / К.В. Судаков, В.В. Андрианов, Ю.Е. Вагин, И.И. Киселев. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 416 с.
15. Фундаментальная и клиническая физиология / под ред. А.Г. Камкина и А. Каменского. – М.: Академия, 2004. – 1073 с.
16. Судаков К.В. Руководство к практическим занятиям по нормальной физиологии / К.В. Судаков. – М.: Медицина, 2002. – 704 с.

17. Фомин Н.А. Физиология человека: учебник / Н.А. Фомин. – М.: Просвещение, 1992. – 351 с.
18. Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного функционализма / А.М. Уголев. – Л.: Наука, 1985. – 544 с.
19. Шибкова Д.З. Питание и здоровье: учебное пособие для студентов биол. фак. пед. вузов и учащихся общеобразоват. учеб. заведений / Д.З. Шибкова, О.Г. Андреева. – Челябинск: изд-во ЧГПУ, 2004. – 103 с.

Интернет ресурсы

- Сайт «Биология человека»: <http://humbio.ru/humbio/physiology/0005e445.htm>
- Физиология (Энциклопедия): <http://dic.academic.ru/dic.nsf/bse/144634/>
- Физиология человека: <http://www.medicinform.net/human/fisiology.htm>
- <http://www.iprbookshop.ru/18637> – ЭБС «IPRbooks», по паролю
- <http://ebs.cspu.ru/xmlui/> – библиотечная система «ЮУрГГПУ» (ЭБС «ЮУрГГПУ»)

ФОНД ОЦЕНОЧНЫХ СРЕДСТВ ДЛЯ ПРОВЕДЕНИЯ ТЕКУЩЕГО КОНТРОЛЯ И ПРОМЕЖУТОЧНОЙ АТТЕСТАЦИИ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

Оценочные средства контроля формируемых компетенций

ПК-12 – способен использовать в учебно-воспитательной деятельности основные методы научного исследования.	
Конкретизированные цели освоения дисциплины (знать, уметь, владеть), обеспечивающие формирование компетенции	Оценочные средства контроля формирования компетенций
<p>Знать: 3.1. Основы постановки эксперимента, использования информационных технологий для решения профессиональных задач.</p> <p>Уметь: У.1. Применять системный подход в изучении механизмов жизнедеятельности биологических систем; У.2. Определять основные сдвиги в функциональных системах организма при различных воздействиях факторов внешней среды; У.3. Оценивать функциональное состояние различных систем организма.</p> <p>Владеть: В.3. Отдельными методами физиологических исследований.</p>	<p>Текущий контроль:</p> <ul style="list-style-type: none"> ▪ тестирование, собеседование по темам самостоятельной работы, устный опрос; ▪ рефераты, презентации, курсовые работы; ▪ список библиографических ссылок рефератов, курсовых работ; ▪ лабораторный практикум с использованием программного обеспечения; решение ситуационных задач; ▪ мультимедиа-презентации; ▪ отчеты по лабораторному практикуму; <p>Промежуточный контроль: зачет / экзамен.</p>

ТИПОВЫЕ КОНТРОЛЬНЫЕ ЗАДАНИЯ ИЛИ ИНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ ТЕКУЩЕГО КОНТРОЛЯ

✓ Примеры ситуационных задач:

1. При больших потерях крови человек сильно бледнеет, учащенно дышит, ему хочется пить. Поясните, какими реакциями организма обусловлены эти симптомы. Являются ли эти реакции защитными?

2. Человек приступил к тяжелой интенсивной физической работе. Какие регуляторные сдвиги (с учетом местной, гуморальной и нервной регуляции) происходят в системе дыхания и кровообращения?

3. При проверке зрения врачи капают в глаза атропин, что вызывает расширение зрачка. Аналогичная реакция зрачка наблюдается в темноте, при испуге, от боли. Одинаков ли механизм расширения зрачка в каждом из указанных случаев? Дайте объяснение реакции зрачка на указанные факторы воздействия.

4. Известно, что скорость образования почками вторичной мочи зависит от двух факторов: давления крови в капиллярных клубочках и от интенсивности обратного всасывания в почечных канальцах, которое регулируется одним из гормонов гипофиза. При болевом раздражении количество образующейся вторичной мочи уменьшается. Предложите физиологические механизмы, объясняющие это явление.

✓ Примеры тестовых заданий:

1) Положение о том, что «...все, даже самые сложные проявления психической деятельности по способу своего происхождения – суть рефлексy» высказал и обосновал...

- а) Р. Декарт;
- б) И.М. Сеченов;
- в) И.П. Павлов;
- г) Ч. Шеррингтон;
- д) К. Бернар.

2) К отличительным особенностям безусловных рефлексy из ниже перечисленных относятся следующие...

- а) врожденные, отражают видовые особенности организма;
- б) относительно постоянны в течение жизни;
- в) могут образовываться с любого рецептивного поля на самые разнообразные раздражители;
- г) реализуются по анатомическим путям, определенным генетически;
- д) свойственны всем уровням центральной нервной системы и преимущественно осуществляются ее низшими отделами.

3) К общим признакам условных рефлексy относятся все ниже перечисленные, кроме...

- а) приспособительный характер;

- б) приобретаются и отменяются в индивидуальной жизни каждой конкретной особи;
 - в) не требуют участия высших отделов головного мозга;
 - г) сигнальный характер;
 - д) возникают на основе образования временной связи между условным раздражителем и безусловно-рефлекторным актом.
- 4) Разность потенциалов между внутренней и наружной мембраной клетки, обусловленная свободным потоком ионов K^+ из клетки на поверхность по градиенту концентрации, называется...
- а) потенциалом возбуждения;
 - б) распространяющимся потенциалом действия;
 - в) мембранным потенциалом действия;
 - г) потенциалом покоя;
 - д) электротоническим потенциалом.
- 5) Минимальная длительность раздражающего тока силой в две реобазы называется...
- а) полезным временем;
 - б) пессимумом силы раздражения;
 - в) критическим уровнем деполяризации;
 - г) хронаксией;
 - д) порогом электрического раздражения.

ТЕМЫ КУРСОВЫХ РАБОТ

1. Система крови – индикатор функционального состояния организма.
2. Иммунные свойства крови и механизмы их реализации.
3. Экологические факторы, обуславливающие заболевания системы крови.
4. Особенности формирования сердечно-сосудистой системы на разных этапах онтогенеза.
5. Возрастные изменения дыхательной системы и профилактика табакокурения.
6. Возрастные изменения обмена веществ и современные теории питания.
7. Физиолого-биохимические основы пищеварительной функции.
8. Адаптация дыхательной системы к умственным и физическим нагрузкам.
9. Адаптация сердечно-сосудистой системы к умственным и физическим нагрузкам.
10. Физиолого-гигиенические основы обучения школьников.
11. Стресс-реализующие гормоны надпочечников.
12. Гуморальные механизмы регуляции физиологических функций.
13. Роль гипоталамуса в обеспечении вегетативных функций организма.
14. Роль гормонов щитовидной железы в регуляции обмена веществ.
15. Гормоны гипофиза и их роль в регуляции водно-солевого обмена.
16. Гормоны надпочечников и их роль в регуляции водно-солевого обмена.
17. Гормональная функция половых желез.

ТЕМЫ КВАЛИФИКАЦИОННЫХ РАБОТ

1. Умственная работоспособность детей школьного возраста в различных образовательных учреждениях Челябинской области и г. Челябинска.
2. Состояние вегетативных систем школьников села и города как показатель адаптации к учебному процессу.
3. Особенности формирования опорно-двигательного аппарата учащихся школьного возраста в условиях образовательной среды.
4. Динамика физического развития и состояния здоровья учащихся на разных этапах онтогенеза.
5. Состояние сердечно-сосудистой системы студентов в условиях адаптации к образовательному процессу.
6. Психофизиологические основы индивидуальных особенностей обучающихся.
7. Мониторинг физического развития детей школьного возраста.
8. Состояние системы кроветворения в условиях хронического радиационного воздействия.
9. Физиологические основы внимания, его роль в познавательной деятельности учащихся.
10. Физиологические основы памяти, ее роль в познавательной деятельности учащихся.

ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ

1. Биологическая система и ее основные физиологические функции. Уровни организации биологических систем: клеточный, тканевой, органной, системный, организменный, популяционный, биогеоценотический.
2. Понятие о внутренней среде организма. Понятие о гомеостазе. Физиологические показатели гомеостаза (температура, давление, состав крови, содержание ионов и др.). Механизмы поддержания постоянства внутренней среды организма.
3. Понятие о функциональной системе. Архитектоника функциональной системы. Примеры функциональных систем и принципы их работы. Специализированные системы регуляции: гуморальная и нервная.
4. Связь организма с внешней средой. Понятие об адаптации. Фазы развития процесса адаптации, роль гипофиз-адреналовой системы. Адаптация организма (к гипоксии, к действию низкой температуры, к действию высокой температуры, к различным режимам двигательной активности).
5. Современная теория биоэлектрической активности живой ткани: а) современные представления о строении и функции мембран; б) транспорт веществ через биологические мембраны; в) мембранный потенциал: механизм возникновения мембранного потенциала.

БАЛЛЬНО-РЕЙТИНГОВАЯ СИСТЕМА ОЦЕНКИ УСПЕШНОСТИ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

Рейтинг определяется на основе суммы баллов, набранных студентом по результатам текущего контроля – 60% (инвариантная и вариативная части), промежуточной аттестации по дисциплине, и выражается в процентах. Суммарный максимальный рейтинг студента по всем видам контроля составляет 100%. Студенты знакомятся с системой балльно-рейтинговой оценки перед началом изучения дисциплины.

Таблица

Формы текущего контроля и распределение баллов по ним

№ п/п	Формы контроля	Количество заданий	Мах балл за 1 задание	Общий балл
1	Составление терминологического словаря	30 терминов	0,1	3,0
2	Решение ситуационной задачи	14 задач	0,5	7,0
3	Отчет по лабораторному практикуму	6 отчетов	1,0	6,0
4–10	Тестирование Рубежное тестирование	6 разделов, 30 вопросов	2,5	15 6
11–12	Реферат	2 раздела	4,0	8
13–15	Презентация	3 раздела	4,0	12
16–20	Индивидуальный опрос	6 вопросов	0,5	3,0

Соотношение текущего контроля и промежуточной аттестации

Текущий контроль, %		Промежуточная аттестация, %			
min	max	min		max	
не устанавливается	60	1-й этап	2-й этап	1-й этап	2-й этап
		10	10	20	20

Рекомендуемые критерии оценки способностей студента к самостоятельной работе по физиологии человека и животных:

- **реферат:** структурированность текста (план), полнота изложения темы (рекомендуемый объем – 15 с.), новизна представленного материала (оценивается использованием источников, изданных за последние 5 лет), количество используемых источников (не менее 5-ти), самостоятельность при его написании (оценивается при защите реферата), оформление (степень иллюстративности, наличие обобщений и выводов оценивается в соответствии с требованиями ГОСТ;

- **презентация:** качество содержания презентации и самостоятельность ее подготовки (оценивается при защите доклада); оформление, иллюстративность рисунков, подбор табличного материала и др. оценивается в соответствии с требованиями ГОСТ;

▪ **устный ответ:** оценивается логичность, последовательность, аргументированность, использование специальной терминологии, умение вести дискуссию, давать правильные ответы на дополнительные вопросы.

ШКАЛЫ ОЦЕНИВАНИЯ ЗНАНИЙ, УМЕНИЙ И СПОСОБОВ ВЛАДЕНИЯ ИМИ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ИХ УСВОЕНИЯ

Для оценивания сформированности компетенции используется интервальная шкала. Интервальная шкала как более значимая включает остальные (порядковую, наименования, отношений) и позволяет определить значение «весовых коэффициентов» успешности усвоения знаний, умений и способов владения ими. Эту шкалу можно использовать для оценивания качества выполнения разноуровневых заданий контрольной работы. В контрольную работу можно включить пять заданий I, II, III, IV, V уровней; четыре задания I, II, III, IV уровней и три задания I, II, III уровней. В соответствии с выбором инструментария (содержания и количества контрольных заданий) изменится интервальная шкала расчета весовых коэффициентов качества усвоения ЗУВ.

Уровень конкретизированной цели	Шкалы оценивания			
	Порядка	Наименования	Отношения	Интервалов
Знать	III	понимание	III : IV : V 5 : 7 : 9	I : II : III : IV : V
Уметь	IV	применение		1 : 3 : 5 : 7 : 9
Владеть	V	владение		4 : 12 : 20 : 28 : 36

ПОРЯДОК ПРОВЕДЕНИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ АТТЕСТАЦИИ

Промежуточная аттестация (экзамен) включает в себя два этапа. Первый этап аттестации проводится в форме тестирования. Второй этап аттестации проводится в форме экзамена.

Примеры ФОС

✓ Вопросы тестирования

III Порядка

1. Система тканей внутренней среды характеризуется следующими признаками:

- a) многочисленными клеточными типами и большим количеством межклеточного вещества;
- b) мезенхимным происхождением;
- c) наличием обновляющихся клеточных популяций;
- d) выраженной способностью к миграции у большинства клеточных типов.

IV Порядка

2. Совокупность взаимосвязанных органов и элементов управления физиологическими реакциями, обеспечивающая единую функцию с положительным конечным результатом, называется ...

- a) системой органов;
- b) системой обратной связи;
- c) реакционной системой;
- d) функциональной системой;
- e) системой регуляции.

V Порядка

3. Последовательность, отражающая 4 уровня регуляции физиологических функций организма от высшего к низшему:

a) центральная нервная система – неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой) – эндокринная система – вегетативная нервная система;

b) центральная нервная система – эндокринная система – вегетативная нервная система – неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой);

c) неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой) – вегетативная нервная система – центральная нервная система – эндокринная система;

d) центральная нервная система – вегетативная нервная система – эндокринная система – неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой);

e) неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой) – центральная нервная система – вегетативная нервная система – эндокринная система.

✓ **Примерные вопросы экзамена**

1. Особенности дыхания в различных условиях: а) дыхание при физической работе; б) дыхание при пониженном и повышенном давлении; в) дыхание при изменении газовой среды.

2. Система *гипоталамус – гипофиз – надпочечники* и ее роль в адаптационных процессах.

3. Современные представления о высшей и низшей нервной деятельности.

4. Условные рефлексы: а) биологическое значение условного рефлекса; б) отличия условных рефлексов от безусловных; в) условия, необходимые для образования условного рефлекса; г) механизмы замыкания и закрепления временной связи.

5. Торможение условных рефлексов: а) виды торможения; б) механизмы возникновения торможения; в) биологическое значение торможения.

6. Поведение как интегративная функция мозга: а) понятие поведения; б) функциональная система организма и ее роль в организации поведенческого акта; в) память, мотивация, эмоции как компоненты системной организации поведения.

Примерные критерии оценивания знаний студентов на зачете (второй этап)

<p>5 «отлично»</p>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ дается комплексная оценка предложенной ситуации; ▪ демонстрируются глубокие знания теоретического материала и умение их применять; ▪ последовательное, правильное выполнение всех заданий; ▪ умение обоснованно излагать свои мысли, делать необходимые выводы.
<p>4 «хорошо»</p>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ дается комплексная оценка предложенной ситуации; ▪ демонстрируются глубокие знания теоретического материала и умение их применять; ▪ последовательное, правильное выполнение всех заданий; ▪ возможны единичные ошибки, исправляемые самим студентом после замечания преподавателя; ▪ умение обоснованно излагать свои мысли, делать необходимые выводы.
<p>3 «удовлетворительно»</p>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ затруднения с комплексной оценкой предложенной ситуации; ▪ неполное теоретическое обоснование, требующее наводящих вопросов преподавателя; ▪ выполнение заданий при подсказке преподавателя; ▪ затруднения в формулировке выводов.
<p>2 «неудовлетворительно»</p>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ неправильная оценка предложенной ситуации; ▪ отсутствие теоретического обоснования выполнения заданий.

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

Вид учебных занятий	Организация деятельности студента
<p>Лекция</p>	<p>Написание конспекта лекций: кратко, схематично, последовательно фиксировать основные положения, выводы, формулировки, обобщения; помечать важные мысли, выделять ключевые слова, термины. Проверка терминов, понятий с помощью энциклопедий, словарей, справочников с выписыванием толкований в тетрадь. Обозначить вопросы, термины, материал, который вызывает трудности, пометить и попытаться найти ответ в рекомендуемой литературе. Если самостоятельно не удастся разобраться в материале, необходимо сформулировать вопрос и задать преподавателю на консультации, на практическом занятии. Уделить внимание следующим понятиям (<i>перечисление понятий</i>) и др.</p>

Практические занятия	Проработка рабочей программы, с обращением особого внимания на цели и задачи, структуру и содержание дисциплины. Конспектирование источников. Работа с конспектом лекций, подготовка ответов к контрольным вопросам, просмотр рекомендуемой литературы, работа с текстом (<i>указать текст из источника и др.</i>). Прослушивание аудио- и видеозаписей по заданной теме, решение задач по алгоритму и др.
Контрольная работа / индивидуальные задания	Знакомство с основной и дополнительной литературой, включая справочные издания, зарубежные источники, конспект основных положений, терминов, сведений, требующих для запоминания и являющихся основополагающими в этой теме. Составление аннотаций к прочитанным литературным источникам и др.
Реферат	Поиск литературы и составление библиографии, использование от 3 до 5 научных работ, изложение мнения авторов и своего суждения по выбранному вопросу; изложение основных аспектов проблемы. Ознакомиться со структурой и оформлением реферата.

ПЕРЕЧЕНЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

- Операционная система Windows 7.
- Office 7.
- Браузер Internet Explorer / Opera.

МАТЕРИАЛЬНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

Кафедра располагает материально-технической базой, соответствующей действующим санитарно-техническим нормам и обеспечивающей проведение всех видов теоретической и практической подготовки, предусмотренных учебным планом бакалавриата.

Для обеспечения данной дисциплины имеются: оборудованные аудитории; лаборатория функциональной диагностики (аппаратно-программные комплексы для исследования функции дыхания «Спиро-спектр», ритмокардиографии «Пол-иСпектрРитм», «Психотест», «Нейрон» (ООО «Нейрософт»); технические средства обучения; учебники, учебные пособия и рекомендации; мультимедийный комплекс для сопровождения лекционного материала; информационные цифровые ресурсы:

Учебный класс для проведения практических занятий и самостоятельной работы студентов по курсу «Физиология человека и животных» (207 аудитория), оснащенный, необходимыми учебными пособиями и техническим оборудованием. Лекционная аудитория, оборудованная мультимедийной аппаратурой и аудиовизуальной техникой (212 аудитория).

ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ И ЭКЗАМЕНУ

Вопросы к зачету

1. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм углеводов.
2. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм липидов.
3. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм NaCl.
4. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при бессолевой диете.
5. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм воды.
6. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при низкой температуре окружающей среды ($-35\text{ }^{\circ}\text{C}$).
7. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при высокой температуре окружающей среды ($+35\text{ }^{\circ}\text{C}$).
8. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при состояниях анемии.
9. Основные функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при нарушении всасывания солей кальция в желудочно-кишечном тракте.
10. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при недостаточной функции щитовидной железы.
11. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при недостаточном поступлении с пищей витаминов группы В.
12. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при недостаточном поступлении белков с пищей.
13. Опишите основные звенья функциональной системы организма, поддерживающей оптимальный для метаболизма уровень артериального давления в условиях понижения атмосферного давления.
14. Опишите основные звенья функциональной системы организма, поддерживающей оптимальный для метаболизма уровень артериального давления в условиях напряженной мышечной деятельности.
15. Опишите основные звенья функциональной системы организма, обеспечивающей адаптацию системы крови к увеличению концентрации углекислого газа в атмосферном воздухе.
16. Опишите основные звенья функциональной системы организма, обеспечивающей защитную функцию при бактериальной инфекции.
17. Опишите основные звенья функциональной системы организма, обеспечивающей защитную функцию при вирусной инфекции.

Вопросы к экзамену

Раздел I. Организма человека и его физиологические функции.

Функциональные системы по П.К. Анохину

1. Биологическая система и ее основные физиологические функции. Уровни организации биологических систем: молекулярный, клеточный, тканевой, орган-ный, системный, организменный, популяционный, биогеоценотический.

2. Понятие о внутренней среде организма. Понятие о гомеостазе. Физиологические показатели гомеостаза (температура, давление, состав крови, содержание ионов и др.). Механизмы поддержания постоянства внутренней среды организма.

3. Понятие о функциональной системе. Архитектоника функциональной системы. Примеры функциональных систем и принципы их работы. Специализированные системы регуляции: гуморальная и нервная.

4. Связь организма с внешней средой. Понятие об адаптации. Фазы развития процесса адаптации, роль гипофиз-адреналовой системы. Адаптация организма к гипоксии, к действию низкой температуры, к действию высокой температуры, к различным режимам двигательной активности.

Раздел II. Физиология возбудимых тканей. Синапсы

5. Современная теория биоэлектрической активности живой ткани: а) современные представления о строении и функции мембран; б) транспорт веществ через биологические мембраны; в) мембранный потенциал, механизм возникновения мембранного потенциала.

6. Потенциал покоя как характеристика ткани в состоянии физиологического покоя; внутриклеточные и внеклеточные ионы и их значение в формировании потенциала покоя и потенциала действия.

7. Потенциал действия: а) механизм возникновения потенциала действия; б) анализ волны возбуждения; в) следовые потенциалы и механизмы их возникновения.

8. Возбудимость как свойство живой ткани: а) параметры возбудимости; б) изменение возбудимости при возбуждении; в) рефрактерность и ее механизмы.

9. Основные закономерности раздражения возбудимых тканей.

10. Проведение возбуждения по нервным волокнам: а) характеристика различных типов нервных волокон; б) механизм и скорость проведения в мякотных и безмякотных нервных волокнах; в) свойства нервных волокон.

11. Синаптическая передача: а) строение синапса; б) классификация синапсов; в) механизм передачи возбуждения в химическом синапсе; г) особенности проведения возбуждения в синапсах ЦНС.

Раздел III. Физиология центральной нервной системы (ЦНС). Соматическая и висцеральная регуляция функций

12. Нейрон как структурная единица нервной системы: а) ультраструктура нейрона; б) виды нейронов и их связи; в) значение различных структурных элементов нейрона.

13. Возбуждение и торможение. Виды торможения. Первичное торможение в ЦНС: пресинаптическое торможение и его механизмы; постсинаптическое торможение и его механизм; возвратное торможение.

14. Вторичное торможение в ЦНС: а) пессимальное торможение по Н.Е. Введенскому, значение работ Н.Е. Введенского в изучении парабриоза; б) торможение вслед за возбуждением.

15. Понятие нервного центра. Особенности проведения возбуждения в нервном центре. Основные свойства нервных центров.

16. Координация функций в ЦНС.

17. Строение и функции спинного мозга: а) морфофункциональная организация спинного мозга; б) восходящие и нисходящие пути спинного мозга; в) рефлексы спинного мозга; г) роль спинного мозга в регуляции мышечного тонуса.

18. Строение и функции мозжечка: а) морфофункциональная организация мозжечка; б) механизм влияния мозжечка на двигательные функции организма; в) участие в регуляции функций; г) последствия удаления мозжечка.

19. Строение и функции стволовой части головного мозга: а) морфофункциональная организация; б) роль в механизмах регуляции вегетативных функций; в) роль в регуляции соматических функций; связь с другими отделами ЦНС.

20. Ретикулярная формация, ее структурная организация и функции: а) свойства нейронов ретикулярной формации; б) восходящие и нисходящие пути ретикулярной формации, значение в поддержании тонуса ЦНС; в) значение в регуляции позных реакций; г) значение в регуляции висцеральных функций.

21. Строение и функции промежуточного мозга: а) специфические и неспецифические ядра таламуса; б) гипоталамус, его связь с другими отделами мозга; в) значение гипоталамуса в регуляции вегетативных функций, обмена веществ и терморегуляции; г) значение гипоталамуса в регуляции эндокринных функций.

22. Новая кора больших полушарий как единая функциональная система: а) цитоархитектоника коры больших полушарий; б) физиологические особенности нейронов коры больших полушарий; в) локализация функций в коре больших полушарий; г) характеристика сенсорной, ассоциативной и моторной зон коры больших полушарий головного мозга.

23. Лимбическая система мозга: а) структурная организация и функциональное значение; б) роль в возникновении различных эмоциональных состояний (чувства тревоги, ярости, агрессивности, удовольствия и др.) и мотивационных реакций.

24. Морфологические и функциональные особенности вегетативной нервной системы (ВНС): а) особенности строения и функций симпатического, парасимпатического и метасимпатического отделов ВНС; б) механизм проведения возбуждения через вегетативные ганглии; в) вегетативные рефлексy и их отличия от соматических; г) нервная регуляция вегетативных функций.

Раздел IV. Физиология висцеральных систем.

Физиология эндокринной системы

Физиология крови

25. Физико-химические свойства крови и механизмы их регуляции.

26. Форменные элементы крови (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты): количество, строение, функции, продолжительность жизни.

27. Физиологические основы иммунитета: а) органы иммунного ответа; б) иммунокомпетентные клетки; в) виды иммунитета; г) механизмы иммунного ответа.

28. Свертывание крови: а) свертывающая система крови; б) фазы и механизмы свертывания крови; в) противосвертывающая система крови.

29. Гемопоз и его регуляция.

Физиология кровообращения

30. Строение и свойства сердечной мышцы.

31. Регуляция деятельности сердца: а) основные виды регуляторных влияний на сердце; б) механизмы саморегуляции сердца; в) нервная регуляция; д) гуморальная регуляция.

32. Основные законы движения крови по сосудам.

33. Регуляция гемодинамики.

Физиология дыхания

34. Внешнее дыхание. Механизм вдоха и выдоха, роль грудной клетки и дыхательных мышц.

35. Транспорт газов кровью. Тканевое дыхание.

36. Регуляция дыхания: а) дыхательный центр; б) нервная и гуморальная регуляция дыхания.

37. Особенности дыхания в различных условиях: а) дыхание при физической работе; б) дыхание при пониженном и повышенном атмосферном давлении; в) дыхание при изменении газовой среды (гипоксии).

Физиология пищеварения

38. Пищеварение в ротовой полости.

39. Пищеварение в желудке и его регуляция: а) строение и иннервация желудка; б) железы желудка, желудочный сок; в) расщепление питательных

веществ ферментами желудочного сока; г) фазы желудочной секреции; д) регуляция желудочной секреции.

40. Пищеварение в тонком кишечнике и его регуляция: а) состав и свойства кишечного сока; б) желчь, ее образование и значение в пищеварении; в) современные представления о пристеночном пищеварении.

41. Всасывание питательных веществ и воды в кишечнике: а) строение кишечной ворсинки; б) механизмы всасывания; в) всасывание воды, солей, аминокислот, глюкозы и жиров.

42. Системная регуляция пищеварения: нервные и гуморальные (центральные и периферические) механизмы регуляции.

Физиология выделения

43. Физико-химические механизмы мочеобразования.

44. Регуляция деятельности почек.

Физиология эндокринной системы

45. Основные принципы структурной организации гормональной регуляции.

46. Гормоны: классификация, механизмы действия.

47. Система *гипоталамус – гипофиз – надпочечники*. Стресс-гормоны.

48. Физиологическая роль гормонов щитовидной и паращитовидной желез.

49. Гормональная функция поджелудочной железы.

50. Физиологическая роль гормонов половых желез.

Раздел V. Физиология обмена веществ и энергии.

Физиология питания. Терморегуляция

51. Обмен белков и его регуляция.

52. Обмен жиров и его регуляция.

53. Обмен углеводов и его регуляция.

54. Обмен воды и минеральных солей. Регуляция водно-солевого обмена.

Раздел VI. Физиология высшей нервной деятельности (ВНД)

55. Современные представления о высшей и низшей нервной деятельности.

56. Условные рефлексы: а) биологическое значение условного рефлекса; б) отличия условных рефлексов от безусловных; в) условия, необходимые для образования условного рефлекса; г) механизмы замыкания и закрепления временной связи.

57. Торможение условных рефлексов: а) виды торможения; б) механизмы возникновения торможения; в) биологическое значение торможения.

58. Поведение как интегративная функция мозга: а) понятие поведения; б) функциональная система и ее роль в организации поведенческого акта; в) память, мотивация, эмоции как компоненты системной организации поведения.

59. Сон и его виды: а) объективные признаки сна (физиологические изменения, возникающие во сне); б) теории сна; в) механизмы возникновения сна.

60. Учение о сигнальных системах. Взаимодействие сигнальных систем. Физиологические основы речи.

61. Нервная память и ее виды. Физиологические механизмы долговременной и кратковременной памяти.

62. Типологические особенности ВНД как основа индивидуального поведения.

63. Роль эмоций в поведенческих реакциях человека.

Раздел VII. Физиология сенсорных систем (анализаторов)

64. Роль сенсорных систем в познании окружающего мира. Общий принцип организации сенсорных систем: воспринимающий, проводниковый и центральный отделы. Кодирование информации в сенсорных системах.

65. Зрительная сенсорная система: а) светопреломляющий и светочувствительный аппараты глаза; б) механизмы, лежащие в основе фоторецепции; в) проводящие пути и корковый отдел зрительной сенсорной системы.

66. Слуховая сенсорная система: а) общая характеристика слуховой сенсорной системы; б) строение и функции среднего и внутреннего уха: строение улитки, микроструктура Кортиева органа; в) механизм возникновения возбуждения в Кортиевом органе; г) слуховой нерв и слуховой тракт; д) центральный отдел слуховой сенсорной системы.

67. Вестибулярный аппарат и рецепция положения тела: а) общая характеристика вестибулярной сенсорной системы; б) строение и функции отолитового аппарата и полукружных каналов; в) механизм возникновения возбуждения в рецепторах вестибулярного аппарата; г) вестибулярный тракт и корковое представительство вестибулорецепторов; д) чувство равновесия.

68. Хеморецепция: обоняние и вкус: а) общая характеристика обонятельной и вкусовой сенсорных систем; б) механизм возникновения возбуждения в хеморецепторах; в) периферические и центральные отделы обонятельной и вкусовой сенсорных систем.

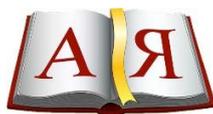
69. Мышечно-суставная рецепция: а) общая характеристика двигательной сенсорной системы; б) строение мышечных веретен и других проприорецепторов; в) механизм возникновения возбуждения в проприорецепторах; г) проводниковый и корковый отделы двигательной сенсорной системы.

70. Физиология кожной рецепции: тактильная и температурная рецепция: а) общая характеристика кожного анализатора; б) строение температурных и тактильных рецепторов, их расположение; в) механизм возникновения возбуждения в рецепторах, обеспечивающих тактильную и температурную рецепцию.

II. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ для самоконтроля студентами усвоения ЗУВов

2.1. ЗАДАНИЯ ТЕКУЩЕГО КОНТРОЛЯ ПО РАЗДЕЛАМ УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЫ

2.1.1. Раздел I. Организма человека и его физиологические функции. Функциональные системы по П.К. Анохину



➤ **Основные термины и понятия:** физиология, функции, биологическая система, обмен веществ и энергии, раздражимость, саморегуляция (нервная, гуморальная, нейроэндокринная, иммунная), кибернетические принципы регуляции (прямые, обратные, отрицательные и положительные взаимосвязи), адаптация, гомеостаз, гомеокинез, способы саморегуляции (регуляция по отклонению, регуляция по возмущению, регуляция по прогнозированию), функциональная система по П.К. Анохину, системогенез.



➤ **Контрольные вопросы:**

1. Какие методологические принципы используются в физиологии?
2. В чем заключается принцип детерминизма в физиологии?
3. Чем, с точки зрения системного подхода, определяется качество системы, в частности биосистемы?
4. Какие системы организма человека играют главную роль в формировании его как целостной биосистемы?
5. На каких принципах основана способность организма как биосистемы к саморегуляции?
6. В чем заключаются особенности (преимущества и недостатки) гуморального и нервного способов регуляции функций организма?
7. Что является системообразующим фактором функциональных систем организма человека?
8. Какие выделяют основные кибернетические принципы регуляции функций организма?
9. Какой принцип саморегуляции позволяет предотвратить нарушение гомеостаза организма в меняющихся условиях среды?



➤ **Задачи и задания:**

1. Два животных вступают в схватку за добычу (пищевой ресурс). *Как при этом изменяется у них свёртываемость крови?*

2. При болевом воздействии наблюдается анурия. *В чём физиологический смысл этого явления?*

3. Человек начал регулярно посещать сауну. *Измениться ли у него через некоторое время уровень энергетического обмена организма?*

4. Человек постоянно живёт в горах. *Какие изменения показателей крови можно обнаружить у него?*

5. Человек в связи с трудоустройством переехал на постоянное место жительства на Север. *Как измениться у него величина основного обмена в ходе акклиматизации к гипокомфортным геоклиматическим условиям?*

6. У собак в слюне практически отсутствует фермент амилаза, но при определённых условиях она может появиться. *Что для этого нужно сделать?*

***Примечание для задач № 7–12:** Укажите к какой категории относятся перечисленные процессы из 4-х возможных вариантов: 1 – «прямая связь» (ПС), т.е. передача команды на исполнение; 2 – «обратная связь» (ОС), т.е. передача информации о состоянии объекта; 3 – «регуляторный процесс» (РП), т.е. целостная реакция, включающая и ПС, и ОС; 4 – «физиологический процесс» (ФП), в котором не происходит передачи информации, необходимой для осуществления регуляторных актов.

7. А) Из синусного узла приходит импульс возбуждения, вызывающий сокращение сердечной мышцы.

Б) Пот испаряется с поверхности кожи.

В) Инсулин, действуя на клеточную мембрану, повышает её проницаемость для глюкозы.

Г) При повышении АД рецепторы каротидного синуса посылают частые импульсы в сосудодвигательный центр.

Д) При увеличении количества тироксина в крови уменьшается выработка тиреотропного гормона в гипофизе.

8. А) Импульсы из дыхательного центра вызывают сокращение дыхательных мышц.

Б) При газообразовании в кишечнике возникает ощущение боли.

В) При действии яркого света зрачок суживается.

Г) В гипотоническом растворе происходит гемолиз эритроцитов.

Д) У жителей гор в крови увеличивается количество эритроцитов.

9. А) При раздражении периферического конца перерезанного симпатического нерва у кролика сосуды уха суживаются.

Б) При укачивании у человека возникает чувство тошноты.

- В) При поедании лимона выделяется много слюны.
Г) Свет проходит через оптические среды глаза.
Д) При увеличении скорости кровотока возникает турбулентное течение крови.
10. А) Тиреотропный гормон стимулирует деятельность щитовидной железы.
Б) При нанесении кристалла соли на область продолговатого мозга, в которой находится ядро блуждающего нерва, у животного происходит остановка сердца.
В) При переполнении мочевого пузыря возникает позыв на мочеиспускание.
Г) При мышечной работе сердце сокращается чаще.
Д) Гемоглобин, соединяясь с кислородом, образует оксигемоглобин.
11. А) Адреналин усиливает сокращения сердца.
Б) При раздражении барабанной струны (веточка лицевого нерва) усиливается выделение слюны.
В) В жаркую погоду с поверхности кожи выделяется пот.
Г) После гипервентиляции лёгких наступает апноэ.
Д) Реакции буферных систем крови на изменение величины рН.
12. А) При раздражении КБП вскрытого мозга у подопытного животного сокращаются определённые группы мышц.
Б) Человек, войдя в комнату с неприятным запахом, остановился в том месте, где запах особенно сильный.
В) При сокращении мышцы в спинной мозг поступают импульсы от мышечных веретён.
Г) На холоде у человека начинается дрожь.
Д) Изолированную мышцу растянули грузом, после снятия груза она укоротилась до исходной длины.
13. В покое ЧСС у человека составляла 70 уд/мин. При беге ЧСС начала возрастать, после чего стабилизировалась на уровне 135–140 уд/мин. *Произошло ли нарушение гомеостаза?*
14. При повторных измерениях АД величины его колеблются в пределах 120/80–125/75 мм рт.ст. *Можно ли в этом случае говорить о том, что происходит процесс гомеокинеза?*
15. В ходе гомеокинетического процесса (например, при физической нагрузке) регулируемая величина (например, АД) не может стабилизироваться на новом уровне. *Благоприятный ли это признак?*
16. Уровень глюкозы в крови – выходная переменная. Входными переменными являются: гормоны (инсулин, адреналин, глюкагон), синтез или распад гликогена в печени, выведение глюкозы почками, потребление глюкозы мышцами и мозгом. *Приведите примеры возможных возмущающих воздействий в этой регулируемой системе.*

17. Выходная переменная – величина АД. Главные входные переменные: работа сердца (сила и частота сердечных сокращений) и сопротивление току крови в сосудах (просвет сосудов, скорость кровотока, вязкость крови). *Как изменится величина АД у человека, который находится на жаре и сильно потеет?*

18. Выходная переменная – осмотическое давление крови. Входные переменные: поступление воды и солей с пищей, выведение воды лёгкими, выведение воды и солей почками и с потом. *Как будет изменяться величина входных переменных у человека, находящегося в условиях высокой температуры среды?*



➤ Тестовые задания

Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

1. Совокупность взаимосвязанных органов и элементов управления физиологическими реакциями, обеспечивающих положительный конечный результат, называется ...

- а) физиологическая система органов;
- б) система обратной положительной связи;
- в) функциональная система;
- г) система саморегуляции функций.

2. Последовательность, отражающая 4 уровня регуляции физиологических функций организма от высшего к низшему:

А) Центральная нервная система – неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой) – эндокринная система – вегетативная нервная система.

Б) Центральная нервная система – эндокринная система – вегетативная нервная система – неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой).

В) Неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой) – вегетативная нервная система – центральная нервная система – эндокринная система.

Г) Центральная нервная система – вегетативная нервная система – эндокринная система – неспецифическая регуляция жидкими средами организма (кровью, лимфой).

3. Основным механизмом клеточной адаптации является ...

- а) повышение интенсивности биосинтеза белка;
- б) активация энергетических процессов;

- в) инициация пролиферации;
- г) повышение эффективности процессов внутриклеточного пищеварения.

4. Согласно представлениям П.К. Анохина, адаптацию следует рассматривать как ...

- а) отчетливые изменения, затрагивающие в той или иной мере все системы организма;
- б) адекватную приспособительную деятельность организма к воздействию факторов внешней среды;
- с) формирование новой функциональной системы, в которой заложен приспособительный эффект;
- д) повышение жизнестойкости, устойчивости системы к факторам среды.

5. Формами физиологической активности живой ткани, которые определяют деятельное или покоящееся состояние клетки, ткани, органа, целостного организма являются:

- а) торможение;
- б) раздражение;
- в) возбуждение;
- г) раздражимость;
- д) возбудимость.

6. Для функциональной системы характерно:

А) Динамическое объединение различных регуляторных и исполнительных систем.

Б) Направленность на достижение полезного для организма результата.

В) Системообразующим фактором является полезный результат.

Г) Включение в себя обратной афферентации с целью коррекции своей деятельности.

Д) Регулирование на основе генетически детерминированных и приобретённых приспособительных реакций.

7. Последовательность ключевых механизмов функциональной системы по П.К. Анохину:

А) Афферентный синтез – результат действия – акцептор результатов действия – принятие решения – обратная афферентация.

Б) Афферентный синтез – принятие решения – акцептор результатов действия – результат действия – обратная афферентация.

В) Афферентный синтез – принятие решения – результат действия – акцептор результатов действия – обратная афферентация.

Г) Афферентный синтез – акцептор результатов действия – результат действия – принятие решения – обратная афферентация.

8. Совокупность приспособительных реакций и морфологических изменений, позволяющих организму сохранить относительное постоянство внутренней среды в изменяющихся условиях внешней среды, называется ...

- а) саморегуляция;
- б) гомеостаз;
- в) адаптация;
- г) реактивность.

9. Регуляция по отклонению параметров гомеостаза осуществляется на основе отрицательной обратной связи.

- А) Да.
- Б) Нет.

10. Усиление теплопродукции, возникающее при раздражении холодных рецепторов кожи, возникающее до снижения температуры ядра тела, можно рассматривать как регуляцию по прогнозированию.

- А) Да.
- Б) Нет.

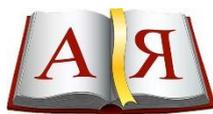
11. Положительная обратная связь является механизмом самоусиления физиологического процесса, примером чего служит фаза деполяризации потенциала действия и увеличение концентрации фолликулостимулирующего гормона перед овуляцией.

- А) Да.
- Б) Нет.

12. Отрицательная обратная связь является механизмом стабилизации функциональных параметров организма, при этом регулятор изменяет знак возмущающего сигнала на противоположный.

- А) Да.
- Б) Нет.

2.1.2. Раздел II. Физиология возбудимых тканей. Синапсы



- **Основные термины и понятия:** возбудимые ткани / клетки, раздражимость, законы раздражения, возбудимость, проводимость, лабильность, раздражитель, возбуждение, мембранный потенциал покоя (МПП, ПП), мембранный потенциал действия (МПД, ПД), локальный ответ (ЛО), деполяризация, критический уровень деполяризации (КУД), овершут, реполяризация, гиперполяризация, следовая деполяризация, следовая гиперполяризация, рефрактерность, оптимум силы (частоты) раздражения, пессимум силы (частоты) раздражения, аккомодация, реобазис, полезное время, хронаксия, парабриоз, нервные волокна (миелиновые, безмиелиновые), синапс (химический, электрический), возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП), тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП), миниатюрный потенциал.



➤ **Контрольные вопросы:**

1. Как изменяется проницаемость клеточной мембраны для ионов Na^+ и K^+ при развитии потенциала действия в нейроне?
2. Каковы механизмы формирования и значение следовых потенциалов?
3. Чем отличаются между собой фазы абсолютной и относительной рефрактерности?
4. Каковы механизмы развития оптимума и пессимума частоты раздражения?
5. Каковы механизмы развития оптимума и пессимума силы раздражения?
6. Почему величина тетанического сокращения мышцы превышает величину одиночного мышечного сокращения?
7. Почему возбудимость нервных волокон выше, чем мышечных?
8. Как изменится величина мембранного потенциала покоя (МПП) при искусственном увеличении концентрации ионов K^+ в клетке?
9. Как отразится на потенциале действия (ПД) нервной клетки искусственное повышение концентрации ионов Na^+ в межклеточном пространстве?
10. Как изменится величина мембранного потенциала покоя (МПП) скелетных мышечных волокон теплокровного животного при охлаждении?



➤ **Задачи и задания:**

1. Тетродотоксин – яд дальневосточной рыбы тетродона – является избирательным блокатором натриевых каналов. *Объясните, почему его действие вызывает мгновенную гибель жертвы?*
2. Цианиды – это соединения синильной кислоты, инактивирующие дыхательные ферменты. *Что произойдет с нервной клеткой, если ее обработать цианидами?*
3. Нерв раздражают с частотой 10, 100 и 1000 раз в секунду. *Сколько потенциалов действия возникнет в каждом случае?*
4. Два экспериментальных животных подверглись кратковременному действию переменного тока одинаково высокого напряжения, но разной частоты: в одном случае – 50 Гц, в другом случае – 500 000 Гц. *Какое из животных пострадало в большей степени и почему?*
5. Зарисуйте схему генерации потенциала действия (ПД), имеющего дополнительно фазу следовой гиперполяризации, сделайте соответствующие обозначения фаз ПД и объясните ионные механизмы их формирования.

6. Зарисуйте схему, отражающую соотношения фаз возбудимости с фазами ПД, сделайте соответствующие обозначения и пояснения.

7. Нарисуйте кривые, отражающие варианты сокращения скелетных мышц: одиночное сокращение, серия одиночных сокращений, зубчатый тетанус, гладкий тетанус. При каких условиях будут наблюдаться эти варианты мышечного сокращения?



➤ **Тестовые задания:**

Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

1. Примерами возбуждения, как специфической ответной реакции возбудимых тканей / клеток на раздражитель, являются:

- а) пролиферация клеток;
- б) мышечное сокращение;
- в) генерация электрического сигнала;
- г) секреция нейромедиатора;
- д) усиление метаболизма клетки.

2. Прямое доказательство наличия разности потенциалов в мышце получил:

- а) Л. Гальвани;
- б) К. Маттеуччи;
- в) Э. Дюбуа-Реймон;
- г) А. Ходжкин.

3. Косвенное доказательство наличия животного электричества получил:

- а) Л. Гальвани;
- б) К. Маттеуччи;
- в) Э. Дюбуа-Реймон;
- г) А. Ходжкин.

4. Главным механизмом формирования МПП является ...

- а) диффузия ионов K^+ из клетки;
- б) асимметричная работа Na^+/K^+ -насоса;
- в) диффузия ионов Na^+ внутрь клетки;
- г) антипорт и симпорт ионов Cl^- .

5. Нисходящая фаза ПД обусловлена рядом механизмов, кроме:

- а) открытием потенциал-чувствительных K^+ -каналов, выходящим из клетки током K^+ ;
- б) преобладанием K^+ -тока над входящим Na^+ -током и восстановлением поляризации мембраны;

- в) снятием Na^+ -инактивации;
 - г) инактивацией потенциал-чувствительных Na^+ -каналов.
6. Особенности структурно-функциональной организации электрических синапсов являются все нижеперечисленные, кроме:
- а) узкая синаптическая щель с поперечными белковыми каналами – коннексонами;
 - б) передача возбуждения происходит электротонически без участия медиатора;
 - в) быстрая передача информации;
 - г) низкая лабильность и высокая утомляемость.
7. Препотенциал (локальный ответ) имеет следующие характеристики:
- а) способен к суммации;
 - б) распространяется с затуханием на небольшие расстояния;
 - в) сопровождается понижением возбудимости клетки;
 - г) амплитуда потенциала не зависит от силы раздражителя;
 - д) расположен в субпороговой области.
8. Потенциал действия (ПД) имеет следующие характеристики:
- а) способен к суммации;
 - б) распространяется без затухания на большие расстояния;
 - в) сопровождается понижением возбудимости клетки;
 - г) амплитуда потенциала не зависит от силы раздражителя;
 - д) расположен в субпороговой области.
9. Фаза абсолютной рефрактерности характеризуется:
- а) полной невозбудимостью клетки;
 - б) соответствием восходящей фазе ПД;
 - в) обеспечивает прерывистый характер возбуждения;
 - г) лимитирует лабильность;
 - д) соответствует фазе следовой гиперполяризации.
10. Фаза относительной рефрактерности характеризуется тем, что:
- а) новый ПД можно вызвать сверхпороговым раздражителем;
 - б) соответствует нисходящей фазе ПД;
 - в) соответствует МП в диапазоне КУД $\pm 10-15$ мВ;
 - г) лимитирует лабильность;
 - д) соответствует фазе следовой гиперполяризации.
11. Характерными особенностями ионотропных рецепторов постсинапса являются:
- а) рецепторы «быстрого ответа»;
 - б) являются ионными каналами и изменяют ионную проницаемость клетки;
 - в) формируют ВПСП и ТПСП;
 - г) опосредованно могут изменять активность ионных каналов в клетке;
 - д) передают сигнал в клетку с помощью G-белков и вторичных посредников.

12. Характерными особенностями метаботропных рецепторов постсинапса являются:

- а) рецепторы «медленного ответа»;
- б) являются ионными каналами и изменяют ионную проницаемость клетки;
- в) формируют ВПСР и ТПСР;
- г) опосредованно могут изменять активность ионных каналов в клетке;
- д) передают сигнал в клетку с помощью G-белков и вторичных посредников.

13. Тормозными медиаторами в химических синапсах позвоночных являются:

- а) глицин;
- б) ГАМК;
- в) ацетилхолин;
- г) норадреналин;
- д) гистамин.

14. К блокаторам синаптической передачи относят:

- а) ботулотоксин;
- б) дофамин;
- в) стрихнин;
- г) атропин;
- д) фосфоорганические соединения (ФОС).

15. Проведение возбуждения по нервным волокнам имеет ряд особенностей:

- а) двустороннее проведение возбуждения;
- б) изолированное проведение возбуждения;
- в) возможность функционального блока проведения возбуждения;
- г) низкая лабильность;
- д) одностороннее проведение возбуждения.

16. Проведение возбуждения по химическим синапсам имеет ряд особенностей:

- а) двустороннее проведение возбуждения;
- б) трансформация ритма возбуждения;
- в) возможность функционального блока проведения возбуждения;
- г) низкая лабильность;
- д) одностороннее проведение возбуждения.

17. При КУД входящий в клетку ток ионов Na^+ равен выходящему из клетки току ионов K^+ , что характеризует электрическую нестабильность мембраны.

- А) Да.
- Б) Нет.

18. Пороговый потенциал характеризует возбудимость клетки: чем больше пороговый потенциал, тем больше возбудимость и наоборот.

- А) Да.
- Б) Нет.

19. По закону силы (силовых отношений) происходит формирование преоптенициала (локального ответа), потенциала действия, рецепторного и постсинаптиического потенциалов.

А) Да.

Б) Нет.

20. Возбудимые структуры с низкой аккомодацией (например, чувствительные нервные волокна) отвечают только на раздражители с выраженной динамикой силы.

А) Да.

Б) Нет.

21. При ритмической стимуляции скелетной мышцы с частотой более 10 импульсов в секунду возникает ...

а) одиночное сокращение мышцы;

б) изометрическое сокращение мышцы;

в) гладкий тетанус;

г) зубчатый тетанус.

22. Механизмы суммации и тетануса обусловлены тем, что при частых повторных раздражениях Ca^{2+} не успевают закачиваться в саркоплазматический ретикулум и накапливаются в саркоплазме, не позволяя мышце расслабиться и вызывая все более сильное сокращение.

А) Да.

Б) Нет.

23. Отличительные особенности физиологических свойств гладких мышечных клеток (ГМК), как возбудимых структур:

А) Потенциал покоя существенно менее отрицателен, чем у нейронов и скелетных мышц, из-за высокой проницаемости мембраны для ионов Na^+ .

Б) Потенциал покоя существенно менее отрицателен, чем у нейронов и скелетных мышц, из-за высокой проницаемости мембраны для ионов K^+ .

В) ПД отличается меньшей крутизной и амплитудой, а также большей длительностью.

Г) Некоторые ГМК обладают свойством автоматизма.

Д) ПД в ГМК может возникнуть не только под действием нервного импульса, но и самопроизвольно, под действием гуморальных влияний и при растяжении клеток.

24. Сокращение гладких мышц имеет ряд особенностей по сравнению со скелетными мышцами:

А) Главный источник Ca^{2+} – внеклеточный Ca^{2+} .

Б) Главный источник Ca^{2+} – Ca^{2+} , депонированный в саркоплазматическом ретикулуме.

В) Ca^{2+} запускает взаимодействие актина с миозином через регуляторный белок кальмодулин.

Г) Миозин ГМК имеет низкое сродство к АТФ, что обеспечивает поддержание длительных тонических сокращений.

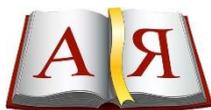
Д) В гладкой мышце нет тропомиозина, активные центры актина открыты постоянно, однако миозин не обладает сродством к актину.

25. В гладкой мышце, в отличие от скелетной, регуляторные влияния могут быть как стимулирующими (повышать силу сокращений), так и тормозными (снижать силу сокращений).

А) Да.

Б) Нет.

2.1.3. Раздел III. Физиология центральной нервной системы (ЦНС). Соматическая и висцеральная регуляция функций



➤ **Основные термины и понятия:** рефлекс, рефлекторные дуга и кольцо, принципы рефлекторной деятельности, моно- и полисинаптические рефлекс, рефлекс растяжения (миостатические рефлекс), сгибательные / разгибательные рефлекс, познотонические рефлекс, вегетативные рефлекс; *нервный центр*, нервный контур, центральная задержка рефлекс, суммация возбуждения, облегчение возбуждения, окклюзия возбуждения, посттетаническая потенциация, трансформация ритма возбуждения, дивергенция и конвергенция возбуждения, ревербация возбуждения, иррадиация и концентрация возбуждения, одновременная / последовательная положительная и отрицательная индукция, пресинаптическое торможение, постсинаптическое торможение, пессимальное торможение, доминанта.



➤ **Контрольные вопросы:**

1. В чем заключается биологическая роль рефлекс?
2. Чем отличаются рефлекторные дуги соматического и вегетативного рефлексов?
3. Какие физиологические процессы обуславливают явление суммации в нервном центре?
4. Что лежит в основе укорочения времени рефлекс при увеличении силы раздражения?
5. Чем отличается действие возбуждающих и тормозных медиаторов?

6. Каковы механизмы пресинаптического, постсинаптического и пессимального торможения?
7. Какую роль в координации рефлекторной деятельности играют одновременная и последовательная индукция?
8. Почему мотонейрон спинного мозга является общим конечным путем?
9. Какие защитные рефлексы замыкаются на уровне спинного мозга?
10. В чем заключается биологическая роль ретикулярной формации ствола мозга?
11. Какие жизненно-важные центры расположены в продолговатом мозге?
12. По каким проводящим путям сенсорная информация поступает в мозжечок?
13. Участвует ли мозжечок в регуляции вегетативных функций?
14. Где расположены подкорковые зрительные и слуховые центры? Каковы их функции?
15. В чем заключаются функции черной субстанции среднего мозга?
16. Каково значение нейронов красного ядра среднего мозга в регуляции тонуса мускулатуры туловища и конечностей?
17. Какова роль гипоталамуса в регуляции биоритмов человека?
18. Почему гипоталамус называют высшим вегетативным центром?
19. В чем заключается влияние гипоталамуса на функционирование гипофиза?
20. Какие центры гипоталамуса принимают участие в регуляции пищевого поведения человека?
21. К каким последствиям приведет нарушение функционирования подкорковых ядер – хвостатого ядра и бледного шара?
22. Какое влияние оказывает стриопаллидарная система на двигательные функции?
23. В чем заключается значение лимбической системы мозга?



Задачи и задания:

1. В естественных условиях рефлекс возникает при раздражении рецепторов. *Можно ли в эксперименте вызвать рефлекторную реакцию без участия рецепторов?*
2. У некоторых людей коленный рефлекс бывает слабо выражен. Чтобы усилить его, человеку предлагают сцепить руки перед грудью и тянуть их в разные стороны. *Почему это приводит к усилению коленного рефлекса?*
3. Тормозные нейроны – клетки Реншоу входят в состав контуров возвратного торможения в спинном мозге. *Что произойдет, если в окончаниях клеток*

Реншоу вместо тормозного медиатора будет выделяться возбуждающий медиатор?

4. При вставании человека на него начинает действовать сила тяжести. *Почему при этом ноги у встающего человека не подгибаются?*

5. У животного произведены последовательно две полные перерезки спинного мозга под продолговатым мозгом. *Как изменится величина артериального давления после первой и второй перерезки?*

6. Для взятия пробы желудочного сока больному предлагают проглотить зонд (резиновую трубку), или врач сам вводит зонд через глотку и пищевод в желудок. Однако при этом у некоторых людей возникает рвотный рефлекс, который делает невозможной манипуляцию. *Как быть в этом случае?*

7. При раздражении одного аксона возбуждается 3 нейрона, при раздражении другого аксона – 5 нейронов, при их совместном раздражении – 12 нейронов. *На скольких нейронах конвергируют эти аксоны?*

8. Мембранный потенциал группы нейронов составляет 70 мВ. Имеется регистрационный прибор, шкала которого рассчитана на 70 мВ. В одних нейронах вызван ВПСП, в других ТПСР. *В каком случае прибор нельзя использовать для регистрации изменившегося потенциала?*

9. Спинной мозг обладает проводниковой и рефлекторной функциями. *Сохраняются ли у животного какие-либо рефлексы, кроме спинномозговых, после перерезки спинного мозга под продолговатым?* Дыхание поддерживается искусственным путем.

10. У собаки произведена перерезка ствола мозга. Когда животное вышло из наркоза, на него направили яркий свет и нанесли болевое раздражение. При этом зрачки сузились, но реакции, сопровождающие ощущение боли, отсутствовали. *На каком уровне произведена перерезка мозга?*

11. Одинаковым по силе воздействием вызывают два двигательных рефлекса. Афферентный и эфферентный пути рефлекторной дуги первого рефлекса в несколько раз длиннее, чем в рефлекторной дуге второго. Но в первом случае время рефлекса короче. *С чем это связано?*

12. Если у спинальной лягушки сильно ущипнуть лапку, то мышцы сокращаются, и лапка остается поджатой некоторое время после прекращения раздражения. *Будет ли наблюдаться такой эффект, если разрушить спинной мозг и нанести электрическое раздражение на седалищный нерв?*

13. В результате произвольных тетанических сокращений возникают мышечные судороги. *Можно ли вызвать судорожные сокращения мышц при помощи препарата, который не воздействует непосредственно ни на мышцы, ни на иннервирующие их мотонейроны?*

14. У животного перерезан спинной мозг. При этом сохранилось только диафрагмальное дыхание. *На каком уровне произведена перерезка?*

15. При мозжечковых нарушениях развивается атония – нарушение поддержания нормального мышечного тонуса и астения – быстрая утомляемость.

Однако при этом не нарушаются биохимические процессы в самих мышцах.
Чем можно объяснить астенические явления в этом случае?

16. Зарисуйте схему временной суммации возбуждения, отражающую интегративную деятельность нейрона.

17. Зарисуйте схему нейронного контура, обеспечивающего ритмичную работу дыхательного центра.

18. Зарисуйте схему нейронного контура, обеспечивающего формирование памяти или таких длительных процессов, как эмоции.

19. Зарисуйте схему нейронного контура, обеспечивающего работу мышц-антагонистов, например, сгибателей / разгибателей предплечья.

20. Зарисуйте схему нейронного контура, обеспечивающего усиление контраста в сетчатке глаза.

21. Зарисуйте дугу коленного рефлекса.

22. Зарисуйте дугу глотательного рефлекса.

23. Зарисуйте дугу роговичного (мигательного) рефлекса.

24. Зарисуйте дугу зрачкового рефлекса.

25. Зарисуйте дугу ориентировочного рефлекса.



➤ **Тестовые задания:**

Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

1. Пресинаптическое торможение формируется в ...

- а) аксо-аксональных синапсах;
- б) аксо-соатических синапсах;
- в) аксодендритических синапсах;
- г) дендро-дендритических синапсах.

2. Торможение в нервных центрах, происходящее без участия тормозных нейронов, называется ...

- а) пресинаптическое;
- б) латеральное;
- в) вторичное (пессимальное);
- г) возвратное.

3. Нейронный контур, обеспечивающий быстрые точные движения, в частности в спинном мозге при участии клеток Реншоу:

- А) Контур пресинаптического торможения.
- Б) Контур реципрокного торможения.

- В) Контур возвратного торможения.
Г) Контур латерального торможения.
4. Нейронный контур, обеспечивающий формирование памяти и таких длительно протекающих процессов, как эмоции:
- А) Круговой контур генератора ритма.
Б) Распределительный дивергентный контур.
В) Круговой контур возвратного торможения.
Г) Контур круговой циркуляции возбуждения.
5. Инактивации медиатора, замыкая медиаторный цикл синаптической передачи информации, способствует:
- А) Диффузия медиатора за пределы синаптической щели.
Б) Обратный захват медиатора в пресинапс.
В) Ферментативный распад медиатора в синаптической щели.
Г) Все перечисленные способы.
6. Свойствами доминанты являются:
- а) повышенная возбудимость;
б) конвергенция и суммация возбуждения с других нервных центров;
в) торможение других нервных центров;
г) направлен на удовлетворение значимой потребности;
д) временно господствующий в ЦНС очаг возбуждения.
7. Пресинаптическое торможение позволяет затормозить отдельные синаптические входы на нейроне, регулируя приток сенсорной импульсации в ЦНС.
- А) Да.
Б) Нет.
8. Постсинаптическое торможение уменьшает возбудимость нейрона целиком и снижает вероятность возникновения ПД.
- А) Да.
Б) Нет.
9. Обратная афферентация транслирует информацию о результате рефлекса, способствует коррекции рефлекса и формированию самонастаивающегося нервного контура регуляции.
- А) Да.
Б) Нет.
10. Пессимальное (вторичное) торможение, по Н.Е. Введенскому, возникает при высокочастотной и длительной активности возбуждающих нейронов, что обусловлено кратковременной синаптической депрессией.
- А) Да.
Б) Нет.
11. Взаимное (сопряженное) торможение центров антагонистических рефлексов, обеспечивающее координацию этих рефлексов, называют ...
- а) реципрокным торможением;
б) возвратным торможением;

- в) латеральным торможением;
- г) прямым взаимным торможением.

12. Дивергенция как принцип координационной деятельности ЦНС лежит в основе ...

- а) торможения возбуждения;
- б) иррадиации возбуждения;
- в) общего конечного пути;
- г) пространственной суммации.

13. Согласно закону Белла-Мажанди, если у лягушки перерезать справа дорсальные, а слева вентральные корешки пояснично-крестцовых сегментов спинного мозга, то ...

- а) левая лапка сохранит чувствительность, но окажется неспособной к двигательным реакциям;
- б) правая лапка сохранит чувствительность, но окажется неспособной к двигательным реакциям;
- в) левая лапка полностью теряет чувствительность, но может совершать движения;
- г) правая лапка полностью теряет чувствительность, но может совершать движения;
- д) обе лапки теряют чувствительность и способность к двигательным реакциям.

14. Состояние гипертермии, сопровождающееся нарушением теплоотдачи и повышением температуры организма, может возникнуть вследствие ...

- а) повреждения переднего отдела гипоталамуса, в частности, паравентрикулярных ядер;
- б) повреждения задней области гипоталамуса;
- в) повреждения латеральной области гипоталамуса;
- г) повреждения преоптической области гипоталамуса.

15. Электростимуляция задней области гипоталамуса приводит ...

- а) к расширению зрачков;
- б) к увеличению ЧСС;
- в) к усилению перистальтики кишечника;
- г) к полному отказу от пищи (афагии);
- д) к подъему кровяного давления.

16. Центры безусловных ориентировочных зрительных и слуховых рефлексов расположены в ...

- а) продолговатом мозге;
- б) четверохолмиях среднего мозга;
- в) ножках среднего мозга;
- г) ретикулярной формации заднего мозга.

17. К числу рефлексов заднего мозга относятся все ниже перечисленные, кроме:

- а) шейные тонические рефлексы;
- б) статокINETические вестибулярные рефлексы выпрямления;
- в) рефлексы мышц-антагонистов;
- г) цепные рефлексы жевания и проглатывания пищи.

18. В ретикулярной формации заднего мозга сосредоточены центры, играющие важную роль в регуляции висцеральных функций:

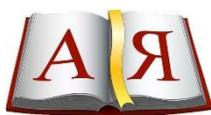
- А) Апноестический дыхательный центр.
- Б) Пищеварительный центр.
- В) пневМОтаксический дыхательный центр.
- Г) Сосудодвигательный центр.
- Д) центр голода.

19. Элементарными структурно-функциональными единицами соматосенсорной коры больших полушарий (КБП) мозга являются ...

- а) горизонтальные слои КБП;
- б) цитоархетектонические поля;
- в) нейронные колонки;
- г) проекционные зоны.

2.1.4. Раздел IV. Физиология висцеральных систем.

Физиология эндокринной системы



➤ Основные термины и понятия:

• **Физиология эндокринной системы:** эндокринная система, типы эндокриноцитов, гормоны, клетки-мишени, липофильные и гидрофильные гормоны, биосинтез, секреция и транспорт гормонов, физиологические эффекты гормонов (метаболический, кинетический, морфогенетический, нейробиологический), гипоталамус, гипофиз как центральные нейроэндокринные железы, нейрогипофиз, аденогипофиз, либерины, статины, гормоны аденогипофиза: соматотропный гормон (СТГ), адренотропный гормон (АКТГ), тиротропный гормон (ТТГ), пролактин (ПРЛ), фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), лютеинизирующий гормон (ЛГ), меланоцитстимулирующий гормон (МСГ); гормоны нейрогипофиза: антидиуретический гормон (АДГ), вазопрессин, окситоцин; щитовидная железа, тироидные гормоны; околощитовидные железы, паратгормон; поджелудочная железа, инсулин, глюкагон, соматостатин; надпочечники, минералокортикоиды (альдостерон), глюкокортикоиды (кортизол), андрогены, катехоламины (адреналин, норадреналин, дофамин); половые железы, андрогены (тестостерон), эстрогены, прогестерон; гормональная функция плаценты; эпифиз,

мелатонин; тимус, тимопоэтин, тимозины; эндокринные функции почек (эритропоэтин), сердца (натрийуретический гормон) и ЖКТ; тканевые гормоны.

• **Физиология системы крови:** гомеостаз, форменные элементы крови, плазма крови, осмотическое и онкотическое давление, вязкость крови, буферные системы крови, гемолиз, скорость оседания эритроцитов (СОЭ), гемопоз, стволовые кроветворные клетки, гемоглобин, гематокрит, группы крови, агглютинация, гемостаз (сосудисто-тромбоцитарный, коагуляционный), факторы свертывания, фибрин, фибринолиз, антисвертывающая система.

• **Физиология сердечно-сосудистой системы:** автоматия сердца, пейсмейкер, градиент автоматии, экстрасистола, компенсаторная пауза, уязвимый период, закон сердца «все, или ничего», «лестница Боудича», сердечный цикл, систола, диастола, фаза напряжения, фаза изгнания, фаза расслабления, фаза наполнения, фибрилляция, систолической объем крови (СОК), минутный объем крови (МОК), частота сердечных сокращений (ЧСС), пульс, артериальное давление (систолическое, диастолическое, пульсовое), тоны сердца, электрокардиография, электрокардиограмма (ЭКГ), гетерометрическая регуляция, гомеометрическая регуляция, сердечно-сосудистый центр, гипертония, гипотония, объемная и линейная скорость кровотока, пульсовая волна.

• **Физиология системы дыхания:** дыхание (внешнее, тканевое), спирометрия, спирометрия, дыхательные объемы, жизненная емкость легких (ЖЕЛ), вентиляция легких, газообмен, апноэ, гипоксия, гипероксия, ацидоз, алкоголизм, гиперкамбия, гипокамбия, дыхательные центры (апнейстический, пневматоксический), хеморецепторы, механорецепторы.

• **Физиология пищеварительной системы:** пищеварение (полостное, пристеночное, внутриклеточное), секреция, моторика, химический гидролиз, всасывание, желчь, желудочный сок, кишечный сок, пищеварительный центр, метасимпатическая нервная система, голод, насыщение, аппетит, кишечная микрофлора.

• **Физиология выделительной системы:** катаболизм, мочеобразование, мочевыделение, первичная моча, вторичная моча, клубочковая фильтрация, канальцевая реабсорбция, почечная секреция (эритропоэтин).



➤ **Контрольные вопросы:**

❖ **Физиология эндокринной системы**

1. Каковы основные принципы структурно-функциональной организации эндокринной системы?

2. Как реализуется такой принцип организации эндокринной системы, как принцип каскада?

3. В чем заключается биологический смысл принципа обратной связи при функционировании эндокринной системы регуляции?
4. Какие гормоны обладают плеiotропным действием?
5. В чем заключаются молекулярно-клеточные механизмы воздействия липофильных гормонов на клетки-мишени?
6. В чем заключаются молекулярно-клеточные механизмы воздействия гидрофильных гормонов на клетки-мишени?
7. В чем заключаются преимущества и недостатки гормональной регуляции функций организма?
8. Какие гормоны стимулируют ростовые процессы в организме?
9. В чем заключается двойственность действия половых гормонов?
10. Какие тканевые гормоны вам известны и в чем заключается их физиологическое значение?

❖ **Физиология системы крови**

11. Как поддерживается постоянство состава плазмы крови?
12. Каковы причины возникновения и последствия ацидоза и алкалоза?
13. Какова физиологическая роль онкотического и осмотического давления крови?
14. Как формируется и какую роль играет щелочной резерв крови?
15. Какие факторы определяют скорость оседания эритроцитов (СОЭ)? В чем заключается диагностическое значение СОЭ?
16. Какие факторы определяют групповую принадлежность крови по системам АВО и Rh-фактор?
17. Как можно ускорить, замедлить или предотвратить свертывание крови?
18. При каких условиях в организме образуются резус-антитела?
19. Какие клеточные и гуморальные факторы иммунитета активируются при попадании в организм вируса гриппа?
20. Какие клеточные и гуморальные факторы иммунитета активируются при попадании в организм болезнетворных бактерий?

❖ **Физиология сердечно-сосудистой системы**

21. Какое влияние могут оказать на автоматию сердца изменение таких параметров, как концентрация ионов Ca^{2+} , K^{+} в межклеточном пространстве и температура?
22. Что такое блокада и фибрилляция сердца?
23. Как изменяется возбудимость сердечной мышцы в процессе возбуждения?
24. Каковы механизм формирования и значение компенсаторной паузы?
25. Не противоречит ли закону сердечной деятельности – «все, или ничего» такое явление, как «лестница Бюджича»?
26. О каких свойствах сердечной мышцы можно судить по ЭКГ и на основании каких показателей?
27. Каков механизм происхождения зубцов и интервалов ЭКГ?

28. Чем обусловлены различия в значениях показателя давления крови в различных участках кровеносной системы?

29. Какие факторы определяют движение крови по сосудам?

30. Каковы механизмы нейрогуморальной регуляции тонуса сосудов?

❖ **Физиология системы дыхания**

31. Как измениться характер внешнего дыхания после задержки дыхания и после усиленной вентиляции легких?

32. В чем заключается физиологический смысл усиления вентиляции легких при физической нагрузке?

33. Где расположены хеморецепторы, участвующие в нейрогуморальной регуляции дыхания?

34. Каковы механизмы влияния CO₂ на активность нейронов дыхательного центра?

❖ **Физиология пищеварительной системы**

35. С какой целью И.П. Павловым были разработаны методы «мнимого кормления» и «малого желудочка»?

36. Какой вклад в пищеварение вносит слюна?

37. Какие компоненты пищи и при каких условиях перевариваются в желудке?

38. Какие компоненты пищи и при каких условиях перевариваются в тонком кишечнике?

39. Какова роль микрофлоры толстого кишечника в пищеварении у человека?

40. Какие факторы и механизмы обуславливают возникновение у человека ощущения голода и насыщения?

❖ **Физиология выделительной системы**

41. Какие механизмы обеспечивают канальцевую реабсорбцию воды, ионов Na⁺, K⁺, белков, аминокислот и глюкозы?

42. В чем заключается физиологический смысл канальцевой секреции ионов K⁺?

43. В чем заключается противоточно-множительный механизм осмоконцентрирования мочи?

44. В чем состоит физиологический смысл осмотического разведения мочи (водного диуреза)?

45. Какие гуморальные факторы усиливают / снижают диурез?

46. В чем состоят азотвыделительная, осморегулирующая и волюмрегулирующая функции почек?

47. Какова роль почек в регуляции сосудистого тонуса, эритропоэза и кальциевого обмена?



➤ **Задачи и задания:**

1. Одним из методов определения функции органа является его удаление. После удаления каких эндокринных желез у экспериментальных животных будут наблюдаться следующие физиологические расстройства: а) задержка роста; б) снижение температуры тела, вялость, сонливость; в) мочеизнурение?

2. Подопытной собаке ввели большое количество физиологического раствора. Повлияет ли это на деятельность гипофиза?

3. Воздействие лютеотропина (ЛГ) на оба пола одинаково и сводится к регуляции репродуктивной функции, а последствия воздействия гормона различны. Чем это объясняется?

4. У человека, участвующего в марафонском забеге при температуре воздуха около 50°C, через один час бега взяли анализ крови. Какие гомеостатические параметры крови могли измениться и почему?

5. При проведении велоэргометрической субмаксимальной пробы у двух испытуемых было отмечено значительное увеличение ЧСС – до 160 уд/мин, при этом у первого испытуемого минутный объем кровообращения (МОК) увеличился с 4,5 до 20 л, а у второго МОК снизился с 4,8 до 4,2 л. Адекватны ли реакции на пробу у первого и второго испытуемых? С чем может быть связан эффект снижения МОК у второго пациента?

6. При подготовке к серьезным соревнованиям спортсмены тренируются в условиях высокогорья (примерно на высоте 2–3 км над уровнем моря) в течение месяца и более. Во время разминок, даже в теплое время года, спортсмены надевают утепленные костюмы («греют мышцы»). В чем заключается положительный эффект тренировок в условиях высокогорья? Зачем спортсмены «разогревают мышцы»? Какой показатель крови может измениться при длительном пребывании в условиях высокогорья с отрицательным значением для организма?

7. У животного во время проведения эксперимента появились признаки гипоксии – увеличились значения ЧСС и частоты дыхания. По данным анализа крови отмечено снижение содержания гемоглобина в эритроцитах. Через две недели в крови было отмечено увеличение количества эритроцитов, нормализовались показатели ЧСС и частоты дыхания. Нарушение какой функции крови произошло в эксперименте? Какие показатели крови зависят от уровня содержания гемоглобина?

8. Зарисуйте схему функциональной системы, поддерживающей оптимальный уровень форменных элементов крови.

9. Зарисуйте схему функциональной системы, поддерживающей оптимальный для метаболизма объем циркулирующей крови.

10. Зарисуйте схему функциональной системы, поддерживающей постоянство реакции (рН) крови.

11. Зарисуйте схему функциональной системы, поддерживающей оптимальный уровень осмотического давления крови.

12. Зарисуйте схему функциональной системы, поддерживающей оптимальное для метаболизма количество глюкозы в крови.

13. Зарисуйте схему функциональной системы, поддерживающей оптимальный для жизнедеятельности уровень агрегатного состояния крови.

14. Зарисуйте схему эритропоэза и его регуляции.

15. Зарисуйте схему тромбоцитопоэза и его регуляции.

16. Составьте схему воспалительного процесса при попадании в организм инородного тела (занозы)?

17. Составьте схему противовирусного иммунного ответа.

18. Составьте схему антибактериального иммунного ответа.

19. Составьте схему противоопухолевого иммунного ответа.

20. В организме испытуемого кровь совершает кругооборот за 30 с, ЧСС соответствует 100 уд/мин, МОК составляет 7 литров. *Вычислите систолический объем крови и приблизительно определите количество циркулирующей крови.*

21. Рассчитайте, чему равна ЧСС у испытуемого, если среднее значение интервала R–R равно 0,75 с.

22. У экспериментального животного перерезаны депрессорные нервы, в результате чего произошло стойкое повышение артериального давления. *Охарактеризуйте расположение и физиологическое значение указанных нервов. Чем обусловлено повышение давления в опыте? Какую ситуацию, возможную в естественных условиях у человека, моделирует данный эксперимент с перерезкой нервов-депрессоров?*

23. Общеизвестно, что одним из факторов, определяющих величину кровяного давления, является эластичность сосудов. *Как изменились бы параметры гемодинамики, если бы стенки аорты полностью утратили эластичность? Каковы возможные негативные последствия атеросклероза для функционирования сердечно-сосудистой системы?*

24. На электрокардиограмме обследуемого кардиологом было обнаружено раздвоение зубца R. *О чем это может свидетельствовать?*

25. У больного при ЭКГ-обследовании обнаружено замедление атриовентрикулярной проводимости. *На основании изменения какого параметра ЭКГ было установлено это отклонение?*

26. В опыте Клода Бернара при перерезке постганглионарных симпатических нервных волокон, иннервирующих артерию уха кролика, отмечено покраснение уха на стороне перерезки. При раздражении периферического отрезка перерезанного нерва с частотой 1–3 Гц отмечено восстановление окраски уха, а при увеличении частоты раздражения до 8–10 Гц ухо побледнело (в сравне-

нии с интактным ухом). *С чем связаны выявленные эффекты? Можно ли получить аналогичные (или противоположные) эффекты при перерезке парасимпатических нервов?*

27. Под влиянием введенного препарата величина диастолического артериального давления у экспериментального животного упала до нуля. *Объясните, в чем состояло действие препарата на сердечно-сосудистую систему экспериментального животного?*

28. При раздражении смешанного вагосимпатического ствола у лягушки сначала наблюдается вагусный эффект, а потом симпатическое последствие. *Как проявляются эти вегетативные эффекты и каковы механизмы их возникновения?*

29. Когда человек входит в холодную воду, у него «замирает сердце». *Каков регуляторный механизм этого явления?*

30. У больного случился приступ тахикардии, а под рукой нет необходимых лекарств. *Как можно не медикаментозно попытаться снять приступ тахикардии?*

31. Зарисуйте схему ЭКГ человека во II стандартном отведении (в норме и при тахикардии), обозначьте основные зубцы и интервалы.

32. «Дышите глубже», всем хорошо знакомо это изречение. У некоторых людей после нескольких глубоких вдохов появляется головокружение. *Объясните причину этого явления.*

33. При одновременной записи на кимографе артериального давления и дыхания наряду с сосудистыми волнами I порядка (пульсовыми) регистрируются сосудистые волны II порядка (дыхательные). При вдохе артериальное давление в большом круге кровообращения снижается, а при выдохе – повышается. *В чем причины дыхательной аритмии сокращений сердца?*

34. При форсированном (глубоком и интенсивном) дыхании у человека может наступить остановка дыхания и потеря сознания. *Почему это может произойти?*

35. Пловцы-ныряльщики перед погружением в воду с целью поиска жемчуга форсированно дышат. *С какой целью они это делают?*

36. Четыре человека участвовали в забеге на 1000 м (возраст и физическая подготовка сопоставимы). После пробега МОД у первого человека составил 120 л при ЧД 80/мин, у второго – 120 л при ЧД 40/мин, у третьего – 60 л при ЧД 80/мин, у четвертого – 60 л при ЧД 40/мин. *Кто из участников забега является более тренированным?*

37. ЖЕЛ обследуемого составила 4 200 мл, РО выдоха – 1 600 мл, РО вдоха – 1900 мл. Рассчитайте МОД у обследуемого, если ЧД у него составила 16/мин.

38. Дайте физиологическое обоснование высказыванию «Кусок в горло не лезет».

39. Дайте физиологическое обоснование высказыванию «Хорошо пережевано, наполовину переварено».

40. Зарисуйте схему дуги безусловного глотательного рефлекса.
41. Зарисуйте схему дуги безусловного слюноотделительного рефлекса.
42. Зарисуйте схему функциональной системы, обеспечивающей регуляцию питания у голодного человека.



➤ **Тестовые задания:**

Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

❖ **Физиология системы крови**

1. В состав системы крови входят:
 - А) Органы кроветворения.
 - Б) Органы кроверазрушения.
 - В) Циркулирующая кровь.
 - Г) Аппарат нейрогуморальной регуляции.
 - Д) Кровеносные сосуды.
2. Абсолютное количество крови у взрослого человека весом 90 кг составляет:
 - А) 6,3 л.
 - Б) 5,5 л.
 - В) 7,0 л.
 - Г) 5,0 л.
3. Величина рН артериальной крови в норме составляет:
 - А) 7,4.
 - Б) 7,3.
 - В) 7,5.
 - Г) 7,7.
4. Главные висцеральные механизмы регуляции рН крови реализуются в следующих органах:
 - А) Легкие.
 - Б) Почки.
 - В) Печень.
 - Г) Пищеварительный тракт.
 - Д) Кровь.
5. Факторы, прямо пропорционально влияющие на вязкость крови:
 - А) Белки крови.
 - Б) Форменные элементы крови.

- В) Количество воды.
- Г) Диаметр сосуда.
- Д) Артериальное давление.

6. Гемоглобин, имеющий окисленные атомы железа (Fe^{3+}) и высокое сродство к кислороду называется ...

- а) оксигемоглобин;
- б) метгемоглобин;
- в) карбогемоглобин;
- г) карбоксигемоглобин.

7. Нормальное содержание гемоглобина у женщин составляет ...

- А) 140–160 г/л.
- Б) 120–140 г/л.
- В) 130–150 г/л.
- Г) 110–130 г/л.

8. Тромбостенин – белок тромбоцитов, осуществляющий ...

- а) ретракцию тромбоцитарного тромба;
- б) спазм поврежденных сосудов;
- в) адгезию тромбоцитов;
- г) агрегацию тромбоцитов.

9. Показателем активности сосудисто-тромбоцитарного гемостаза является ...

- а) время кровотечения;
- б) время свертывания крови;
- в) скорость оседания эритроцитов;
- г) время агглютинации.

10. Последовательность фаз сосудисто-тромбоцитарного гемостаза:

А) Спазм поврежденных сосудов → адгезия тромбоцитов → агрегация тромбоцитов → ретракция тромбоцитов.

Б) Адгезия тромбоцитов → спазм поврежденных сосудов → агрегация тромбоцитов → ретракция тромбоцитов.

В) Агрегация тромбоцитов → спазм поврежденных сосудов → ретракция тромбоцитов → адгезия тромбоцитов.

Г) Спазм поврежденных сосудов → агрегация тромбоцитов → адгезия тромбоцитов → ретракция тромбоцитов.

11. К первичным антикоагулянтам относят все перечисленные БАВ, кроме:

- а) антитромбин III;
- б) гепарин;
- в) антитромбопластин;
- г) антитромбин I (фибрин).

12. Функцию фагоцитоза осуществляют ...

- а) моноциты;
- б) эритроциты;

- в) базофилы;
 - г) тромбоциты.
13. Фагоцитоз при иммунном ответе сопровождается:
- а) повышением потребления фагоцитами кислорода;
 - б) повышением продукции фагоцитами свободных радикалов;
 - в) снижением потребления фагоцитами кислорода;
 - г) снижением продукции фагоцитами свободных радикалов;
 - д) усилением клеточной пролиферации.
14. Цитолиз чужеродной клетки при иммунном ответе с участием системы комплемента является примером ...
- а) осмотического гемолиза;
 - б) химического гемолиза;
 - в) биологического гемолиза;
 - г) механического гемолиза.
15. В качестве антиген-представляющих клеток в иммунном ответе выступают следующие типы клеток:
- А) Моноциты.
 - Б) Эозинофилы.
 - В) В-лимфоциты.
 - Г) Т-лимфоциты.
 - Д) Эритроциты.
16. В противоопухолевом иммунитете ведущая роль принадлежит ...
- а) нейтрофилам;
 - б) НК-клеткам (натуральным киллерам);
 - в) Т-киллерам;
 - г) Т-супрессорам.
17. Активированные Т-киллеры поражают генетически трансформированную клетку, ...
- а) секретируя белок перфорин;
 - б) запуская программу апоптоза через сериновые протеазы;
 - в) секретируя токсические медиаторы (интерферон, радикалы O₂);
 - г) вызывая агглютинацию поврежденных клеток;
 - д) осуществляя фагоцитоз.
18. Для базофилов характерно все нижеперечисленное, кроме:
- а) синтезируют и депонируют гепарин, гистамин, хемотаксические факторы;
 - б) участвуют в регуляции агрегатного состояния крови;
 - в) участвуют в аллергических реакциях;
 - г) участвуют в уничтожении гельминтов.
19. Нормальные антитела (врожденные, полные) имеются в такой системе групп крови, как ...
- а) ABO;

- б) Резус;
- в) Келл-Челлано;
- г) MNS.

20. Для клеточного дифферона характерно все, кроме:

А) Возможность образования коммитированных клеток из терминально дифференцированных.

Б) В ходе дифференциации потенции клеток к дифференцировке в различных направлениях ограничиваются.

В) По мере дифференцировки снижается способность клеток к пролиферации.

Г) В нормальных условиях переход клеток к менее дифференцированному состоянию невозможен.

21. Первый этап внутриутробного кроветворения осуществляется ...

- а) в желточном мешке;
- б) в печени;
- в) в селезенке;
- г) в красном костном мозге.

22. К гормонам, активирующим эритропоэз, относятся все нижеперечисленные гормоны, кроме:

- А) Адреналин.
- Б) Тестостерон.
- В) Тироксин.
- Г) Эстроген.

23. Одним из лимитирующих факторов эритропоэза является микроэлемент ...

- а) железо;
- б) марганец;
- в) кальций;
- г) калий.

❖ *Физиология сердечно-сосудистой системы*

24. Гипертрофия мышечной стенки левого желудочка обусловлена:

- а) обеспечением тока крови по сосудам малого круга кровообращения;
- б) обеспечением тока крови по сосудам большого круга кровообращения;
- в) обеспечением тока крови из предсердия в желудочек;
- г) обеспечением коронарного кровотока.

25. Для типичных (сократительных) кардиомиоцитов характерны следующие свойства:

- А) Возбудимость.
- Б) Проводимость.
- В) Сократимость.
- Г) Автоматия.
- Д) Секреция.

26. Для фазы деполяризации ПД атипичных кардиомиоцитов характерно:
- а) низкая скорость (~ 10 В/с);
 - б) создается высокопороговыми Ca^{2+} -каналами L-типа;
 - в) связана с активацией K^+ -каналов;
 - г) связана с активацией Na^+ -каналов;
 - д) связана с утечкой ионов Cl^- .
27. Фаза медленной реполяризации (плато) ПД типичных кардиомиоцитов обусловлена:
- а) активацией высокопороговых Ca^{2+} -каналов L-типа;
 - б) активацией K^+ -каналов и выходящим током K^+ ;
 - в) активацией быстрых Na^+ -каналов и входящим током Na^+ ;
 - г) активацией K^+ -каналов и входящим током K^+ .
28. Последовательность возбуждения структур желудочков сердца:
- А) Межжелудочковая перегородка и папиллярные мышцы \rightarrow верхушка сердца \rightarrow стенки желудочка \rightarrow миокард основания желудочков.
 - Б) Межжелудочковая перегородка и папиллярные мышцы \rightarrow верхушка сердца \rightarrow миокард основания желудочков \rightarrow стенки желудочка.
 - В) Верхушка сердца \rightarrow межжелудочковая перегородка и папиллярные мышцы \rightarrow стенки желудочка \rightarrow миокард основания желудочков.
 - Г) Межжелудочковая перегородка и папиллярные мышцы \rightarrow верхушка сердца \rightarrow миокард основания желудочков \rightarrow стенки желудочка.
29. Механизм расслабления кардиомиоцитов обуславливают следующие процессы:
- А) Депонирование ионов Ca^{2+} в цистернах гладкой ЭПС.
 - Б) Выход ионов Ca^{2+} во внеклеточную среду.
 - В) Диссоциация акто-миозиновых мостиков саркомеров.
 - Г) Активация рианодиновых рецепторов гладкой ЭПС.
 - Д) Выход ионов Ca^{2+} из цистерн гладкой ЭПС в цитоплазму.
30. Физиологические эффекты натрийуретического пептида, секретлируемого кардиомиоцитами, состоят:
- а) в увеличении реабсорбции Na^+ в почечных канальцах;
 - б) в усилении клубочковой фильтрации в почках;
 - в) в подавлении секреции ренина;
 - г) в увеличении секреции вазопрессина;
 - д) в торможении центров жажды.
31. Хронотропные регуляторные влияния на сердце изменяют:
- а) ритм сокращений сердца;
 - б) силу сердечных сокращений;
 - в) возбудимость сердечной мышцы;
 - г) проводимость в сердечной мышце.

32. «Сила сокращения желудочков сердца пропорциональна длине их мышечных волокон перед сокращением» – это ...

- а) закон Франка-Старлинга;
- б) феномен Анрепа;
- в) эффект «лестницы» Боудича;
- г) закон «все или ничего».

33. Влияние гипокальциемии на деятельность сердца проявляется в следующих эффектах:

- а) снижает диастолическую деполяризацию;
- б) ослабляет ритм сердечных сокращений;
- в) повышает возбудимость и сократимость сердечной мышцы;
- г) может привести к остановке сердца в систоле;
- д) усиливает ритм сердечных сокращений.

34. Висцерокардиальные сердечные рефлексy возникают при раздражении ...

- а) рецепторов брюшины;
- б) рецепторов эпигастральной области;
- в) барорецепторов дуги аорты;
- г) механорецепторов желудочков сердца;
- д) холодовых рецепторов кожи живота.

35. Гормоны, оказывающие «+» ино-, хроно-, батмо- и дромотропные эффекты через β -адренорецепторы:

- А) Катехоламины.
- Б) Тироксин.
- В) Глюкортикоиды.
- Г) Глюкагон.

36. Внутрисосудистыми рефлексогенными зонами для сердечно-сосудистых рефлексy являются:

- а) барорецепторы дуги аорты;
- б) хеморецепторы синокаротидной зоны;
- в) механорецепторы желудочков;
- г) хеморецепторы дуги аорты;
- д) барорецепторы синокаротидной зоны.

37. Для систолы предсердий характерны следующие особенности.

- А) Сокращение миокарда начинается с зоны синусного узла.
- Б) Створчатые клапаны открыты, полулунные закрыты.
- В) Створчатые и полулунные клапаны открыты.
- Г) Створчатые клапаны закрыты, полулунные открыты.
- Д) Сокращение миокарда начинается с верхушки сердца.

38. Для фазы быстрого изгнания систолы желудочков характерно все, кроме:

- А) Створчатые клапаны закрыты, полулунные открыты.

- Б) Происходит выброс крови в аорту и легочный ствол.
В) Кровь поступает в предсердия.
Г) Вибрация створчатых клапанов и напряжение миокарда желудочков формируют i (систолический) тон сердца.
39. Зубец Р на электрокардиограмме соответствует ...
а) возбуждению предсердий;
б) возбуждению межжелудочковой перегородки и верхушки сердца;
в) возбуждению основной массы мускулатуры желудочков;
г) расслаблению желудочков.
40. Факторами, снижающими сосудистый тонус и расширяющими сосуды, являются:
а) гистамин;
б) снижение напряжения O_2 ;
в) серотонин;
г) ангиотензин II;
д) вазопрессин.

❖ **Физиология системы дыхания**

41. Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) отражает:
а) силу дыхательной мускулатуры;
б) растяжимость легких;
в) бронхиальную проводимость;
г) площадь дыхательной мембраны;
д) площадь вентилируемых, но не перфузируемых альвеол (площадь альвеолярного мертвого пространства).
42. Газовый состав выдыхаемого воздуха:
А) O_2 – 21%, CO_2 – 0,03%.
Б) O_2 – 16%, CO_2 – 4,5%.
В) O_2 – 14%, CO_2 – 5,5%.
Г) O_2 – 21%, CO_2 – 1,3%.
43. Легочный газообмен осуществляется в ацинусах, которые состоят из ...
а) респираторных бронхиол;
б) альвеолярных ходов;
в) альвеол;
г) бронхов;
д) трахеи.
44. Основной формой транспорта углекислого газа (CO_2) кровью является ...
а) физически растворенный CO_2 ;
б) CO_2 в составе бикарбоната – HCO_3^- ;
в) CO_2 , связанный с гемоглобином (карбгемоглобин);
г) CO_2 , связанный с гемоглобином (карбоксигемоглобин).

45. Факторами неспецифической иммунологической защиты легких являются:
- а) лизоцим;
 - б) интерферон;
 - в) иммуноглобулины;
 - г) макрофаги;
 - д) Т-лимфоциты.
46. Дыхательным центром моста, вызывающим постоянную стимуляцию инспираторных нейронов, является ...
- а) бульбарный центр;
 - б) апнейстический центр;
 - в) пневмотаксический центр;
 - г) эмоциогенный центр.
47. Легочную вентиляцию уменьшают:
- а) гипокампия;
 - б) гиперкампия;
 - в) гипероксия;
 - г) алколоз;
 - д) ацидоз.
48. Для ирритантных рецепторов легких характерны следующие особенности:
- А) Расположены в эпителии бронхов.
 - Б) Реагируют на изменение объема легких.
 - В) Реагируют на механические воздействия (например, пыль).
 - Г) С них возникает инспираторно-тормозящий рефлекс Геринга–Брейера на увеличение дыхательного объема.
 - Д) С них формируется инспираторно-облегчающий рефлекс Геринга–Брейера при спадении легких.
49. Характеристиками сурфактанта являются:
- а) участвует в опсонизации бактерий;
 - б) снижает поверхностное натяжение в альвеолах;
 - в) стимулирует регенерацию альвеолоцитов;
 - г) активирует альвеолярные макрофаги;
 - д) является источником фосфолипидов для регенерации мембран альвеолярных клеток.
50. Морфофункциональными характеристиками аэрогематического барьера являются:
- А) Поддерживает специфическую гормональную микросреду.
 - Б) Имеет щелевые диафрагмы.
 - В) Препятствует проникновению Аг из внутренней среды организма.
 - Г) Содержит сурфактант.
 - Д) Изолирует ткань от временного изменения состава крови.

❖ **Физиология пищеварительной системы**

51. Типы пищеварения по месту действия ферментов:
- А) Полостное пищеварение.
 - Б) Мембранное (пристеночное) пищеварение.
 - В) Аутолитическое пищеварение.
 - Г) Внутриклеточное (лизосомальное) пищеварение.
 - Д) Симбионтное пищеварение.
52. Центр голода, расположенный в гипоталамусе, активируется ...
- а) снижением питательных веществ в крови;
 - б) гастрином;
 - в) раздражением холодовых рецепторов;
 - г) раздражением механорецепторов желудка;
 - д) лептином (гормоном жировой ткани).
53. Механизмом всасывания пептидов пищи из пищеварительного тракта в кровь является ...
- а) простая диффузия;
 - б) облегченная диффузия;
 - в) активный транспорт;
 - г) фагоцитоз.
54. Экскреторная функция пищеварительной системы состоит в выделении конечных продуктов обмена веществ, а именно:
- а) билирубина;
 - б) желчных кислот;
 - в) креатинина;
 - г) солей тяжелых металлов;
 - д) лекарственных препаратов.
55. В состав слюны входят:
- а) α -амилаза;
 - б) трипсин;
 - в) муцин;
 - г) лизоцим;
 - д) пепсин.
56. Физиологическое значение слюны:
- А) Увлажнение и ослизнение пищевой массы.
 - Б) Формирование пищевого комка.
 - В) Начальное переваривание крахмала и гликогена.
 - Г) Возникновение вкусовых ощущений.
 - Д) Всасывание алкоголя.
57. Секрецию HCl в желудке стимулируют все нижеперечисленные факторы, кроме:
- а) парасимпатические влияния;
 - б) симпатические влияния;
 - в) гастрин;
 - г) гистамин.

58. Роль соляной кислоты в желудочном пищеварении:
- А) Участвует в гидролизе белков.
 - Б) Облегчает всасывание витамина В₁₂.
 - В) Участвует в уничтожении бактерий.
 - Г) Способствует превращению пепсиногена в пепсин.
 - Д) Участвует в установлении оптимального рН для протеолитического эффекта пепсина.
59. Печень участвует в синтезе многих биологически активных веществ, в том числе:
- а) альбуминов;
 - б) глюкокортикоидов;
 - в) фибриногена;
 - г) иммуноглобулинов.
60. Основными ферментами – протеазами панкреатического сока являются:
- а) трипсин;
 - б) химотрипсин;
 - в) липазы;
 - г) α-амилаза;
 - д) нуклеазы.
61. Функции желчи:
- А) Эмульгирует жиры с образованием мицелл.
 - Б) Снижает панкреатическую секрецию.
 - В) Способствует всасыванию витаминов группы В.
 - Г) Способствует всасыванию липидов и витамина А.
 - Д) Активирует пепсины.
62. Для тонкокишечной секреции характерны все следующие особенности, кроме:
- А) Не выражена стимуляция во время приема пищи.
 - Б) Выражена стимуляция во время приема пищи.
 - В) Наличие метасимпатических и центральных вегетативных рефлексов.
 - Г) Стимуляция секреции местными механическими и химическими раздражителями химуса.
63. Роль микрофлоры кишечника заключается ...
- а) в расщеплении ферментов;
 - б) в ферментативном расщеплении клетчатки и крахмала;
 - в) в образовании витаминов К, группы В и биотина;
 - г) во всасывании воды;
 - д) в образовании мочевины из аммиака.
64. Возможность назначения питательных клизм обусловлена всасыванием в толстом кишечнике в небольших количествах следующих веществ:
- а) глюкозы;
 - б) аминокислот;

- в) органических кислот;
- г) воды;
- д) конечных продуктов обмена азота.

❖ **Физиология выделительной системы**

65. Функциональная системы выделения – это совокупность органов, взаимосвязанная деятельность которых обеспечивает постоянство ионного состава, осмоляльности, рН, объема жидкости сосудистого, интерстициального и внутриклеточного секретов, концентрации конечных продуктов обмена во внутренней среде организма.

- А) Да.
- Б) Нет.

66. С выдыхаемым воздухом из организма выводятся:

- А) Углекислый газ.
- Б) Аммиак.
- В) Этанол.
- Г) Вода.
- Д) Мочевина.

67. Механизмом канальцевой реабсорбции для ионов Na^+ на базальной мембране является активный транспорт – K^+/Na^+ -насос, а для глюкозы – облегченная диффузия.

- А) Да.
- Б) Нет.

68. В процессе канальцевой секреции в мочу переходят:

- А) Аммиак.
- Б) Мочевина.
- В) Протоны (H^+).
- Г) Глюкоза.
- Д) Пенициллин.

69. Симпатические влияния на мочеобразование заключаются в:

- а) сужении сосудов;
- б) секреции ренина;
- в) снижении реабсорбции ионов Na^+ и воды;
- г) уменьшении диуреза;
- д) усилении продукции NO эндотелиоцитами сосудов и расслаблении сосудов.

70. Почечный эффект альдостерона коры надпочечников заключается ...

- а) в увеличении реабсорбции Na^+ в кровь;
- б) в увеличении реабсорбции воды;
- в) в увеличении клубочковой фильтрации;
- г) в повышении экскреции Na^+ с мочой.

71. Роль почек в регуляции сосудистого тонуса обусловлена секрецией таких биологически активных веществ, как:

- а) ренин;
- б) простагландины;
- в) калликреин;
- г) кинины;
- д) адреналин.

72. Роль почек в обмене углеводов заключается не только в депонировании глюкозы (при гипергликемии) и выделении ее в кровоток (при гипогликемии), но и в глюконеогенезе из аминокислот (при голодании), протекающем более интенсивно, чем в печени.

- А) Да.
- Б) Нет.

73. Коррекцию гиперволемии в почках определяет ...

- а) повышение секреции АДГ в гипоталамусе;
- б) повышение секреции ренина в почках;
- в) гиперсекреция альдостерона в надпочечниках;
- г) увеличение секреции натрийуретического пептида в предсердиях.

❖ *Физиология эндокринной системы*

74. Гормоны, секретируемые нейросекреторными нейронами гипоталамуса:

- А) Вазопрессин.
- Б) Соматостатин.
- В) Лютропин.
- Г) Окситоцин.
- Д) Люлиберин.

75. Специфичность действия гормона определяется:

- а) временем полураспада гормона;
- б) концентрацией гормона в крови;
- в) ритмом секреции гормона эндокриноцитами;
- г) наличием рецепторов гормона в клетках-мишенях.

76. К тканевым гормонам и гормоноподобным веществам относят:

- а) гистамин;
- б) гастрин;
- в) вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП);
- г) простагландины;
- д) окситоцин.

77. Эндокринная железа, для которой не обнаружены тропные гормоны аденогипофиза:

- А) Яичники.
- Б) Надпочечники.
- В) Щитовидная железа.
- Г) Паращитовидные железы.

78. Синтез глюкокортикоидов стимулируют:

- А) АКТГ.
- Б) Ангиотензин II.

- В) Кортиколиберин.
- Г) Атриопептин.

79. Краткосрочный стресс контролируется такими гормонами стресса, как адреналин и норадреналин, а длительный стресс – глюкокортикоидами (кортизолом).

- А) Да.
- Б) Нет.

80. Гормоны, регулирующие такие гомеостатические параметры крови, как уровень глюкозы, кислорода и Ca^{2+} :

- А) Эритропоэтин.
- Б) Инсулин.
- В) Глюкагон.
- Г) Паратгормон.
- Д) Окситоцин.

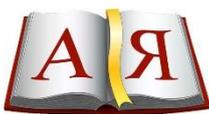
81. Гормонами, синтезируемыми нейросекреторными клетками гипоталамуса, являются:

- а) вазопрессин;
- б) соматостатин;
- в) окситоцин;
- г) гормон роста (СТГ);
- д) кортиколиберин.

82. Последствия дефицита соматотропного гормона (СТГ):

- А) Низкорослость (вплоть до карликовости).
- Б) Гигантизм.
- В) Акромегалия.
- Г) Ожирение и атеросклероз вследствие снижения липолиза.
- Д) Нарушения регенерации (медленное заживление ран).

2.1.5. Раздел V. Физиология обмена веществ и энергии. Физиология питания. Терморегуляция



➤ **Основные термины и понятия:**

• **Физиология обмена веществ. Физиология питания:** обмен веществ и энергии, ассимиляция, диссимиляция, *анаболизм*, катаболизм, основной обмен, общий обмен, специфическое динамическое действие пищи, рабочая прибавка, энерготраты, питание, питательные вещества, балластные вещества, витамины, калорийность пищевого рациона, режим питания, рациональное питание, сбалансированное питание, адекватное питание, функциональная си-

стема питания, обмен белков, обмен липидов, обмен углеводов, водно-минеральный обмен, функциональная система обмена веществ.

• **Терморегуляция:** гомотермия (теплокровность), температура оболочки тела, температура ядра тела, температура комфорта, теплообразование (теплопродукция), несократительный и сократительный термогенез, теплоотдача (излучение, проведение, конвекция, испарение), нейрогуморальные и поведенческие механизмы регуляции теплопродукции и теплоотдачи, функциональная система терморегуляции.



➤ **Контрольные вопросы:**

❖ **Физиология обмена веществ. Физиология питания**

1. Какова роль питания в жизни человека?
2. В чем заключается биологическая значимость основных питательных веществ?
3. В чем заключаются принципы сбалансированного и рационального питания?
4. Какие гигиенические требования предъявляются к режиму питания?
5. Чем определяются энерготраты организма и энергетическая ценность рациона питания?
6. В чем заключаются особенности энергетического обмена в нервной ткани и мышцах?
7. Как поддерживается водно-минеральный баланс в организме человека?
8. Почему безжировая диета часто приводит к авитаминозам?
9. Благодаря каким особенностям физиологии, биохимии или образа жизни некоторые животные в отличие от человека могут обходиться (постоянно или длительное время) без поступления извне ряда веществ: а) воды, б) кислорода, в) белков, г) витамина С?
10. Каковы физиологические механизмы регуляции концентрации глюкозы в крови?
11. Каковы физиологические механизмы регуляции количества воды в организме?
12. В чем состоит физиологическая взаимосвязь между диурезом и кровяным давлением?

❖ **Терморегуляция**

13. Какова роль гомойотермии (теплокровности) в эволюционном развитии организмов?
14. Какие процессы терморегуляции обеспечивают организму человека защиту от холода?

15. Какие нейроэндокринные и поведенческие механизмы регулируют теплопродукцию в организме в условиях Крайнего Севера?
16. Какие нейроэндокринные и поведенческие механизмы регулируют теплоотдачу в организме в условиях тропиков?
17. От каких факторов зависит эффективность испарения как способа теплоотдачи?
18. В чем заключается поведенческая терморегуляция у человека?
19. Какова роль гипоталамуса в терморегуляции организма?



➤ **Задачи и задания:**

1. В космических полетах (в условиях невесомости) первые космонавты теряли до 3 г кальция в сутки, и поэтому многие специалисты ставили под сомнение возможность длительного пребывания человека в космосе. *Чем обусловлена такая высокая потеря человеком ионов Ca^{2+} в космосе? Какие способы снижения этого негативного эффекта невесомости позднее были внедрены в практику космонавтики и обеспечили длительное пребывание космонавтов на орбите?*
2. У молодой женщины при поступлении с пищей 120 г белка в сутки было выделено за то же время 16 г азота. *Что можно сказать о состоянии этой женщины?*
3. Употребление 1 л пива вызывает более обильное образование и выделение мочи, чем употребление такого же количества воды. *Чем это можно объяснить?*
4. Скорость образования почками вторичной мочи зависит от двух факторов: скорости фильтрации в почечных клубочках нефронов и интенсивности обратного всасывания в почечных канальцах. При болевом раздражении количество образующейся вторичной мочи уменьшается. *Каковы физиологические механизмы этого явления?*
5. Прием 150 г мяса дает 150 ккал и вызывает значительно более продолжительное чувство насыщения, чем 100 г хлеба, дающих организму 300 ккал. *Как это можно объяснить?*
6. В условиях Крайнего Севера основной обмен у человека увеличивается до 2 700 ккал/сут, в то время как в тропических условиях снижается до 1500 ккал/сут. *Какие физиологические механизмы лежат в основе акклиматизации человека (в данном случае – изменения уровня основного обмена) к различным климатическим условиям обитания?*
7. Известно, что поддержание постоянства ионного состава в возбудимых тканях необходимо для их нормального функционирования. Отсутствие солей (и в частности – солей кальция) в питьевой воде может привести к нарушению функций скелетной мускулатуры: повышенной утомляемости и недостаточной

физической силе. *Как можно объяснить эти отклонения в функциональном состоянии людей?*

8. При профосмотре у женщины 27 лет выяснилось, что у неё стали появляться небольшие кровоизлияния после незначительных ушибов. Заболеваний крови у родственников нет, вредности на работе и месте проживания отсутствуют. Однако женщина стала придерживаться «жесткой диеты» (из рациона исключены жиры). *Чем может быть обусловлена такая патология?*

9. В условиях температурного комфорта один испытуемый выпивает 0,5 л слабоминерализованной воды, другой – 0,5 л минеральной воды с высоким содержанием солей. *У какого испытуемого после водной нагрузки будет выше диурез?*

10. При заболевании почек, сопровождающихся повышением проницаемости почечного фильтра, развиваются отёки. Отёки могут наблюдаться и при длительном голодании. *Каковы механизмы отёков в последнем случае?*

11. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм липидов.

12. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм NaCl.

13. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм воды.

14. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм углеводов.

15. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при избыточном поступлении в организм белков.

16. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при недостаточном поступлении в организм липидов.

17. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при недостаточном поступлении в организм белков.

18. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при недостаточном поступлении в организм витаминов группы В.

19. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при нарушении всасывания солей кальция в ЖКТ.

20. Опишите функциональные сдвиги в системах жизнеобеспечения при бессолевой диете.

21. Человек находится в течение 10 мин в паровой бане (температура воздуха составляет 45 °С, влажность равна 100%). *Каковы механизмы адаптации человека к этим экстремальным условиям?*

22. Человек, погружаясь в тёплую ванну, сначала испытывает ощущение холода и только потом тепла. *Чем обусловлены такие температурные ощущения человека?*

23. Человек попал в условия охлаждения – при температуре окружающей среды 0 °С на остановке длительное время ожидает автобус. *Какие механизмы адаптации включаются в данных условиях?*

24. Почему при прочих равных условиях (например, температуре) человек быстрее переохладится в воде или в дождливую погоду?

25. Человек длительное время находился в условиях постепенного и медленного снижения температуры окружающей среды. При этом он не испытывал ощущения холода, но произошло обморожение конечностей. *Чем вызвано отсутствие ощущения холода при обморожении?*



➤ **Тестовые задания:**

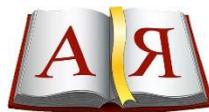
Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

1. Биологически полноценными пищевыми белками являются:
 - А) Белки молока.
 - Б) Белки мяса.
 - В) Белки яиц.
 - Г) Белки кукурузы.
 - Д) Белки желатина.
2. Белками, выполняющими функцию иммунологической защиты, являются:
 - А) Иммуноглобулины.
 - Б) Интерферон.
 - В) Фибриноген.
 - Г) Коллаген.
 - Д) плазмин.
3. Положительный азотистый баланс в организме наблюдается ...
 - а) при увеличении массы тела;
 - б) во время беременности;
 - в) при питании неполноценными белками;
 - г) при умеренных физических нагрузках без роста мышечной массы;
 - д) при белковом голодании.
4. Аминокислоты, всосавшиеся в кровь в кишечнике, не используются организмом ...
 - а) на пластические нужды в печени;
 - б) на пластические нужды в лимфоидной ткани;
 - в) на энергетические нужды в различных тканях;
 - г) для депонирования.

5. Синтез белка в организме стимулируют:
- а) соматотропный гормон (СТГ);
 - б) тироксин;
 - в) глюкагон;
 - г) глюкокортикоиды в печени;
 - д) глюкокортикоиды в мышцах.
6. Липиды, синтезированные в печени, служат источником образования:
- а) биологически активных веществ (простагландинов, тромбоксанов, лейкотриенов);
 - б) стероидных гормонов половых желез;
 - в) стероидных гормонов надпочечников;
 - г) полиненасыщенных жирных кислот (например, арахидоновой, линоленовой и др.);
 - д) жира из жирных кислот и глицерола-3-фосфата.
7. Мобилизацию липидов и их распад в организме стимулируют:
- а) симпатические влияния;
 - б) парасимпатические влияния;
 - в) адреналин (через β -адренорецепторы);
 - г) инсулин;
 - д) гипокликемия.
8. Глюкоза поступает в кровь в результате...
- а) всасывания в кишечнике;
 - б) гликогенолиза в печени;
 - в) гликогенолиза в мышцах;
 - г) глюконеогенеза в печени;
 - д) глюконеогенеза в мышцах.
9. Уровень глюкозы в крови повышают, стимулируя ее продукцию:
- а) симпатические влияния;
 - б) парасимпатические влияния;
 - в) адреналин;
 - г) глюкагон;
 - д) инсулин.
10. Ионы K^+ , как главные внутриклеточные катионы, ...
- а) определяют осмотическое давление в клетках;
 - б) формируют мембранный потенциал покоя (МПП);
 - в) формируют фазу деполяризации ПД возбудимых структур;
 - г) формируют фазу реполяризации ПД возбудимых структур;
 - д) являются посредником в реализации эффектов ряда гормонов.
11. Витамин, являющийся главным антиоксидантом организма и влияющий на функцию размножения, – это ...
- а) токоферол (витамин Е);
 - б) кальциферол (витамин D₃);
 - в) ретинол (витамин А);
 - г) аскорбиновая кислота (витамин С).

12. Регуляцию обмена минеральных веществ в костях осуществляет:
- а) аскорбиновая кислота (витамин С);
 - б) токоферол (витамин Е);
 - в) ретинол (витамин А);
 - г) кальциферол (витамин D₃).
13. Регуляцию обмена энергии в организме осуществляют:
- а) гипоталамус;
 - б) щитовидная железа;
 - в) мозговое вещество надпочечников;
 - г) корковое вещество надпочечников;
 - д) кора головного мозга.
14. Теория сбалансированного питания учитывает:
- а) соответствие поступления питательных веществ их расходу;
 - б) соотношение питательных веществ;
 - в) необходимость поступления с пищей балластных веществ;
 - г) эндоэкологию питания – взаимодействие организма и его микрофлоры;
 - д) режим питания.
15. Источниками теплообразования в организме являются все ниже перечисленные, кроме:
- а) рассеивание энергии при окислительном фосфорилировании в митохондриях;
 - б) холодовая мышечная дрожь;
 - в) произвольные мышечные сокращения;
 - г) увеличение толщины подкожной жировой клетчатки.
16. Раздражение центра теплоотдачи гипоталамуса вызывает следующие реакции:
- а) расширение сосудов кожи;
 - б) потоотделение;
 - в) тепловую одышку;
 - г) мышечную дрожь;
 - д) сужение сосудов кожи.

2.1.6. Раздел VI. Физиология высшей нервной деятельности (ВНД)



- **Основные термины и понятия:** высшая нервная деятельность, рефлекс, безусловные рефлексы, условные рефлексы (УР), условный раздражитель, временная связь, рефлекторная дуга, I сигнальная система, II сигнальная система, безусловное торможение УР, условное торможение УР, угасательное торможение УР, дифференцировочное торможение УР, запаздыватель-

ное торможение УР, условный тормоз, типы нервной системы (психотипы), сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов, экстраверсия, интраверсия, восприятие, внимание, кратковременная и долговременная память, запечатление, сознание, мышление, речь, эмоции, сон, поведение, инстинкты, научение, не ассоциативное обучение (подражание, привыкание, импринтинг), ассоциативное обучение (классическое обусловливание, инструментальное обусловливание, инсайт, латентное научение), потребности, мотивация, динамический стереотип, функциональная система.



➤ **Контрольные вопросы:**

1. Какие примеры иллюстрируют, что рефлекс является основным актом нервной деятельности?
2. Чем условные рефлексы отличаются от безусловных рефлексов?
3. Каковы условия формирования условных рефлексов?
4. Какие физиологические процессы лежат в основе замыкания временной связи при формировании условного рефлекса?
5. Какие особенности характеризуют выработку условных рефлексов на основе II сигнальной системы?
6. Какие примеры иллюстрируют биологическое значение безусловного торможения условных рефлексов?
7. Какой вклад в изучение ВНД внес российский ученый И.П. Павлов?
8. Какой физиологический смысл лежит в основе фальстарта – попытки спортсмена взять старт раньше, чем последует сигнал?
9. Можно ли с помощью метода условных рефлексов установить, что человек симулирует глухоту?
10. Как в эксперименте на человеке можно доказать наличие явления обобщения во II сигнальной системе, используя метод условных рефлексов?
11. В чем заключаются особенности реакции человека на сигналы I и II сигнальных систем?
12. Какие свойства нервных процессов лежат в основе выделения типов нервной деятельности у животных и человека?
13. Какие структуры головного мозга обуславливают классификацию типов ВНД по Н. Айзенку?
14. Какие физиологические механизмы обеспечивают процесс восприятия?
15. Какие физиологические механизмы обеспечивают произвольное и непроизвольное внимание?
16. В чем заключаются различия в физиологических механизмах кратковременной и долговременной памяти?

17. Какие физиологические механизмы лежат в основе консолидации памяти?
18. Какие отделы ЦНС участвуют в формировании памяти?
19. Какие отделы ЦНС участвуют в формировании эмоций?
20. В чем заключается биологический смысл формирования эмоций?
21. В чем состоит биологическое значение сна?
22. В чем заключаются отличия между потребностью и мотивацией?
23. Почему поведенческую реакцию организма можно рассматривать как результат интегративной деятельности мозга?
24. В чем заключается аналитико-синтетическая и системная деятельность КБП?



➤ **Задачи и задания:**

1. Известны случаи, когда у людей, вынужденных скрывать от близких родственников их тяжелое заболевание, возникало нервное расстройство. *Какой преимущественно тип нервной системы характерен для таких людей?*

2. Начиная первые опыты по изучению условных рефлексов (УР), И.П. Павлов построил «башни молчания», в которых находились экспериментальные камеры с абсолютной звуковой изоляцией. Однако впоследствии оказалось, что в таких камерах собаки засыпают и выработать у них УР не представляется возможным. Особенно быстро это происходило с собаками – сангвиниками. *В чем причина этого явления?*

3. Скорость выработки условных рефлексов (УР) является одним из показателей силы процесса возбуждения. Известна методика выработки речедвигательных УР у человека, когда в начале включается условный раздражитель (звонок, свет и т.д.), затем дается речевое подкрепление – словесный приказ «нажмите» и испытуемый должен нажать на рычаг (кнопку и т.д.). После нескольких сочетаний раздражителей испытуемый начинает выполнять команду – нажимать на рычаг сразу после включения условного раздражителя, не дожидаясь словесной команды «нажмите». Однако некоторые испытуемые (например, военные) даже после десятков сочетаний раздражителей не нажимали на рычаг без соответствующего словесного приказа. *Следует ли считать, что у таких людей процесс возбуждения ослаблен или возможна другая причина?*

4. Рабочий с большим стажем в ходе производственной деятельности выполняет стандартные операции. Через каждый час работы предусмотрен перерыв на 10 минут для отдыха. Хронометраж работы до перерыва и после отдыха показал следующее: время выполнения одной стандартной операции (в секундах) до отдыха составило 16, 15, 15, 16, 14, 15, 16, 16, 16, 15, 15, 16, 17, 15; после отдыха – 21, 19, 18, 18, 19, 20, 17, 18, 18, 17, 15, 17. *Чем можно объяснить наблюдаемый парадоксальный эффект – в первые минуты после отдыха производственные показатели работника не улучшились, а ухудшились?*

5. Один из способов избавления от алкоголизма состоит в выработке условного рвотного рефлекса на алкоголь. *Как вырабатывают этот рефлекс?*

6. Если к кошке протянуть палец, она его обнюхает. Если этот опыт повторять многократно, то со временем кошка перестанет реагировать на палец. У собак такое «исчезновение интереса» обычно наступает быстрее, чем у кошек. *У кого из животных в данном опыте сильнее выражены нисходящие корковые влияния?*

7. В спортивных эстафетах участник следующего этапа имеет право стартовать только после того, как участник предыдущего этапа передаст ему эстафету (эстафетную палочку в беге, в плавании – коснется рукой стенки бассейна). Иногда участник следующего этапа эстафеты «не выдерживает» и стартует раньше. *Какой вид условного торможения ослаблен у такого «спортсмена – нарушителя»?*

8. Подготовленный человек может симулировать различные состояния, в том числе глухоту, потерю памяти и психические расстройства. *Можно ли при помощи метода условных рефлексов установить, что человек симулирует, например, глухоту?*

9. Электроконвульсивный шок вызывает у животного ретроградную амнезию, т.е. «забывание» ранее выработанного навыка. Подобным же действием обладают некоторые препараты. *Как, используя какие-либо из этих средств, можно определить продолжительность краткосрочной памяти у подопытного животного?*

10. Выделение слюны у собаки при виде и запахе мяса является условнорефлекторной, а не врожденной реакцией. *Что является тому доказательством? Почему такие рефлексы называют натуральными (естественными)?*

11. На двух собаках поставили опыты по выработке УР в различных условиях. У одной собаки исследовали условные пищевые рефлексы на звуковой сигнал (1-я серия опытов), а затем вызывали невротическое состояние и повторяли программу исследования (2-я серия опытов). У второй собаки сразу вызывали невротическое состояние и исследовали те же рефлексы (1-я серия опытов), а затем повторили программу исследований после успешного медикаментозного лечения (2-я серия опытов). *На какой из двух подопытных собак были получены результаты, представленные ниже?*

Условия / результат выработки УР	1-я серия опытов	2-я серия опытов
<i>Сила условного раздражителя, дБ</i>	60 70 80 90 100	60 70 80 90 100
<i>Величина условного рефлекса (количество капель слюны)</i>	34 39 31 22 14	32 38 45 53 44

12. Дайте физиологическое обоснование пословице «В лесу лес не ровен, а в миру – люди».

13. Дайте физиологическое объяснение тому факту, что у людей с разными типами ВНД могут отличаться скорость и качество выполнения работы, требующей повышенного внимания.

14. Зарисуйте схему функциональной системы пищедобывательного поведения.



➤ **Тестовые задания:**

Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

1. Положение о том, что «...все, даже самые сложные проявления психической деятельности по способу своего происхождения – суть рефлексы» высказал и обосновал ...

- А) Р. Декарт.
- Б) И.М. Сеченов.
- В) И.П. Павлов.
- Г) Ч. Шеррингтон.

2. К отличительным особенностям безусловных рефлексов относятся:
а) врожденные, отражают видовые особенности организма;
б) относительно постоянны в течение жизни индивидуума;
в) могут образовываться с любого рецептивного поля на самые разнообразные раздражители;
г) реализуются по анатомическим путям, определенным генетически;
д) свойственны всем уровням центральной нервной системы и преимущественно осуществляются ее низшими отделами.

3. К отличительным признакам условных рефлексов относятся все ниже перечисленные, кроме:

- а) расширяют диапазон приспособительных реакций организма;
- б) носят индивидуальный характер, не наследуются;
- в) не требуют участия высших отделов головного мозга;
- г) имеют сигнальный характер.

4. Основные правила образования условных рефлексов:

- А) Нормальное состояние ЦНС.
- Б) Предшествование условного сигнала безусловному раздражению.
- В) Неоднократное сочетание условного и безусловного раздражителей.

Г) Физиологическая значимость (сила) условного раздражителя должна быть больше безусловного раздражителя.

Д) Исключение посторонних раздражителей.

5. Стадия специализации условных рефлексов обеспечивает точный, дифференцированный ответ не только на подкрепляемый сигнал, но и на любой другой раздражитель.

А) Да.

Б) Нет.

6. К нейрофизиологическим механизмам образования временной связи относят:

А) Образование в КБП двух очагов повышенной возбудимости.

Б) Иррадиация и межклеточная ревербация возбуждения.

В) Феномен проторения и долговременной потенциации.

Г) Формирование доминанты.

Д) Запаздывательное торможение, приводящее к специализации условного рефлекса.

7. Нейрохимическими и ультраструктурными механизмами образования временной связи являются все нижеперечисленные, кроме:

А) Секреция глутамата в нейрональных синапсах.

Б) Действие нейропептидов и нейрогормонов, модулирующее синаптическую передачу.

В) Миелинизация пресинаптических окончаний нейронов.

Г) Уменьшение синаптической поверхности нейронов.

8. Условные рефлексы, выработанные на базе безусловных рефлексов, относятся к условным рефлексам ...

а) третьего порядка;

б) второго порядка;

в) первого порядка;

г) натуральным условным рефлексам.

9. На скорость развития специализации условного рефлекса оказывают влияние следующие факторы:

а) степень сходства дифференцируемых сигналов;

б) многократность сочетания условного сигнала с подкреплением;

в) количество и частота не подкреплений сигналов, близких к условному;

г) тренированность тормозного процесса;

д) индивидуальные особенности подвижности нервных процессов.

10. Вид торможения условных рефлексов, возникающий на повреждающие воздействия (например, болевые) и вызывающий индукционное торможение условно-рефлекторной деятельности называется ...

а) гаснущий тормоз;

б) постоянный тормоз;

в) условный тормоз;

г) дифференцировочное торможение.

11. К основным особенностям условного торможения не относятся:

А) Условное торможение развивается при не подкреплении раздражителей, которые постепенно приобретают свойства условного тормозного или отрицательного сигнала.

Б) Условное торможение не поддается тренировке.

В) Способность к условному торможению зависит от индивидуальных свойств нервной системы.

Г) Условное торможение не зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса.

Д) Условное торможение зависит от физиологической силы безусловного рефлекса, подкрепляющего положительный условный сигнал.

12. Срочным подавлением текущей условно-рефлекторной деятельности при действии посторонних для нее раздражителей, вызывающих ориентировочный или какой-либо другой безусловный рефлекс, называется ...

а) угасательное торможение;

б) запредельное торможение;

в) гаснущий тормоз;

г) условный тормоз.

13. Слюноотделительный рефлекс на вид и запах лимона можно определить, как:

а) натуральный условный рефлекс;

б) искусственный условный рефлекс;

в) экстероцептивный условный рефлекс;

г) интероцептивный условный рефлекс;

д) вегетативный условный рефлекс.

14. Художественный тип ВНД характеризуется преобладанием активности II сигнальной системы, структурной основой которой является правое полушарие головного мозга.

А) Да.

Б) Нет.

15. Согласно концепции о частичном доминировании полушарий мозга человека левое полушарие специализируется на вербально-символических функциях, а правое полушарие специализируется на пространственно-синтетических функциях.

А) Да.

Б) Нет.

16. Согласно учению о типах высшей нервной деятельности флегматику соответствует следующая характеристика:

А) Сильный, уравновешенный, подвижный тип нервной системы.

Б) Сильный, уравновешенный, инертный тип нервной системы.

В) Сильный, неуравновешенный тип нервной системы.

Г) Слабый тип нервной системы.

17. Эмоции – это субъективные реакции в виде радости, страха, гнева и т.п., возникающие в ответ не только на внешние и внутренние раздражители, но и на результаты собственной деятельности.

А) Да.

Б) Нет.

18. Согласно теории деафферентации (Ф. Бремер, И.П. Павлов), сон рассматривается как пассивный процесс, связанный со снижением механизмов поддержания бодрствования, т.е. для поддержания бодрствующего состояния КБП мозга необходим приток сенсорных стимулов.

А) Да.

Б) Нет.

19. В период парадоксального сна наблюдаются следующие реакции организма:

а) снижается артериальное давление;

б) учащается и становится нерегулярным дыхание;

в) возникает неритмичный и частый пульс;

г) снижается гормональная активность;

д) возникают быстрые движения глаз.

20. Парная структура головного мозга, расположенная в глубинных слоях височных долей, относящаяся к лимбической системе и играющая важную роль в процессах оперативной памяти – это...

а) гиппокамп;

б) гипофиз;

в) гипоталамус;

г) миндалевидное тело.

21. В физиологии ВНД принято различать ряд форм обучения. Обязательными, стимул-зависимыми формами обучения являются:

а) привыкание;

б) условные рефлексы;

в) подражание;

г) импринтинг;

д) обучение, основанное на образной памяти и рассудочной деятельности.

22. Отличительными особенностями импринтинга являются следующие:

А) Реакции сохраняются, как правило, всю жизнь.

Б) Реакции являются врожденными, для их проявления не нужны определенные условия.

В) Проявляется в определенные критические периоды.

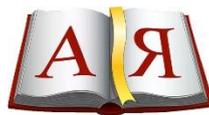
Г) Запечатление происходит очень быстро, иногда с первого раза.

Д) Основан на врожденной предрасположенности к определенным сочетаниям раздражителей и возникающих ответных реакций.

23. В процессе обучения запоминание осуществляется с помощью различных структур мозга, включающих два уровня: неспецифический и модально-специфический. К неспецифическому уровню относятся следующие структуры:

- А) Ретикулярная формация.
- Б) Гипоталамус.
- В) Различные отделы неокортекса, за исключением лобной коры.
- Г) Гиппокамп.
- Д) Ассоциативный таламус.

2.1.7. Раздел VII. Физиология сенсорных систем



- **Основные термины и понятия:** сенсорная система, анализатор, орган чувств, ощущение, восприятие, рецепторный отдел, проводниковый отдел, центральный (корковый) отдел, рецептор, первичные рецепторы, вторичные рецепторы, моно- и полимодальные рецепторы, рецептивное поле, адаптация рецепторов, аккомодация, сенсбилизация рецепторов, рецепторный потенциал, генераторный потенциал, порог интенсивности, пространственный порог, временной порог, сенсорное кодирование, специфический (lemnисковый) путь, неспецифический (экстралемнисковый) путь, первичные, вторичные и третичные зоны, поле зрения, слепое пятно, центральная ямка, бинокулярное зрение, костная и воздушная проводимость, острота слуха.



➤ **Контрольные вопросы:**

1. Какое биологическое значение имеет явление адаптации рецепторов?
2. Каков механизм адаптации рецепторов?
3. Какие существуют механизмы восприятия запахов?
4. Каковы различия в проводящих путях вкусового и обонятельного анализаторов?
5. Каковы механизмы и биологическое значение такого явления, как взаимодействия анализаторов?
6. Как связана острота зрения с диоптрическим аппаратом и рецепторами сетчатки глаза?
7. Каковы причины различия полей зрения для черно-белого и цветного зрения?

8. В чем заключаются современные представления о механизмах свето- и цветовосприятия?
9. Что обеспечивает бинокулярную координацию движения глаз?
10. Какова роль подкорковых зрительных центров (например, таламуса или четверохолмия) в анализе зрительной информации?
11. Каковы современные представления о механизмах звуковосприятия?
12. На чем основано определение организмом локализации источника звукового сигнала?
13. Как опытным путем можно доказать наличие и определить размер слепого пятна на сетчатке глаза?
14. В чем заключается условно-рефлекторная регуляция деятельности сенсорных систем?
15. Каковы механизмы костной и воздушной проводимости?



➤ **Задачи и задания:**

1. Известно, что возбуждение в зрительном нерве возникает лишь в момент включения светового изображения. При непрерывном воздействии света на фоторецепторы импульсация в волокнах зрительного нерва прекращается и зрительные ощущения при неподвижных глазах и объектах исчезают, однако человек продолжает видеть неподвижные предметы. *Каков физиологический механизм этого явления?*
2. Человек в светлом костюме кажется окружающим людям более полным, чем в темном. *Как это можно объяснить?*
3. У испытуемого при воспроизведении рефлекса Данини–Ашнера (при открытых глазах) наблюдаемые предметы стали двоиться. *Чем можно объяснить это явление?*
4. Сильное механическое воздействие в области уха вызывает ощущение «звона в ушах». *В чем причина этого явления?*
5. Под водой человеку труднее определить, откуда исходит шум мотора лодки, чем в воздушной среде. *Почему так происходит?*
6. Мы не ощущаем кольцо, которое постоянно носим на пальце, в то время как отчетливо чувствуем, когда на палец села муха. *Чем можно объяснить эти отличия в кожной чувствительности?*
7. Чтобы определить, заряжена ли батарейка, можно электроды ее полюсов приложить к языку. *На чем основан этот способ определения «зарядки» электро-батарейки?*
8. Попав в плен, человек симулировал психическое расстройство, выражающееся в отсутствии болевой чувствительности: хохотал, когда ему прижигали кожу, кололи иголками тело. Однако у пытавших этого человека возникли

сомнения относительно его душевного состояния. *На чем могли основываться такие сомнения?*

9. Если крыс обучить находить дорогу в лабиринте с многочисленными поворотами, то даже после выключения зрения животные продолжали правильно ориентироваться в пространстве. *Какую дополнительную операцию (одну из двух возможных) нужно сделать, чтобы слепое животное перестало ориентироваться в лабиринте?*

10. Человек, погружаясь в тёплую ванну, сначала испытывает ощущение холода и только потом тепла. *Чем обусловлены такие температурные ощущения человека?*

11. Человек длительное время находился в условиях постепенного и медленного снижения температуры окружающей среды. При этом он не испытывал ощущения холода, но произошло обморожение конечностей. *Чем вызвано отсутствие ощущения холода при обморожении?*

12. Объясните появление таких оттенков вкусовых ощущений, как «металлический вкус» и «щелочной вкус».

13. Зарисуйте схему проводящих путей зрительной сенсорной системы.

14. Зарисуйте схему проводящих путей слуховой сенсорной системы.

15. Зарисуйте схему проводящих путей обонятельной сенсорной системы.

16. Зарисуйте схему проводящих путей вкусовой сенсорной системы.

17. Приведите примеры адаптации зрительной сенсорной системы на дорецепторном, рецепторном и пострецепторном уровнях.



➤ **Тестовые задания:**

Примечание: в тестовых заданиях с двумя или четырьмя вариантами ответов (А, Б или А, Б, В, Г) предполагается выбор одного правильного ответа, в заданиях с пятью вариантами ответов (А, Б, В, Г, Д) – выбор нескольких правильных вариантов ответов.

1. Анализаторы – это часть нервной системы, обеспечивающая восприятие и анализ информации о внешней и внутренней среде организма и формирующая специфические (для данного анализатора) ощущения и восприятия.

А) Да.

Б) Нет.

2. Восприятие – это отражение свойств предметов объективного мира, т.е. сенсорный образ, возникающий при их действии на органы чувств.

А) Да.

Б) Нет.

3. Рецепторы как сенсорные преобразователи:

а) осуществляют первичное преобразование энергии раздражителя (в том числе, отбор и усиление сигнала);

- б) формируют рецепторный потенциал;
- в) превращают рецепторный потенциал в потенциал действия;
- г) кодируют силу раздражителя амплитудой рецепторного потенциала и частотой нервных импульсов;
- д) способны как к адаптации, так и к сенситизации.

4. Первичные рецепторы, исходя из электрофизиологического критерия, характеризуются тем, что рецепторный потенциал и потенциал действия возникают в одной (рецепторной) клетке.

- А) Да.
- Б) Нет.

5. Вторичными (вторичночувствующими) рецепторами являются:

- а) обонятельные;
- б) вкусовые;
- в) фоторецепторы;
- г) вестибулярные;
- д) слуховые.

6. Модальность – это качество ощущения, обусловленное активацией определенной сенсорной системы. Выберите из списка примеры, характеризующие модальности:

- А) Молекула глюкозы.
- Б) Сладкий вкус.
- В) Фотон с длиной волны 600 нм.
- Г) Красный цвет.
- Д) Низкий звук.

7. К мономодальным рецепторам относятся:

- а) хеморецепторы каротидной зоны;
- б) терморецепторы;
- в) механорецепторы;
- г) слуховые рецепторы;
- д) проприорецепторы.

8. Изменение мембранного потенциала вторичной рецепторной клетки, возникающее под воздействием раздражителя, называется ...

- а) рецепторным потенциалом;
- б) генераторным потенциалом;
- в) потенциалом действия;
- г) возбуждающим постсинаптическим потенциалом.

9. Рецепторный потенциал обладает всеми свойствами местных потенциалов, а именно:

- а) распространяется с затуханием;
- б) не зависит от силы раздражителя;
- в) зависит от силы раздражителя;
- г) способен к суммации;
- д) не способен к суммации.

10. Способность рецепторов различать (дифференцировать) сигналы характеризуют такие показатели, как:

- а) минимальный порог возбуждения;
- б) максимальный порог возбуждения;
- в) порог интенсивности;
- г) пространственные пороги;
- д) временные пороги.

11. Адаптационные процессы на рецепторном уровне анализатора, способствующие повышению возбудимости рецепторных клеток:

- а) активация рецепторных молекул (например, молекул родопсина в темноте);
- б) биосинтез сенсорных молекул;
- в) повышение температуры в области рецептора;
- г) инактивация Na^+ -каналов в зоне перехода рецепторного потенциала в ПД;
- д) повышение концентрации ионов Ca^{2+} в рецепторе, что активирует K^+ -каналы.

12. Способность рецепторов к сенситизации – повышению чувствительности – может наблюдаться при всех следующих условиях, кроме:

- а) при возбуждении симпатической системы;
- б) при выбросе катехоламинов надпочечниками;
- в) в условиях действия слабых раздражителей;
- г) при возбуждении парасимпатической нервной системы.

13. Спонтанная активность, т.е. способность возбуждаться без действия раздражителя, присуща всем следующим типам рецепторов, кроме:

- А) проприорецепторы;
- Б) терморецепторы;
- В) хеморецепторы;
- Г) болевые рецепторы (ноцицепторы).

14. Особенности проведения афферентных возбуждений (информации) в сенсорных системах:

А) Многоканальность проведения возбуждения как отражение принципа избыточности и надежности.

Б) Многоуровневость проведения возбуждения, способствующая перекодированию, анализу и синтезу информации.

В) Наличие конвергирующих «сенсорных воронок», обеспечивающих анализ различных свойств раздражителей.

Г) наличие дивергирующих «сенсорных воронок», уменьшающих поступление избыточной информации.

Д) Наличие как специфических, так и неспецифических путей проведения возбуждения.

15. Функциональными особенностями неспецифического (экстралемниского) пути проведения возбуждения в сенсорных системах являются:

А) Медленное проведение возбуждения (тонкие нервные волокна, много синаптических переключений).

Б) Хорошо выраженные связи с центрами вегетативной регуляции и с подкорковыми двигательными центрами.

В) Моноmodalность нейронов.

Г) Большие рецептивные поля сенсорных нейронов.

Д) Быстрая передача возбуждения (толстые миелиновые нервные волокна).

16. Высокодифференцированные моноmodalные нейроны, формирующие нейронные колонки в IV слое КБП и участвующие в формировании ощущений (сенсорных образов), осознанном и подсознательном восприятии действия раздражителей, входят в состав вторичной проекционной зоны коркового отдела анализатора.

А) Да.

Б) Нет.

17. Функции фоторецепторов – палочек сетчатки глаза:

А) Имея высокую чувствительность к свету, приспособлены для ночного зрения.

Б) Обеспечивают периферическое зрение.

В) Осуществляют цветовосприятие.

Г) Воспринимают подвижные объекты.

Д) Обеспечивают центральное зрение и остроту зрения.

18. Фотохимические и электрические процессы, происходящие в фоторецепторах при раздражении:

А) В темноте фоторецепторы деполяризованы.

Б) Низкая величина МПП фоторецепторов в темноте обусловлена током ионов Na^+ .

В) На свету фоторецепторы гиперполяризованы.

Г) Поглощение квантов света зрительным пигментом приводит к инактивации Na^+ -каналов.

Д) На свету фоторецепторы деполяризованы.

19. Рефлекс зрачка, регулирующий световой поток на сетчатку при увеличении освещенности: рецепторы сетчатки → зрительный тракт → парасимпатические ядра III ЧМН → цилиарный ганглий → сфинктер радужки → сужение зрачка.

А) Да.

Б) Нет.

20. Нарушение рефракции глаза, при котором световые лучи сходятся перед сетчаткой в стекловидном теле (т.е. фокусировка предметов происходит перед сетчаткой) – это миопия или близорукость. Наиболее распространённая

причина миопии – увеличенное в длину глазное яблоко, вследствие чего сетчатка располагается за фокальной плоскостью; такое нарушение зрения можно скорректировать выпуклыми линзами.

А) Да.

Б) Нет.

21. Последовательности нейронов, составляющих зрительный анализатор:

А) Фоторецепторы – ганглиозные клетки сетчатки – биполярные клетки сетчатки – зрительный нерв – нейроны латерального колленчатого тела – нейроны первичной зрительной коры головного мозга.

Б) Фоторецепторы – биполярные клетки сетчатки – ганглиозные клетки сетчатки – зрительный нерв – нейроны латерального колленчатого тела – нейроны первичной зрительной коры головного мозга.

В) Фоторецепторы – биполярные клетки сетчатки – ганглиозные клетки сетчатки – зрительный нерв – нейроны верхнего двухолмия – нейроны глазодвигательных центров ствола мозга (ядра III, IV и VI ЧМН) – хрусталик глаза.

Г) Фоторецепторы – биполярные клетки сетчатки – ганглиозные клетки сетчатки – зрительный нерв – нейроны верхнего двухолмия – нейроны подушки таламуса – нейроны ассоциативной коры головного мозга.

Д) Фоторецепторы – биполярные клетки сетчатки – ганглиозные клетки сетчатки – зрительный нерв – нейроны супрахиазматического ядра гипоталамуса.

22. Механизмы адаптации зрительного анализатора:

А) Зрачковый рефлекс.

Б) Рефлекс аккомодации хрусталика глаза.

В) Фосфорилирование родопсина опсинкиназой (темновая фотохимическая адаптация).

Г) Ингибирование опсинкиназы белком орестинном (световая фотохимическая адаптация).

Д) Изменение размеров центра и периферии рецепторных полей ганглиозных клеток сетчатки.

23. Защитные зрительные рефлексы (мигательный, роговичный и слезоотделительный) запускаются преимущественно с рецепторов конъюнктивы и роговицы глаза, однако при сильных раздражителях эти рефлексы могут запускаться со зрительных и слуховых рецепторов.

А) Да.

Б) Нет.

24. Возникновение рецепторного потенциала в слуховом анализаторе связано со сгибанием стереоцилий кортиева органа, при этом открываются K^+ -каналы и мембрана рецепторной клетки деполяризуется.

А) Да.

Б) Нет.

25. Резонансная теория звуковосприятия Г. Гельмгольца (1863) предполагала, что короткие волокна основной мембраны кортиева органа (расположен-

ные ближе к овальному окну улитки) резонируют в ответ на низкочастотные тоны, а длинные волокна (расположенные ближе к геликотреме) резонируют в ответ на высокочастотные тоны.

А) Да.

Б) Нет.

26. Проводниковый отдел слухового анализатора содержит несколько уровней переключения информации, в том числе:

а) кохлеарные ядра;

б) нижнее двухолмие;

в) верхнее двухолмие;

г) медиальные коленчатые тела;

д) латеральные коленчатые тела.

27. Вестибулярный анализатор оценивает положение и перемещение головы в пространстве. Однако более древней функцией этого анализатора является контроль за интоксикацией организма, т.к. чувствительность вестибулярных рецепторов к токсинам на 3–5 порядков выше, чем нейронов.

А) Да.

Б) Нет.

28. Основной функцией ампулярного аппарата, как одного из элементов периферического отдела вестибулярного анализатора, является восприятие информации о вращении головы и тела. Адекватным раздражителем для ампулярного аппарата является ...

а) угловое ускорение;

б) сила земного притяжения («ускорение силы тяжести»);

в) линейное ускорение;

г) центробежная сила и вибрация.

29. С участием вестибулярного анализатора осуществляются такие рефлексy, как перераспределение тонуса мышц с целью сохранения равновесия, движение глаз с целью сохранения изображения на сетчатке при изменении положения тела в пространстве, болезнь движения (активация дыхания, моторики желудка, потоотделение, диурез и др.).

А) Да.

Б) Нет.

30. Тактильный анализатор обеспечивает восприятие и анализ информации с рецепторов кожи, видимых слизистых оболочек с последующим формированием таких ощущений, как:

а) прикосновение;

б) давление;

в) вибрация;

г) боль;

д) термочувствительность.

31. Механорецепторы тактильного анализатора, расположенные в глубоких слоях кожи, в сухожилиях и связках, являющиеся очень быстро адаптирующимися датчиками ускорения – это ...

- а) диски Меркеля;
- б) тельца Мейсснера;
- в) тельца Пачини;
- г) ноцицепторы.

32. Центральный (корковый) отдел тактильного анализатора расположен в ...

- а) теменной области КБП;
- б) лобной области КБП;
- в) височной области КБП;
- г) затылочной области КБП.

33. Сенситизация болевых рецепторов возможна в случае снижения порога раздражения при многократной или длительной стимуляции, а также из-за способности отвечать на субпороговые стимулы и возбуждаться при воздействии раздражителей других модальностей.

- А) Да.
- Б) Нет.

34. Кортикальный отдел болевой анализатора включает все зоны, кроме:

- а) первичная зона (постцентральная извилина), где возникает ощущение боли;
- б) таламотеменная ассоциативная зона, где происходит восприятие боли;
- в) таламолобная ассоциативная зона, формирует когнитивный аспект (оценка) боли и формирование целенаправленного болевого поведения;
- г) первичная зона (предцентральная извилина), где возникает ощущение боли.

35. В состав противоболевой системы организма входит эндогенная опиатная система: опиатные рецепторы мозга и их лиганды (энкефалины, эндорфины, динорфины), которые являются медиаторами и (или) модуляторами синаптической передачи.

- А) Да.
- Б) Нет.

36. Физиологические основы обезболивания и наркоза:

- А) Блокада образования «медиаторов» боли (например, блокаторы синтеза простагландинов, антигистаминные препараты).
- Б) Проводниковая анестезия – местные анестетики (например, новокаин) вызывают активацию Na^+ -каналов и блокируют проведение ПД.
- В) Агонисты опиатных рецепторов (например, морфина).
- Г) Общее обезболивание (наркоз) – наркотические средства подавляют формирование ВПСП в большей степени, чем ТПСП.
- Д) Электроаналгезия – импульсные токи, вызывающие катодическую депрессию.

37. В формировании вкусовых ощущений участвуют:
- а) вкусовая чувствительность;
 - б) тактильная чувствительность;
 - в) температурная чувствительность;
 - г) обонятельная чувствительность;
 - д) вестибулярная чувствительность.
38. Отдельный вкусовой рецептор на действие одних раздражителей (например, соли) отвечает деполяризацией мембраны, а на действие других веществ (например, сладких или горьких) – гиперполяризацией мембраны.
- А) Да.
 - Б) Нет.
39. Воспринимаемое вкусовое качество (модальность) раздражителя зависит от его концентрации (например, поваренная соль низкой концентрации воспринимается сладкой).
- А) Да.
 - Б) Нет.
40. Функции обонятельной сенсорной системы:
- А) Оценка качества внешней среды (например, воздуха).
 - Б) Регуляция пищеварения.
 - В) Коммуникация.
 - Г) Формирование эмоций.
 - Д) Регуляция дыхания.
41. Обонятельные ощущения формируются ...
- а) в парагиппокампальной извилине и крючке;
 - б) в лобноорбитальной коре;
 - в) в лимбической коре;
 - г) в ретикулярной формации.
42. Основными зонами скопления интерорецепторов являются:
- а) каротидные и аортальные тельца (механо- и хеморецепторы);
 - б) хеморецепторная зона продолговатого мозга;
 - в) гипоталамус (хемо-, осмо- и терморецепторы);
 - г) кожа (терморецепторы);
 - д) интерстиций (осморецепторы).
43. Кортикальный отдел интероцептивного анализатора, формирующий ощущение внутреннего комфорта или дискомфорта, представлен сенсорной корой (постцентральная извилина) и лимбической системой (миндалины и гипоталамус), имеющей двусторонние связи с внутренними органами и лобной корой головного мозга.
- А) Да.
 - Б) Нет.
44. Установлено, что порядка 80% людей старше 60 лет обладают сниженной вкусовой чувствительностью; наиболее сильно снижается чувствительность

к сладкому и соленому, что может способствовать развитию диабета и гипертонии. Причинами снижения восприятия вкуса в старости являются все нижеперечисленные, кроме:

А) Частичное разрушение вкусовых рецепторов языка.

Б) Уменьшение слюноотделения.

В) Увеличение слюноотделения.

Г) Ухудшение переработки афферентной информации из-за снижения числа нейронов.

45. Соматосенсорная система позвоночных животных включает следующие виды рецепторов:

А) Болевые рецепторы.

Б) Терморецепторы.

В) Механорецепторы.

Г) Хеморецепторы.

Д) Электрорецепторы.

2.2. МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ К ВНЕАУДИТОРНОЙ РАБОТЕ ПО ДИСЦИПЛИНЕ «ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»

2.2.1. Планы-конспекты лекций по темам, выделенным на самостоятельное изучение

Тема: Физиология сердечно-сосудистой системы. Основы гемодинамики

Изучаемые вопросы:

1. Основные показатели гемодинамики.
2. Эфферентная иннервация сосудов.
3. Эндокринно-гуморальная регуляция тонуса сосудов.
4. Сосудодвигательный центр: прессорный и депрессорный отделы. Рефлекторные изменения сосудистого тонуса.
5. Реакции сердечно-сосудистой системы на изменения окружающей температуры, положения тела, на ускорения и физическую работу.

1 вопрос. Основные показатели гемодинамики

По законам гидродинамики скорость течения жидкости в сосуде зависит от давления, которое испытывает эта жидкость и от сопротивления, которое она встречает по пути своего продвижения. Сопротивление току крови зависит от вязкости крови, которая обуславливает внутреннее трение в сосудах. Благодаря сопротивлению кровь задерживается в крупных сосудах, вызывая растяжение их стенок после систолы. Во время диастолы стенки сосудов спадаются и передвигают кровь по сосудам. В кровеносной системе сопротивление току крови больше там, где длиннее сосуд и меньше его диаметр. Чем дальше от

сердца уходит кровь, тем больше энергии расходуется на преодоление сопротивления. Поэтому давление в начале кровеносной системы и в ее конце значительно меняется.

Таким образом, разность давления в сосудистой системе служит главной причиной движения крови. Уровень давления в сосудах определяется рядом факторов:

- количеством крови, поступающей в сосудистую систему и скоростью ее оттока на периферию;
- емкостью сосудистой системы;
- сопротивлением стенок сосудов;
- вязкостью крови;
- соотношением систолы и диастолы и частотой сердечных сокращений.

Артериальное давление. В ходе сердечного цикла давление крови на сосуды меняется. В фазу систолы давление артериальной крови на сосуды повышается, фиксируется **систолическое** или максимальное давление (**АД_{max}**), которое будет тем выше, чем (1) больше окажется систолический объем крови (количество крови, выбрасываемой желудочками за одно сокращение), (2) меньше емкость кровеносной системы, короче время изгнания и больше сопротивление сосудов. В диастоле артериальное давление падает, его называют **диастолическим**, или минимальным (**АД_{min}**).

Разность между систолическим и диастолическим давлением называют **пульсовым давлением (ПД)**, в среднем ПД составляет 40–60 мм. рт. ст. Произведение величины пульсового давления на частоту пульса характеризует **коэффициент кровоснабжения** ($K_{кр} = ПД \times ЧСС$), например, $K_{кр} = 50 \times 72 = 3600$. Данные показатели используются для характеристики реакций сосудистой системы на различные нагрузки, например, в норме в ответ на физическую нагрузку ПД должно увеличиваться, отражая увеличение систолического объема крови.

Точность измерения давления с помощью манометра зависит не только от исследователя, но и от соотношения размеров манжеты и плеча исследуемого. Если манжета узкая – показания будут завышенными, если широкая – заниженными. Обычно используется манжета шириной 12 см. Разработаны приблизительные поправки на длину окружности руки при использовании стандартной манжеты (табл. 1).

Таблица 1

**Поправки на длину окружности руки
при использовании стандартной манжеты**

Окружность плеча, см	Поправка к показателю систолического давления
15–18	Занижено; добавить 15 мм рт. ст.
27–30	Поправка не требуется
35–38	Завышено; вычесть 10 мм рт. ст.
42–45	Завышено; вычесть 20 мм рт. ст.

Постоянство давления крови устанавливается в организме постепенно. Каждая группа сосудов отличается своими значениями давления. Так, в аорте АД_{тах} составляет 170–180 мм рт. ст., в артериях – 110–120 мм рт. ст., в капиллярах – 15–20 мм рт. ст. Диастолическое давление (АД_{min}) для артерии в норме составляет – 60–70 мм рт. ст. Психическое состояние человека отражается на показателях давления, например, у эмоциональных людей АД выше, чем у спокойных. После физической работы АД_{тах} в норме увеличивается, АД_{min} не изменяется или снижается, отражая тонус периферических сосудов. Повышение показателей АД_{min} после нагрузки расценивается как неблагоприятная реакция и указывает на сохранение напряжения процесса приспособления к физическим нагрузкам.

Венозное давление. Емкость венозной системы в 10 раз выше артериальной емкости, поэтому давление здесь значительно ниже и составляет в крупных венах – 10–15 мм. рт. ст., в венах, лежащих вне грудной полости – 5–9 мм. рт. ст. Уровень венозного давления зависит от напряжения скелетных мышц, т.к. во время ходьбы вены нижних конечностей то сдавливаются, то растягиваются, что ведет к ускоренному венозному кровотоку и понижает венозное давление. Застой крови, особенно в ногах, ведет к повышению венозного давления.

Кроме того, кровяное давление изменяется в зависимости от дыхательного акта. Во время вдоха грудная клетка расширяется, давление в плевральной полости падает, одновременно падает давление в венах и кровь «присасывается» в правое предсердие. При выдохе внутригрудное давление повышается и венозное давление увеличивается.

Следующей характеристикой является величина общего кровотока в организме. Количество крови (Q), проходящей в единицу времени через всю кровеносную систему описывается как **объемная скорость кровотока**, которая зависит от разности давления в артериальном (P_a) и венозном (P_v) отделах кровеносной системы и от сопротивления (R) току крови:

$$Q = \frac{P_a - P_v}{R} \text{ – это отношение отражает основной гидродинамический закон.}$$

Различают общую объемную скорость кровотока и местную, относящуюся к отдельному органу. Оба значения непостоянны и зависят от функционального состояния организма (табл. 2).

Таблица 2

Объемная скорость кровотока

Показатели кровообращения	Объемная скорость кровотока	
	в покое	при физической работе
Общая объемная скорость кровотока	5800 мл/мин	17500 мл/мин
Местная скорость кровотока:		
▪ в сердце	250	750
▪ в коже	700	1900
▪ в скелетных мышцах	1200	12500
▪ в почках	1100	600
▪ в органах брюшной полости	1400	600

Через аорту, легочные артерии, полые вены или капилляры за одну минуту протекает одинаковый объем крови. Поэтому к сердцу всегда возвращается такое же количество крови, какое было им выброшено в сосуды во время систолы.

Кровоток описывается также **линейной скоростью**, т.е. скоростью движения частиц крови вдоль сосуда, выражаемой в см/сек. Линейную скорость можно охарактеризовать как путь, пройденный кровью в единицу времени. Данная величина зависит от просвета сосуда: чем шире суммарный просвет сосудов, тем медленнее течет кровь и наоборот (рис. 1). Так, просвет аорты – 8 см², а суммарный просвет капилляров приблизительно в 1000 раз больше, следовательно, линейная скорость кровотока в аорте в 1000 раз выше, чем в капиллярах и составляет соответственно 150 мм/сек. Замедление скорости тока крови в капиллярах обусловлено их функциональным назначением – участием в процессах метаболизма.

Артериальный пульс. Ритмические колебания артериальной стенки называются пульсом, что обусловлено систематическим повышением давления в артерии. **Пульсовая волна** возникает в аорте в момент изгнания крови из желудочка, когда давление в аорте повышается и стенка ее растягивается. Кровь из аорты не может течь назад в сердце, т.к. полулунные клапаны уже закрыты. Сокращение стенки аорты вызывает растяжение следующего участка артериального сосуда, который, в свою очередь, сжимается, растягивая следующий участок и т.д. Поочередное растяжение и сжатие артериальной стенки осуществляется со скоростью от 7 до 8 м/с и представляет собой пульсовую волну.

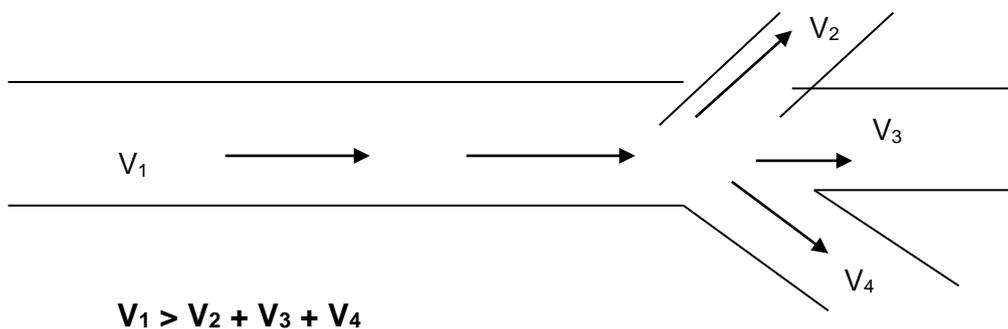


Рис. 1. Линейная скорость кровотока.

Функциональное состояние артериальных стенок определяется их жесткостью. Чем больше жесткость стенок, тем относительно меньше их растяжимость. С возрастом скорость движения пульсовой волны по артериям и, особенно, по аорте увеличивается. Это объясняется повышением жесткости стенок артериальных сосудов.

2 вопрос. Эфферентная иннервация сосудов

Количество крови, поступающей к тому или иному органу, соответствует потребности этого органа в кислороде и питательных веществах. Система регуляции функционального состояния сосудов изменяет кровоснабжение каждой ткани в соответствии с ее нуждами. Поступление крови в ту или иную часть тела регулируют гладкие мышечные волокна, находящиеся в стенках артерий; сокращаясь, они могут уменьшать внутренний диаметр сосуда в 3–5 раз по сравнению с его величиной в полностью расслабленном состоянии. На физиологическое состояние гладкой мускулатуры артерий оказывают влияние вазоконстрикторы.

Сосудосуживающие нервы – вазоконстрикторы относятся к симпатической нервной системе. Если у кролика на шее с одной стороны перерезать симпатический нерв, то ухо на этой стороне делается краснее и теплее другого, и на просвет видно, что сосуды его расширены. Это явление обусловлено тем, что по симпатическому нерву к кровеносным сосудам поступают импульсы, которые поддерживают их стенки в состоянии тонуса, т.е. напряжения. Когда целостность симпатического нерва нарушается, то поток импульсов прекращается и сосуды расширяются. Доказательством этому служит и тот факт, что возбуждение симпатического нерва вызывает сужение сосудов уха.

Существование сосудорасширяющих нервов – вопрос спорный. Отсутствуют доказательства наличия в блуждающих нервах сосудорасширяющих волокон для органов брюшной полости. Сосудодвигательные эффекты связаны либо с возбуждением, либо с торможением констрикторных волокон симпатических нервов. Согласно гипотезе И.О. Орбели, в задних рогах спинного мозга лежат нервные клетки, отростки которых идут антидромно, т.е. противостоительно. Эти нервные отростки доходят до сосудов и расширяют их. Раздражение задних корешков вызывает расширение сосудов.

В соответствии с гипотезой «аксон – рефлекс» существует специальный сосудорасширяющий рефлекс, но не настоящий, а парадокс-рефлекс, который осуществляется в пределах одного аксона, не затрагивая нервных центров (рис. 2).

3 вопрос. Эндокринно-гуморальная регуляция тонуса сосудов

Некоторые химические вещества, например, гормоны и медиаторы, действуя непосредственно на стенки сосудов, могут вызвать их сужение и расширение. Сосудосуживающий эффект оказывают гормоны надпочечников – норадреналин и адреналин, а также гормон задней доли гипофиза – вазопрессин. **Адреналин и норадреналин** суживают артерии и артериолы органов брюшной полости, кожи и легких. Увеличение концентрации этих гормонов ведет к резкому повышению давления. **Вазопрессин** суживает только артериолы и капилляры.

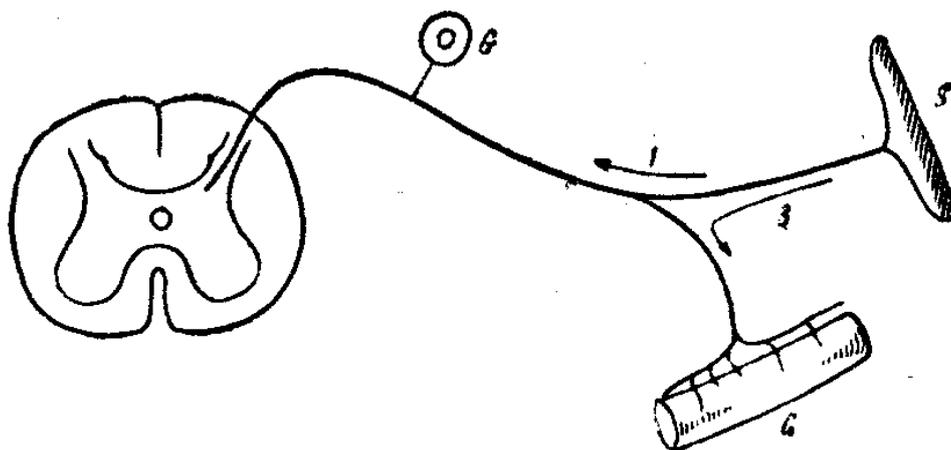


Рис. 2. Схема «аксон-рефлекса»: раздражение от рецепторов кожи идет как в ЦНС, так и переходит с чувствительного волокна на капилляр, вызывая его сокращение [рис. с сайта <https://refdb.ru/look/2751110-pall.html>]

Значительный сосудосуживающий эффект вызывает образующееся в почках вещество – **ренин**, выделение которого увеличивается при недостаточном кровоснабжении почек и при снижении артериального давления. Ренин активизирует находящееся в плазме вещество – гипертензиноген, превращаясь в гипертензин, оно вызывает сужение сосудов и повышение артериального давления.

К сосудосуживающим веществам относится также **серотонин**, который образуется в слизистой оболочке кишечника, в мозгу, при распаде кровяных пластинок и суживает сосуды при кровотечениях.

К сосудорасширяющим веществам относятся: ацетилхолин, гистамин, кислые продукты обмена веществ (аденозинтрифосфорная, молочная, угольная кислоты), медуллин (образуется в мозговом слое почек), простогландины (образуются в секрете предстательной железы), брадикинин (образуется в слюнных и поджелудочной железах, в легких и коже). **Ацетилхолин** – образуется в окончаниях парасимпатических нервных волокон и расширяет мелкие артерии; быстро разрушается в крови, поэтому оказывает лишь местный эффект. **Гистамин** образуется в стенках желудка и кишечника, в коже, в скелетных мышцах (при их работе), расширяет артериолы и увеличивает кровенаполнение капилляров, действуя главным образом на сосуды брюшной полости. Накопление в крови углекислоты и уменьшение содержания кислорода увеличивает тонус сосудодвигательного центра и рефлекторно повышает артериальное давление.

4 вопрос. Сосудодвигательный центр: прессорный и депрессорный отделы. Рефлекторные изменения сосудистого тонуса

В продолговатом мозгу расположены главные сосудодвигательные центры (Овсянников, 1871 г.). В этих центрах имеются **сосудосуживающие (прессорные)** и **сосудорасширяющие (депрессорные) отделы**, при их возбуждении сосуды суживаются, при торможении – расширяются. Депрессорный отдел

сосудодвигательного центра способствует расширению сосудов путем торможения сосудосуживающих центров.

Значение продолговатого мозга в регуляции тонуса сосудов доказано опытами с перерезкой мозга. При нарушении связи продолговатого мозга со спинным мозгом можно наблюдать расширение сосудов и понижение кровяного давления. Однако спустя некоторое время давление вновь несколько повышается, что обусловлено импульсацией из сосудодвигательных центров спинного мозга, которые в нормальных условиях подчинены центрам продолговатого мозга.

Кроме сосудодвигательных центров продолговатого и спинного мозга в регуляции просвета сосудов участвуют центры промежуточного мозга (гипоталамус) и больших полушарий. Так, раздражение некоторых ядер гипоталамуса сопровождается сужением сосудов и повышением кровяного давления.

Участие коры больших полушарий в управлении сосудистым тонусом подтверждается наличием сосудодвигательных (вазомоторных) путей, соединяющих этот отдел мозга с гипоталамусом, стволовой частью мозга и спинным мозгом. Раздражения некоторых отделов больших полушарий вызывают изменения в состоянии сосудов. Особенно ярко регулирующее воздействие коры проявляется при выработке сосудистых условных реакций, являющихся компонентами сложных безусловных рефлексов (ориентировочных, пищевых, половых и др.). Условно-рефлекторное изменение сосудистого тонуса наблюдается и в тех случаях, когда условные раздражители подкрепляются безусловными рефлексам, имеющими свое «представительство» в коре больших полушарий.

На сосудистые реакции у человека оказывают влияние различные эмоции, что проявляется в изменении окраски кожи и повышении кровяного давления.

**5 вопрос. Реакции сердечно-сосудистой системы
на изменения окружающей температуры, положения тела,
на ускорения и физическую работу (см. табл. 3).**

Таблица 3

**Условия и факторы, оказывающие влияние
на деятельность сердечно-сосудистой системы**

Условия и факторы, оказывающие влияние на деятельность сердечно-сосудистой системы	Изменение показателей сердечно-сосудистой системы
Динамические физические нагрузки	Вызывают увеличение притока крови к сердцу вследствие вытеснения ее из вен конечностей сокращающимися мышцами и из вен брюшной полости благодаря повышению давления в ней. Увеличение венозного притока приводит к значительному возрастанию сердечного выброса. Важным фактором, поддерживающим увеличенный сердечный выброс, является значительное расширение сосудов работающих мышц и ускорение кровотока, что поддерживает венозный приток к сердцу на высоком уровне

Условия и факторы, оказывающие влияние на деятельность сердечно-сосудистой системы	Изменение показателей сердечно-сосудистой системы
Многолетняя тренировка аэробной выносливости	Снижение ЧСС в покое, более высокие показатели систолического объема (в результате увеличения объемов полостей сердца и сократительной способности миокарда желудочков), существенно большие величины МОК
Стенические отрицательные эмоции (ярость, гнев, негодование)	Вызывают мобилизацию энергетических ресурсов и выброс в кровь адреналина, как следствие, приводят к учащению и усилению сердечных сокращений. Эти приспособительные реакции сердца полезны лишь при условии разрядки стенических эмоций путем интенсивной мышечной деятельности. Сдерживание физической активности во время стенических эмоций приводит к неиспользованию мобилизованного огромного энергетического потенциала, что может оказать неблагоприятное влияние на сердце
Астенические эмоции (страх, тоска)	Вызывают подавление энергетических ресурсов и угнетение деятельности сердца, снижение кровоснабжения. Застойные астенические длительные эмоции оказывают неблагоприятное воздействие на сердце
Повышение температуры окружающей среды	Расширение сосудов кожи и увеличение теплоотдачи, что сопровождается увеличением минутного объема сердца. Нагрузка на сердце при этом дополнительно возрастает из-за повышения вязкости крови в результате потерь воды при усиленном потоотделении; отрицательное влияние на сердце оказывает и возникающая потеря организмом солей
Высокие широты (условия холода и гипоксии)	Увеличение частоты сердечных сокращений, повышение систолического, диастолического давления, увеличение периферического сосудистого сопротивления и линейной скорости кровотока (характерно для первых 2–2,5 лет проживания). При хроническом воздействии экстремальных факторов Крайнего Севера устанавливаются брадикардия, сниженный систолический и минутный объемы кровообращения, повышается АД и периферическое сосудистое сопротивление
Условия высокогорья	Отмечается тахикардия, связанная с возбуждением симпатической нервной системы. В первые дни пребывания в условиях высокогорья увеличивается МОК (за счет увеличения темпа сердечных сокращений и систолического выброса крови). Увеличивается объем циркулирующей крови. Несколько повышается уровень артериального давления. Увеличивается линейная скорость кровотока в сосудах. Сужение артериол легких, повышение давления в малом круге кровообращения (легочная гипертензия)
Интенсивный производственный или бытовой шум	Влияние связано с воздействием шума на психо-эмоциональную сферу. Нервное напряжение, создаваемое шумом, способствует повышению сосудистого тонуса и АД, что увеличивает нагрузку на сердце. Кроме того, при шуме могут возникать неврогенные нарушения сердечного ритма

Тема: Физиология выделительных процессов

Изучаемые вопросы:

1. Конечные продукты обмена веществ. Пути выделения продуктов обмена веществ.
2. Нефрон и его функции.
3. Процесс мочеобразования и мочевыделения. Клубочковая фильтрация и реабсорбция в почечных канальцах.
4. Процессы секреции в эпителии почечных канальцев. Роль почек в обмене воды, регуляции осмотического давления, поддержании активной реакции крови и её ионного состава.
5. Регуляция мочеобразования и мочевыделения. Влияние гормонов на процесс мочеобразования.

1 вопрос. Конечные продукты обмена веществ. Пути выделения продуктов обмена веществ

Выведение из организма конечных продуктов обмена и чужеродных веществ составляет сущность выделительных процессов. Помимо конечных продуктов обмена веществ из организма выводятся в небольших количествах недоокисленные промежуточные продукты, соли тяжелых металлов, электролиты, лекарственные вещества. Выделительные процессы являются неотъемлемой частью обмена веществ и энергии и направлены на поддержание постоянства внутренней среды организма. **Выделительная функция** осуществляется легкими, кожей, желудочно-кишечным трактом, почками и другими органами.

Одной из важных гомеостатических констант организма является постоянство объема и ионного состава жидкости клеточных и межклеточных пространств. Поддержание **водно-солевого равновесия** происходит за счет нейроэндокринной регуляции. Вода с растворенными минеральными солями выделяется из организма в составе пота, кала, мочи, а также путем кожной перспирации и дыхания. Всего за сутки человек выделяет 2–3 л воды. Отмечается, что в норме из организма выделяется столько солей, сколько их поступает за это же время с пищей. На интенсивность выведения воды и солей кожей, а также на величину конденсата легочных путей влияют: температура и влажность окружающей среды, барометрическое давление, физическая нагрузка, эмоциональное состояние. Почки – главный эффектор осморегулирующей системы, участвующий в поддержании постоянства соотношения между натрием и водой в неклеточной жидкости.

Конечные продукты белкового обмена – мочевины и аммиак выделяются из организма в составе пота, кала и мочи. Почками в виде мочевины выделяется 90% азотистых веществ. Интенсивность выделения мочевины зависит от белкового состава пищевого рациона, функционального состояния печени, характера обменных процессов, происходящих в тканях. Например, при длительном ограничении двигательной активности (гипокинезии) процессы катабо-

лизма преобладают над анаболизмом, что ведет к увеличению содержания мочевины в моче.

При окислении белков, жиров и углеводов в организме образуется двуокись углерода, основная часть которой выделяется легкими. Во время физической нагрузки образование и выделение двуокиси углерода увеличивается и удаление ее из организма является одним из механизмов поддержания постоянства рН, т.е. регуляции кислотно-щелочного равновесия.

Наряду с продуктами, образующимися в результате обмена веществ, из организма удаляются поступившие в него ксенобиотики – лекарственные вещества, некоторые яды и соли тяжелых металлов. После частичной или полной метаболической трансформации в организме ксенобиотики удаляются путем экскреции их желчной системой, кишечником, легкими, потовыми и сальными железами, почками.

Как уже упоминалось выше, **почки** (рис. 3) участвуют в регуляции объема жидкостей внутренней среды, концентрации в них отдельных ионов, суммарной концентрации осмотически активных веществ, рН крови. Почки обеспечивают экскрецию конечных продуктов азотистого обмена, чужеродных веществ, избытка органических и неорганических веществ. Большое значение для организма имеет выработка в почке физиологически активных веществ (ренина, активной формы витамина Д₃, эритропоэтина) и ее метаболическая функция, связанная с регуляцией обмена углеводов, белков и липидов в организме.

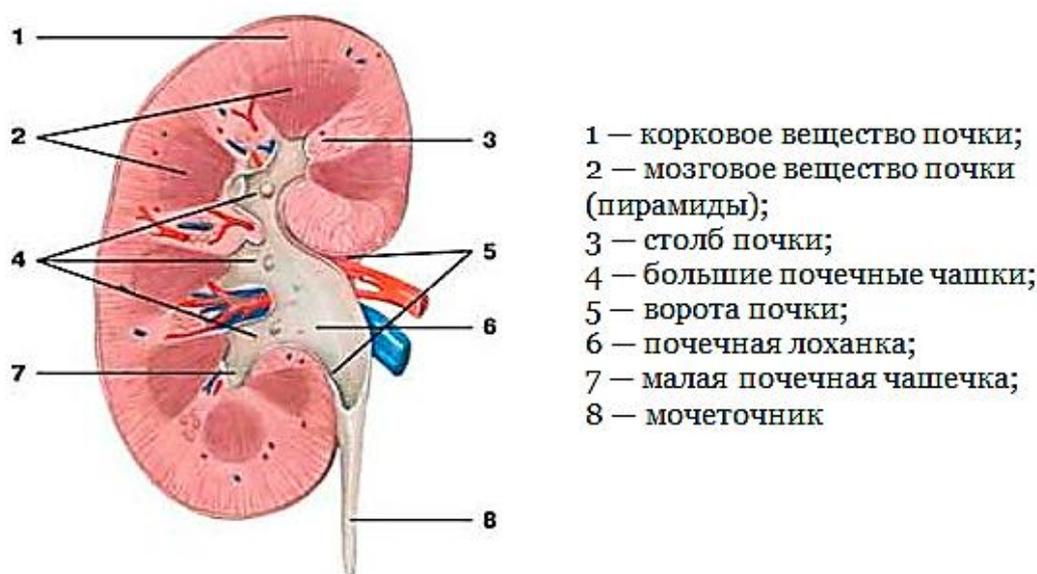


Рис. 3. Структура почки млекопитающих: почка млекопитающих структурно состоит из двух слоев: внешнего, коркового и лежащего под ним мозгового слоя [рис. с сайта <http://oncology.porped.ru>]

Таким образом, почки играют важнейшую роль в поддержании постоянства основных физико-химических констант крови, регуляции ее объема, артериального давления, состава ее органических компонентов. Выполнение почкой этих

разнообразных функций обеспечивают четыре процесса, лежащие в основе деятельности почки: 1) ультрафильтрация жидкости в почечных клубочках, 2) реабсорбция (обратное всасывание) в канальцах ценных для организма веществ, 3) секреция (поступление из крови околоканальцевых капилляров в просвет канальца) ряда веществ, подлежащих удалению из организма, и 4) синтез новых веществ, которые либо поступают в кровь, либо удаляются почкой.

2 вопрос. Нефрон и его функции

Функциональной единицей почки является **нефрон**, в почке человека их насчитывается около 1 млн. Каждый нефрон начинается с двустенной капсулы Шумлянско-Боумена, внутри которой находится клубочек капилляров (рис. 4). Внешний париетальный листок капсулы Шумлянско-Боумена переходит в проксимальный сегмент нефрона, состоящий из извитой и прямой части. Отличительной особенностью клеток этого сегмента нефрона являются многочисленные микроворсинки, образующие щеточную каемку. В некоторых нефронах имеется очень короткий, в других, наоборот, длинный тонкий отдел петли Генле, который соединяется с дистальным сегментом. В его состав входят толстая восходящая ветвь петли Генле, дистальный извитой каналец и связующий каналец, который соединен с собирательной трубкой. Функция каждого из перечисленных отделов нефрона различна. В почке человека существует несколько типов нефронов, отличающихся по расположению клубочков: поверхностные, интракортикальные (лежащие внутри коркового слоя) и юкстамедуллярные (их клубочки находятся у границы коры и мозгового вещества).

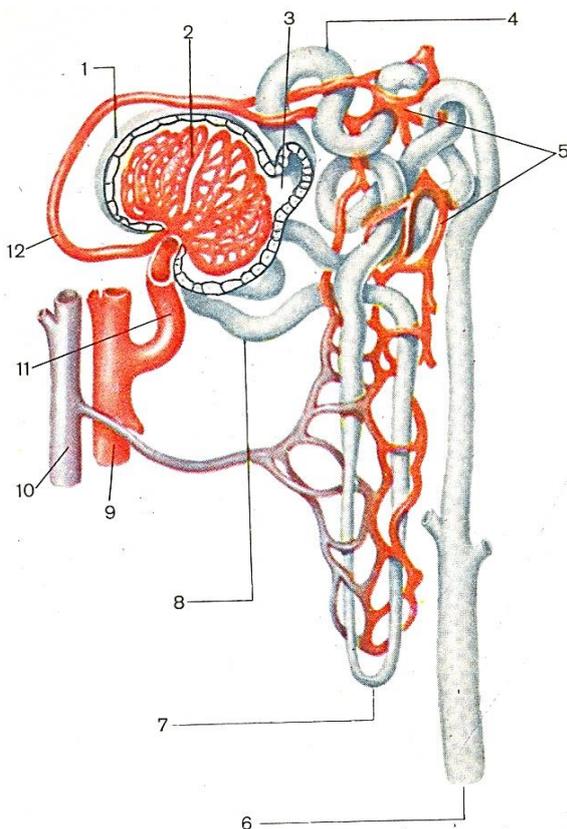


Рис. 4. Строение почечного нефрона:
 1 – двухслойная стенка капсулы нефрона;
 2 – капилляры клубочка;
 3 – капсула Шумлянско-Боумена;
 4 – проксимальный извитой каналец;
 5 – капилляры канальцев;
 6 – собирательная трубка;
 7 – петля Генле;
 8 – дистальный извитой каналец;
 9 – междольковая артерия;
 10 – междольковая вена;
 11 – приносящая артериола;
 12 – выносящая артериола

3 вопрос. Процесс мочеобразования и мочевыделения. Клубочковая фильтрация и реабсорбция в почечных канальцах

Образование мочи в почке начинается с ультрафильтрации плазмы крови в почечных клубочках. Жидкость проходит через весь клубочковый фильтр из просвета кровеносных капилляров в полость капсулы клубочка. Основной силой, обеспечивающей возможность ультрафильтрации в почечных клубочках, является гидростатическое давление крови в сосудах. Эффективное фильтрационное давление, от которого зависит скорость клубочковой фильтрации, определяется разностью между гидростатическим давлением крови в капиллярах клубочка и противодействующими ему факторами – онкотическим давлением белков плазмы крови и гидростатическим давлением жидкости в капсуле клубочка.

В почках человека за 1 сутки образуется около 180 л ультрафильтрата, объем выделяемой мочи составляет от 1 до 1,5 л, остальная жидкость реабсорбируется в почечных канальцах. Основное значение системы, обеспечивающей обратное всасывание веществ в канальцах, состоит в том, чтобы вернуть в кровь все жизненно важные вещества и в необходимых количествах, а экскретировать конечные продукты обмена веществ, токсические и чужеродные соединения и физиологически ценные вещества, если они имеются в избытке.

В проксимальном сегменте нефрона из ультрафильтрата в обычных условиях полностью реабсорбируется глюкоза, аминокислоты, витамины, небольшие количества белка, пептиды, ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , мочевины, вода и многие другие вещества. В последующих отделах нефрона органические вещества не всасываются, в них реабсорбируются только ионы и вода.

4 вопрос. Процессы секреции в эпителии почечных канальцев. Роль почек в обмене воды, регуляции осмотического давления, поддержании активной реакции крови и её ионного состава

Секреция органических и неорганических веществ – один из важных процессов, обеспечивающих процесс мочеобразования. Секреция обеспечивает выделение из крови в просвет канальцев дополнительных количеств некоторых веществ, которые могут фильтроваться и в почечных клубочках. Секреция ускоряет выделение почкой ксенобиотиков, конечных продуктов обмена, ионов. В почке у млекопитающих секретятся органические кислоты, органические основания (холин, гуанидин), неорганические вещества (калий). Местом секреции органических кислот и оснований служат клетки проксимального сегмента нефрона. Секреция калия преимущественно происходит в клетках дистального извитого канальца.

Почки являются основным эффекторным органом системы осморегуляции. Почки обеспечивают выделение избытка воды в виде гипотонической мочи при поступлении избыточной воды в организм или экономят воду и экскретируют

мочу, гипертоническую по отношению к плазме крови, при обезвоживании организма. При избыточном содержании воды в организме концентрация растворенных осмотически активных веществ в крови снижается и ее осмотическое давление падает. Это уменьшает активность центральных **осморецепторов**, расположенных в области супраоптического ядра гипоталамуса, а также периферических осморецепторов, имеющих в печени, почке, селезенке и ряде других органов. Уменьшение активности осморецепторов снижает секрецию антидиуретического гормона (АДГ) нейрогипофизом и приводит к возрастанию выделения воды почкой.

При обезвоживании организма, при введении в сосудистое русло гипертонического раствора хлористого натрия увеличивается концентрация осмотически активных веществ в плазме крови, возбуждаются осморецепторы, стимулируются нейроны супраоптического ядра, усиливается секреция АДГ, возрастает реабсорбция воды в канальцах, уменьшается мочеотделение и выделяется осмотически концентрированная моча.

Помимо информации от осморецепторов и натриорецепторов уровень секреции АДГ зависит от активности **волюморецепторов**, реагирующих на изменение объема внутрисосудистой и внеклеточной жидкости (в первую очередь, рецепторы левого предсердия). При увеличении кровенаполнения левого предсердия активируются волюморецепторы и угнетается секреция АДГ, тем самым усиливается мочеотделение.

Почки играют важную роль в поддержании постоянства концентрации ионов водорода в крови, экскретируя кислые продукты обмена. Активная реакция мочи у человека может очень резко меняться в зависимости от кислотно-основного состояния в организме (рН от 4,5 до 8). Это способствует участию почек в стабилизации рН плазмы крови на уровне 7,36. Механизм подкисления основан на секреции клетками канальцев ионов водорода.

**5 вопрос. Регуляция мочеобразования и мочевыделения.
Влияние гормонов на процесс мочеобразования (см. табл. 4).**

Таблица 4

Нервная и гуморальная регуляция выделительной функции

Регуляция мочеобразования:	
Нервная регуляция деятельности почек	Гуморальная регуляция деятельности почек
Показано, что при участии эфферентных нервных волокон, подходящих к почке, регулируется не только ее гемодинамика и работа юкстагломерулярного аппарата, но и процессы реабсорбции и секреции неэлектролитов (глюкоза) и электролитов (натрий, фосфаты и др.) в канальцах.	В почечных канальцах регулируется уровень реабсорбции магния, хлора, сульфатов и других ионов. <u>Регуляция реабсорбции ионов:</u> <ul style="list-style-type: none"> ▪ вазопрессин, альдостерон – усиление реабсорбции Na⁺; ▪ натрийуретический гормон – уменьшение реабсорбции Na⁺;

Регуляция мочеобразования:	
Нервная регуляция деятельности почек	Гуморальная регуляция деятельности почек
Адренэргические волокна стимулируют транспорт натрия, холинэргические волокна активируют реабсорбцию глюкозы и секрецию органических кислот. Афферентные нервные волокна почки играют существенную роль в качестве информационного звена системы рено-ренальных рефлексов	<ul style="list-style-type: none"> ▪ паратгормон – увеличение реабсорбции Ca^{2+} в почечных канальцах; ▪ тиреокальцитонин – увеличение экскреции Ca^{2+} почкой
Регуляция мочевыделения (нервная регуляция):	
Импульсы от механорецепторов мочевого пузыря поступают по афферентным нервам в крестцовый отдел спинного мозга, где располагается рефлекторный центр мочеиспускания. Центр мочеиспускания находится под контролем вышележащих отделов головного мозга – тормозные влияния исходят из коры ГМ и среднего мозга, возбуждающие – из варолиева моста и заднего гипоталамуса	

Тема: Обмен веществ и энергии: водный и минеральный обмен

Исучаемые вопросы:

1. Роль водного и минерального обмена в обеспечении физико-химического постоянства внутренней среды организма.
2. Макро- и микроэлементы.
3. Водный обмен и его значение. Физиологический механизм жажды.
4. Регуляция водно-солевого обмена.

1 вопрос. Роль водного и минерального обмена в обеспечении физико-химического постоянства внутренней среды организма

Минеральные вещества выполняют многообразные и очень важные функции в организме человека. С ними связано развитие возбудимости, как основного свойства живых систем. Без солей не может быть осуществлено поступление воды и жидкой части пищи в клетки организма. Рост и развитие костей, мышц, нервных элементов зависит от содержания минеральных веществ в этих тканях. Концентрацией ионов (Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^- , H^+ , HCO_3^- и др.) определяется активная реакция крови, нормальная деятельность сердца и нервной системы, уровень щелочно-кислотного баланса, сохранение коллоидных свойств протоплазмы.

При смешанном питании взрослый человек получает в достаточном количестве все минеральные вещества, растущий организм нуждается в дополнительном их поступлении. Чем больше получает ребенок солей, тем их относительно больше задерживается в организме, однако есть возрастные различия: у новорожденных ретенция (задержка) составляет 2,5%; у младших школьников – 4,5%;

у взрослых – 5,0%. Избыточное поступление солей обычно не вызывает в организме минерализации, т.к. период повышенного отложения сменяется периодом вымывания избытка.

2 вопрос. Макро- и микроэлементы

Организм прежде всего нуждается в кислороде, углероде, водороде и азоте (макроэлементы), на долю которых приходится 96% массы тела млекопитающих, остальные 4% составляют 7 микроэлементов: кальций, фосфор, натрий, серу, калий, хлор, магний. **Микроэлементы** необходимы для формирования скелета (Ca^{2+} , PO_4^{3+}) и осмотического давления биологических жидкостей (Na^+). Эти ионы влияют на физико-химическое состояние белков, нормальное функционирование возбудимых структур (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}), мышечное сокращение (Ca^{2+} , Mg^{2+}), аккумуляцию энергии (P^{5+}).

Кальций содержится в организме преимущественно в неактивной форме в костях, а также в активной форме в крови и тканях. Кальций необходим организму для построения скелета, отсюда потребность детей в Ca^{2+} в 2 раза больше, чем у взрослых. Минимальная потребность в кальции не определена, однако если его поступает меньше, чем 0,2 г/сут, создается отрицательный баланс. Поэтому суточная потребность в кальции у взрослых составляет 0,6–0,8 г, а у детей в 2 раза больше. Еще больше кальция требуется в период полового созревания и при беременности. Для нормального усвоения Ca^{2+} необходимо определенное соотношение Ca/P . У детей младшего школьного возраста преобладание фосфора над кальцием составляет 1,3–1,0, у старших школьников соотношение Ca/P равно 1:2, как и у взрослых. Поддержание физиологического уровня ионов Ca^{2+} в крови имеет важное значение для нормальной возбудимости тканей, его снижение ведет к повышению возбудимости нервной и мышечной тканей. Ионы кальция имеют большое значение в процессе свертывания крови.

Фосфор принимает участие в межклеточном обмене почти всех органических веществ. С возрастом потребность в фосфоре несколько повышается. У детей школьного возраста суточная потребность около 2–4 г, у взрослых – 5 г. В присутствии витамина D фосфора откладывается больше. Усваивается фосфор преимущественно в виде натриевых и калиевых солей.

Натрий обеспечивает нормальное развитие костной и нервной тканей. В организм натрий поступает преимущественно в виде поваренной соли в количестве около 4–5 г в сутки. Роль натрия в организме многообразна. Натрий является основным катионом, участвующим в поддержании кислотно-щелочного равновесия и осмотического давления внеклеточных, а также внутриклеточных жидкостей. От выведения или удержания натрия в организме зависит регуляция объема внеклеточной жидкости и плазмы крови, т.к. одна молекула натрия осмотически связывает 400 молекул воды. Натрий играет важнейшую роль в ионном балансе внутренней среды живого организма. Вместе с калием натрий участвует в возникновении нервного импульса, влияет на состояние мышечной и сердечно-сосудистой систем.

Калий участвует в регуляции роста, в поддержании щелочно-кислотного равновесия и относится к основным внутриклеточным катионам и участвует в ряде жизненно важных процессов. Особую роль K^+ играет в качестве потенциалобразующего иона в биологических мембранах. Поддержание мембранного потенциала покоя, т.е. разности потенциалов между клеточным содержимым и окружающей средой, обусловлено способностью клетки активно, с затратой энергии поглощать ионы K^+ из внешней среды в обмен на ионы Na^+ (K^+ / Na^+ насос, функционирующий при помощи K^+ / Na^+ -АТФ-азы), более высокой проницаемостью мембраны по отношению к ионам K^+ , чем к ионам Na^+ . Уже небольшие сдвиги содержания K^+ в клетках и плазме ведут к значительным изменениям мембранного потенциала и потере возбудимости мышечной и нервной ткани. Калий оказывает также влияние на поддержание осмотического давления в клетках. Повышенным потреблением калия клетками сопровождается усвоение белков. Суточная потребность взрослого составляет 2–3 г. В растительных продуктах калий находится в более значительных количествах, чем в мясе. Высоким содержанием калия отличаются абрикосы, персики, апельсины, ананасы, бананы, картофель, капуста, морковь, помидоры, салат, шпинат, редька. Недостаток калия в пище сопровождается дистрофией даже при нормальном потреблении белков.

Организму требуется еще 15 элементов, общее количество которых составляет менее 0,01% массы тела. Это так называемые **ультра-микроэлементы**. Среди них следует выделить железо (составная часть гемоглобина и цитохромов). Обмен железа особенно активен у детей. Для нормального обмена детям 7–9 лет достаточно того железа, которое поступает в организм с пищей. Суточная норма составляет 10–30 мг. Железо усваивается организмом активнее при витамине С. Кобальт является компонентом цианокобаламина. Медь входит в состав цитохромоксидазы, участвует в регуляции деятельности эндокринных желез, особенно гипофиза и щитовидной железы. Цинк – компонент дыхательного фермента карбоангидразы и некоторых пептидаз, его много в поджелудочной железе, половых железах, гипофизе. Самая большая потребность в цинке наблюдается в периоды полового созревания и интенсивного роста. Хром – фактор потенцирующий действие инсулина на проницаемость мембраны для глюкозы. Молибден входит в состав фермента ксантиноксидазы. Марганец важен как активатор некоторых ферментных систем. Кремний регулирует синтез коллагена костной ткани. Фтор участвует в синтезе костных структур и обеспечивает стойкость зубной эмали. Иод входит в состав тиреоидных гормонов.

Также к микроэлементам относят никель, ванадий, олово, мышьяк, селен и др. В большинстве случаев микроэлементы – это составные части ферментов, гормонов, витаминов или катализаторы их действия на ферментные процессы.

3 вопрос. Водный обмен и его значение. Физиологический механизм жажды

Все химические и обменные процессы в организме совершаются в водной среде. Вода служит растворителем пищевых веществ, участвует в построении клеточных структур, выполняет механическую функцию, ослабляя трение между соприкасающимися поверхностями (суставами), обеспечивает процесс терморегуляции.

Вода в организме составляет $\frac{2}{3}$ от общей массы тела. Роль воды для роста ребенка видна из следующего сопоставления: прибавка веса в 25 г состоит на 18 г из воды, 3 г приходится на белки, 3 г – на жир и 1 г – на углеводы и минеральные соли. Водный обмен у детей происходит интенсивнее, чем у взрослых. Уменьшение воды в организме указывает на физиологическое старение организма. В организм человека вода поступает из 2-х источников: 1) извне с приемом пищи; 2) образуется в процессе окисления белков, жиров и углеводов в самом организме.

Распределяется вода в организме в составе 3-х компонентов: 1) в плазме крови (25% от объема внеклеточной жидкости), 2) в межклеточных пространствах – (75% от внеклеточной жидкости), 3) внутри клеток – до 70% от общего количества воды в организме.

Потребность в воде обусловлена большой интенсивностью обмена веществ: у дошкольников на 1 кг веса тела за сутки должно поступать до 100 мл воды, у школьников – до 60–65 мл, у взрослых – 30–40 мл.

Обмен воды в теле человека осуществляются между внутрисосудистой (плазма, лимфа) и внеклеточной жидкостями. Из поступившей в организм воды в клетках и тканевых щелях задерживается около 2%. Вся остальная вода удаляется через почки, кожу и легкие. У детей на долю кожи приходится $\frac{2}{3}$ выделенной воды, а на долю легких – $\frac{1}{3}$. При таком механизме выделения даже избыток воды не вызывает усиления мочеотделения. У детей 1–2 лет за сутки выделяется до 500 мл; у 10–12 летних – до 650 мл; у взрослых – до 1200 мл воды.

Потеря воды (с потом, мочой, выдыхаемыми водяными парами), составляющая от 0,5 до 1,5% от массы тела, вызывает чувство жажды. Выведение воды из организма приводит к уменьшению ее содержания в межклеточном пространстве и клетках. Это влечет за собой повышение осмотического давления внутри- и внеклеточной жидкости. Потеря воды приводит также к уменьшению секреции слюны, что обуславливает ощущение сухости во рту, глотке. Адекватными стимулами для возникновения чувства жажды являются уменьшение объема клеток и снижение объема внеклеточной жидкости. Чувствительными к уменьшению объема внутриклеточной жидкости являются осморцепторы фронтальной части гипоталамуса. Чувствительными к уменьшению объема внеклеточной жидкости являются рецепторы растяжения, располагаю-

щиеся в стенках крупных вен. Жажда может возникать при термическом воздействии на гипоталамус. Основную роль в интеграции возникающей в различных типах рецепторов импульсации играет промежуточный мозг, в первую очередь, гипоталамус. Чувство жажды вызывает соответствующее поведение, направленное на устранение связанного с ней дискомфорта: поиск и потребление воды.

Тема: Функции спинного и стволового отделов ЦНС

Изучаемые вопросы:

1. Ретикулярная формация, её структурная организация и функции.
2. Лимбическая система мозга, ее структурная организация и функции.

1 вопрос. Ретикулярная формация, её структурная организация и функции

Ретикулярная формация простирается через весь ствол головного мозга – от верхних шейных спинальных сегментов до промежуточного мозга. Анатомически она может быть разделена на ретикулярную формацию продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга. Вместе с тем, в функциональном отношении в ретикулярной формации разных отделов мозгового ствола есть много общего.

По организации своих афферентных связей эта система приспособлена к объединению влияний из различных мозговых структур; выходящие из нее пути могут оказывать, в свою очередь, влияние как на вышележащие, так и на нижележащие мозговые центры. Функции ретикулярной формации:

1. Дыхательный центр состоит из двух отделов – *экспираторного (центр выдоха)* и *инспираторного (центр вдоха)*. Нейроны, связанные с процессом вдоха, расположены в ретикулярной формации дорсально, а связанные с выдохом – вентрально. «Инспираторные» нейроны генерируют разряд импульсов в начальной фазе вдоха и затем «замолкают», а «экспираторные» нейроны разряжаются в фазу выдоха. Нисходящие пути дыхательного центра соединяются с мотонейронами спинного мозга, которые также разделяются на инспираторные и экспираторные в зависимости от того, с какими дыхательными мышцами они связаны. Мотонейроны диафрагмальной мышцы, расположенные в шейном отделе спинного мозга, и мотонейроны наружных межреберных мышц обеспечивают *акт вдоха*, а мотонейроны внутренних межреберных мышц – *акт выдоха*. Очевидно, должен существовать какой-то особый механизм, который периодически перераспределяет активность между «инспираторными» и «экспираторными» нейронами дыхательного центра. Было показано существование над «инспираторными» и «экспираторными» нейронами третьей группы нейронов, которая является распределителем, периодически направляющим активность то в одну группу нейронов, то в другую – она получила название *пневмотаксического центра*.

Наиболее важной особенностью системы нейронов, образующих дыхательный центр, является способность к автоматической деятельности. Автоматическая деятельность дыхательных нейронов стимулируется увеличением H^+ в крови, что ведет к сдвигу рН в кислую сторону. Несмотря на то, что система нейронов дыхательного центра способна к автоматической деятельности, она может в значительной степени изменять свою активность под влиянием импульсации, поступающей из различных афферентных систем. Афферентные влияния модулируют дыхательную ритмику, изменяют ее частоту и амплитуду, например, рефлекс Геринга–Брейера, рефлекторные воздействия со стороны рецептивных зон сосудов, болевые раздражения, погружение в холодную воду, глотательный рефлекс, эмоциональные реакции.

2. Сосудодвигательный центр поддерживает нормальный тонус сосудов и соответственно нормальный уровень кровяного давления. Нисходящие пути, образованные нейронами сосудодвигательной области ретикулярной формации, также опускаются в грудной отдел спинного мозга и заканчиваются на преганглионарных нейронах симпатической нервной системы. Так же, как и дыхательные, сосудодвигательные нейроны ретикулярной формации подвержены интенсивным рефлекторным влияниям. Основной афферентной системой, регулирующей деятельность таких нейронов, является рецепторная система сосудов (рефлексы Людвига–Циона, Геринга и др.). Благодаря этим рефлекторным влияниям при повышении давления в артериальной системе происходит торможение активности сосудодвигательного центра и снижение тонуса сосудов, т. е. рефлекторное возвращение давления к нормальному уровню. Наоборот, при повышении давления в венозной системе, в особенности в системе полых вен, происходит рефлекторное усиление сердечной деятельности и тонической активности сосудодвигательного центра (прессорный эффект). На нейроны сосудодвигательного центра могут влиять не только механические факторы (изменение кровяного давления), но и изменение химического состава крови. Также сосудодвигательные структуры подвержены большому количеству неспецифических афферентных воздействий, например, весьма значительным является их участие в эмоциональных реакциях.

3. Неспецифические нисходящие влияния. Ретикулярная формация имеет отношение к регуляции не только вегетативной, но и соматической рефлекторной деятельности, изменяя активность спинальных двигательных рефлексов.

4. Восходящие влияния. Работы американского нейрофизиолога Г. Мэгуна и итальянского нейрофизиолога Дж. Моруцци показали, что раздражение ретикулярной формации эффективно влияет и на функции высших структур мозга, в частности коры больших полушарий, определяя переход ее в активное (бодрствующее) или неактивное (сонное) состояние.

2 вопрос. Лимбическая система мозга, ее структурная организация и функции

Лимбическая система представляет собой функциональное объединение структур мозга, участвующих в организации *эмоционально-мотивационного поведения, сложных форм поведения*, таких как инстинкты, пищевое, половое, оборонительное, смена фаз сна и бодрствования. Лимбическая система, как филогенетически древнее образование мозга, оказывает регулирующее влияние на кору и подкорковые образования, устанавливая необходимое соответствие уровней их активности.

В состав лимбической системы входит *древняя кора (архикортекс)*: перипериформная, периамигдаллярная, диагональная, обонятельные луковицы, обонятельный бугорок, прозрачная перегородка. Вторым комплексом структур лимбической системы является *старая кора (палеокортекс)*, в нее входит: гиппокамп, зубчатая фасция, поясная извилина. Третий комплекс лимбической системы относится к *мезокортексу* – это структуры островковой коры, парагиппокамповая извилина. И, наконец, в лимбическую систему включают *подкорковые структуры*: миндалины мозга, ядра перегородки, переднее таламическое ядро, мамиллярные тела, гипоталамус.

Особенностью лимбической системы является то, что между ее структурами имеются простые двусторонние связи и сложные пути, образующие множество замкнутых кругов. Такая организация создает условия для длительного циркулирования одного и того же возбуждения в системе и, тем самым, сохранения в ней единого состояния и навязывание этого состояния другим системам мозга. Описаны круги, обладающие функциональной спецификой. Так, круг Пейпеса включает следующие структуры: гиппокамп – мамиллярные тела – передние ядра таламуса – кора поясной извилины – парагиппокампова извилина – гиппокамп. Этот круг имеет отношение к памяти и процессам обучения. Другой круг образуют: амигдала – гипоталамус – мезенцефальные структуры – амигдала, функции которого связаны с регуляцией агрессивно-оборонительных, пищевых и сексуальных форм поведения.

Лимбическая система имеет отношение к регулированию уровня реакции вегетативной, соматической систем при эмоционально-мотивационной деятельности, к регулированию уровня внимания, восприятия, воспроизведения эмоционально значимой информации; определяет выбор и реализацию адаптационных форм поведения, определяет динамику врожденных форм поведения, поддержание гомеостаза, генеративных процессов; обеспечивает создание эмоционального фона, формирование и реализацию процессов высшей нервной деятельности.

Наиболее полифункциональными образованиями лимбической системы являются **гиппокамп и миндалина**, физиология которых наиболее изучена. Повреждение гиппокампа у человека нарушает память на события, близкие к моменту повреждения (ретро-антероградная амнезия). Нарушаются продуктив-

ность запоминания, обработка новой информации, различение пространственных сигналов. Повреждение гиппокампа ведет к снижению эмоциональности, инициативности, замедлению скорости протекания основных нервных процессов, повышаются пороги вызова эмоциональных реакций. Функции миндалина связаны с обеспечением оборонительного поведения, вегетативными, двигательными, эмоциональными реакциями, мотивацией условнорефлекторного поведения.

Тема: Высшая нервная деятельность: сон и бодрствование

Изучаемые вопросы:

1. Механизмы сна и бодрствования организма.
2. Структуры мозга, регулирующие сон и бодрствование организма, их морфофункциональные связи.
3. Роль гуморальных факторов в возникновении сна.
4. Характеристика нейрональных процессов во время сна. Быстрый и медленный сон.
5. Сновидения, их природа.

1 вопрос. Механизмы сна и бодрствования организма

Одной из основных функций сна считается защитная. Так, если человека лишить сна в течение 3–5 суток возникают тяжелые субъективные ощущения вплоть до галлюцинаций, высшая нервная деятельность нарушается. Специальные исследования на животных показали, что щенки, лишенные сна, погибали на 4–6 сутки; взрослые собаки на 17–21 день. Все эти факты свидетельствуют о том, что сон защищает клетки коры от переистощения и обеспечивает работоспособность головного мозга.

Однако «новейшая история» изучения сна начинается с 1953 года, когда Е. Азеринский и Н. Клейтман открыли феномен «быстрого сна». Сон не является единым состоянием мозга и организма, а есть совокупность качественно различных состояний: быстрого и медленного сна. Другими словами во время сна многие нейроны сохраняют свою активность без явных признаков утомления.

С другой стороны, считается, что в течение дня мозг накапливает огромную информацию, усвоение которой затрудняется, возникает сон как особый вид деятельности нейронов мозга. Сигналы внешнего мира отключаются, информация сортируется: либо уничтожается, либо переводится в долговременную память в зависимости от ее биологической или социальной значимости для организма. Таковы основные гипотезы о функциональной значимости сна.

Многие исследователи считали, что наиболее удовлетворительное объяснение механизмам сна дает теория И.П. Павлова. По Павлову, в клетках коры головного мозга возникает процесс торможения в ответ на утомление, что сопровождается остановкой типичного для бодрствующего состояния деятельно-

сти нервных клеток. Вначале торможение возникает в небольшой, локальной группе нервных клеток, а затем по закону иррадиации охватывает всю кору и переходит на подкорковую область. *Возникает новое качественное состояние нервной системы, которое называется сном.* По мнению И.П. Павлова, иррадирующее торможение вызывает не бездеятельное состояние клеток коры головного мозга, а переключает их на новый вид деятельности. Эта новая деятельность обеспечивает специфический метаболизм нейронов и восстанавливает их работоспособность. Восстановление способности нейронов к деятельности ведет к рассеиванию торможения и наступает пробуждение от сна.

Состояние сна легче всего вызывается продолжительным раздражением ограниченного участка коры однообразным, ритмически повторяющимся, слабым раздражителем, например: тиканье часов, качивание, монотонное пение. Именно слабость этих раздражителей вызывает легкую иррадиацию торможения (запредельного).

И.П. Павловым и его сотрудниками было показано на собаках, что любой вид торможения может вызывать сон. Это позволило И.П. Павлову высказать положение: *корковое торможение и сон – один и тот же процесс.* Различие И.П. Павлов видел только в том, что торможение ограничивается в пространстве небольшой группой клеток, а сон – это торможение всей коры головного мозга.

В отношении наличия центра сна И.П. Павлов говорил следующее: *«Я бы сказал, что такое грубое представление о какой-то группе клеток, которые производят сон, когда другая группа производит бодрствование, это – физиологически противоречиво. Когда мы видим сон каждой клетки, почему говорить о какой-то специальной группе клеток, которая производит сон».*

Теория сна, выдвинутая И.П. Павловым, находит подтверждение в электроэнцефалографических исследованиях. Однако, на основании того, что во время сна многие нейроны коры обнаруживают высокую электрическую активность, некоторые физиологи, в частности А.М. Вейн, считают концепцию И.П. Павлова сомнительной. Другие исследователи доказывают, что наличие активных нейронов во время сна не может свидетельствовать об отсутствии разлитого торможения в коре, т.к. тормозной процесс охватывает не все без исключения нейроны коры, а локализуется в определенных звеньях рефлексорных дуг.

Иррадиация торможения протекает постепенно, потому между бодрствованием и сном имеются переходные состояния, названные гипнотическими. В начальную фазу развития сна торможение отмечается в двигательной области коры больших полушарий головного мозга. В эту фазу и сильные и слабые условные раздражители вызывают одинаковый эффект. Эту фазу назвали *уравнительной*. Следующая фаза торможения охватывает всю кору, но не спускается по вертикали вглубь. В эту фазу ослабляются условнорефлекторные рефлексы, но на сильные условные сигналы получают меньший эффект, чем на слабые. Эту фазу назвали – *парадоксальной*. Далее торможение охватывает подкорковые центры. Реакция на положительные раздражители (силь-

ные и слабые) полностью исчезает, а на тормозные раздражители (дифференцировочные) появляется ответная реакция. Эта фаза была названа *ультрапарадоксальной*.

Развитию глубокого сна соответствует тормозная фаза. В естественных условиях засыпания эти фазы протекают очень быстро одна за другой. По своему характеру гипнотические фазы сходны с фазами или стадиями парабриоза по Введенскому, т.е. с развитием процесса торможения, что является доказательством концепции И.П. Павлова.

2 вопрос. Структуры мозга, регулирующие сон и бодрствование организма, их морфофункциональные связи

В 1916–1917 годах в Европе наблюдалась эпидемия летаргического энцефалита, которая сопровождалась многодневной бессонницей или патологическим многодневным сном. При гистологических исследованиях мозга умерших от этой болезни больных находили изменения в одних и тех же участках головного мозга, а именно: в задней стенке третьего желудочка мозга и стенках Сильвиева водопровода (т.е. в области границы среднего и промежуточного мозга). На основании этих данных К. Экономо было выдвинуто предположение о том, что в этой области расположен центр сна, а впереди от него – центр бодрствования. Физиологические эксперименты с использованием электрического или химического возбуждения областей промежуточного мозга вызывали у животных сон, что подтверждало гипотезу К. Экономо.

В развитии сна в последние десятилетия особое значение придается ретикулярной формации продолговатого мозга, моста, промежуточного мозга, а также лимбической системе, базальным ганглиям и коре. Если активирующее влияние ретикулярной субстанции на кору ослабляется или снижается полностью (в эксперименте) – это ведет к развитию сна (Г. Мэгун и Дж. Морuzzi). Установлено также, что возбуждение ядер в области переднего гипоталамуса и перегородки мозга вызывает появление сонного состояния: зевоту, мышечное расслабление и затем сон. Исходя из вышесказанного, ряд исследователей придают этим отделам мозга функции «центра» сна.

По мнению П.К. Анохина, иррадиация торможения в коре представляет собой лишь начальный этап в развитии сна. Это торможение освобождает гипоталамические «центры» сна от влияний коры. Активность гипоталамических центров повышается, и это возбуждение блокирует все центростремительные импульсы, восходящие из таламуса и активирующие кору. Развитие сна, по взглядам М. Жуве и Ф. Мишеля, имеет 2 формы: активное торможение и пассивный сон.

Таким образом, развитие сна обеспечивают сложные взаимоотношения между корой больших полушарий головного мозга, гипоталамусом и таламорегикулярной системой.

3 вопрос. Роль гуморальных факторов в возникновении сна

Согласно токсинной теории (Р. Лежандр и А. Пьерон), обмен веществ в организме сопровождается накоплением особого вещества – гипнотоксина. При достижении определенной концентрации оно действует на нервные клетки, в результате наступает сон. Во время сна гипнотоксин удаляется из организма, восстанавливается нормальное состояние мозга, человек пробуждается. Так, у подопытной собаки, лишенной сна, брали плазму или спинномозговую жидкость и вводили нормальному бодрствующему животному, которое быстро засыпало.

П.К. Анохин наблюдал двух сросшихся девочек-близнецов, имеющих общую кровеносную систему, но отдельную нервную. У них сон одной мог сочетаться с бодрствованием второй. Следовательно, дело не в гипнотоксине. Хотя на сегодняшний день доказано, что все медиаторные системы организма (серотонинэргические, катехоламинэргические, ГАМКэргические) в той или иной мере причастны к организации сна. Так, исследования Келла позволяют заключить, что во время сна действует подкорково-корковая система обратной связи, где серотонин выступает как «антипробуждающий» гуморальный агент.

В возникновении запредельного торможения большая роль отводится продуктам обмена веществ, накапливающимся в рабочих клетках, в крови и снижающих работоспособность нейронов головного мозга. Кроме метаболитов в развитии сна и бодрствования участвуют и специфические химические вещества (серотонин, ацетилхолин и др.).

4 вопрос. Характеристика нейронных процессов во время сна.

Быстрый и медленный сон

Сон не является единым состоянием мозга. Он включает, как минимум, два качественно различных состояния. Первое состояние – **медленный сон (ортодоксальный)**. Медленный сон делится на несколько стадий в соответствии с изменениями, наблюдаемыми на ЭЭГ. Первая стадия медленного сна: стадия дремоты сопровождается угнетением основного ритма бодрствования (α -ритма). Вторая стадия сопровождается появлением волн с ритмом 14–18 в 1 секунду и амплитудой 40 мкВ. Третья и четвертая стадии объединяются под названием дельта – сна, характеризуются появлением медленных (0,5–4 в сек.) и высокоамплитудных волн. В эту стадию увеличивается выработка гормона роста.

Во время медленного сна отмечается снижение мышечного тонуса, тенденция к урежению дыхания и пульса, движение глаз либо отсутствует, либо отмечаются «плавающие» движения глазных яблок.

Весь ночной сон состоит из четырех – пяти циклов, каждый начинается медленным и заканчивается **быстрым сном**. Длительность циклов составляет 90-100 минут. Медленный сон занимает 75–85% времени, быстрый – 15–25%.

В фазу *быстрого сна (парадоксального)* на ЭЭГ появляются быстрые низкоамплитудные ритмы, напоминающие ритмы первой стадии медленного сна или бодрствования, но отличаются от них монотонностью. Во время быстрого сна полностью угнетается спинномозговая рефлекторная деятельность, мозговой кровоток увеличивается; наблюдается быстрое движение глазных яблок при закрытых веках; мышечные подергивания отдельных групп мышц, тенденция к увеличению и нарушению ритма дыхания и ЧСС; эпизодические подъемы артериального давления, эрекция полового члена у мужчин и клитора у женщин. Однако в эту фазу спящего труднее разбудить, чем в фазу медленного сна.

При пробуждении из фазы медленного сна психическая деятельность носит мыслеподобный характер (отрывочные мысли, чаще о событиях минувшего дня). Отчеты о сновидениях отсутствуют. При пробуждениях из быстрого сна в 80–90 % случаев испытуемые докладывают о сновидениях, чаще ярких переживаниях, фантастичных, эмоционально насыщенных.

Развитие той или иной фазы сна связывают с участием различных подкорковых образований. Так, М. Жуве объясняет развитие быстрого сна с деятельностью ретикулярной формации варолиевого моста.

5 вопрос. Сновидения и их природа

Сновидения – это состояние сознания во время сна, сопровождающееся наличием ярких впечатлений и образов чаще зрительных и слуховых. Физиологической основой сновидений является ослабление процесса торможения, т.е. растормаживание корковых клеток во время сна. Этот процесс может быть вызван сигналами как внешней среды (световые, температурные, запаховые, механические), так и внутренней среды (жажда, голод, переполненный желудок, боли внутренних органов). Эти сигналы могут вызвать соответствующие ощущения, включающиеся в сновидения. У спящего человека возникают сильные ощущения в ответ на слабые раздражения, которые в состоянии бодрствования не вызывают никаких ощущений. Так ощущение боли во сне сильнее. На фоне возникающих ощущений формируется содержание сновидения. И.П. Павлов считал, что в основе сновидений лежит воспроизведение в расторможенных клетках коры ранее пережитых возбуждений.

С позиций Freud и Fromm (1964) сновидения представляют собой самостоятельный механизм психологической защиты, т.е. в сновидениях используется механизм первичного (невербально-образного) мышления для решения проблем, которые не удается решить во время бодрствования с помощью вербально-логического мышления. Образный тип мышления онтогенетически более ранний, основанный на работе 1-й сигнальной системы. Отсюда сновидениям и сну в целом придается большое значение в обеспечении психологической адаптации организма.

Изучение **эволюции сноподобных форм** покоя позволило идентифицировать у холоднокровных позвоночных наличие аналогов сна теплокровных.

Так, у рыб и амфибий отмечается «первичный сон», рептилий – «промежуточный сон», птиц и плацентарных – «истинный сон». Первичный сон характеризуется вегетативными сдвигами в сторону замедления и расслаблением мышечного тонуса. У рептилий впервые в филогенезе позвоночных появляются признаки синхронизации (одинаковые по фазе и направлению волны, характерные для торможения) электрической активности нейронов. Птицы представляют тот уровень эволюции, на котором появляются характерные черты биоэлектрической активности головного мозга, типичные для млекопитающих; соматовегетативные сдвиги сходны с таковыми у млекопитающих.

В процессе онтогенетического развития появление состояния сна обнаруживается во внутриутробном периоде, когда у ребенка отчетливо можно выделить стадию парадоксального и ортодоксального сна.

Таким образом, формирование состояния сна и бодрствования идет параллельно с формированием самого организма, являясь генетически запрограммированной функцией.

Тема: Высшая нервная деятельность. Первая и вторая сигнальные системы

Изучаемые вопросы:

1. Усложнение сигнальных реакций в эволюции животного мира.
2. Появление второй сигнальной системы, связанной с восприятием информации, обобщенной и абстрагированной от непосредственной действительности.
3. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем.
4. Физиологические основы речи.

1 вопрос. Усложнение сигнальных реакций эволюции животного мира

Каждый организм снабжен комплексом врожденных поведенческих реакций, обеспечивающих его существование. Врожденные системы поведения могут быть представлены: 1) соподчинением особей в стае или стаде; 2) половым поведением самцов и самок; 3) родительским поведением и т.д. Обслуживаются такие формы поведения системами коммуникационных сигналов. Существуют различные способы коммуникаций (общений). *Невербальные (несловесные) способы коммуникации*: химические реакции (ферромоны – сигналы тревоги, половые пахучие вещества); адапторы, т.е. движения, свидетельствующие о намерениях животных (у кур полусогнутые ноги – поза подчинения, а у петухов – вытянутая шея и полусогнутые ноги – поза доминирования); эмблемы – движения, у которых есть словесные аналоги (мимика, жесты глухонемых) – часть коммуникативной системы человека; иллюстраторы – движения, которые комментируют речь; регуляторы – движения, регулирующие разговор 2-х и более людей.

Это не единственная форма классификации способов общения. Существует другая система, в которой выделяют три группы невербального общения: управление ближайшей социальной обстановкой – это жесты и позы, передающие чувства (например, превосходства, полового влечения и т.п.); 2) подкрепление речевой коммуникации (сюда входят иллюстраторы, регуляторы, жесты, которые могут изменить смысл произносимых слов); 3) замещение речевой коммуникации – это знаковые языки (общение во время охоты, светофор, азбука глухонемых, азбука Морзе, письмо).

В основе любого способа общения лежит принцип сигнальности. Через функцию коры больших полушарий головного мозга явления и объекты окружающей среды приобретают для организма характер сигналов. Анатомическим субстратом, обеспечивающим сигнальную деятельность, являются структуры головного мозга, где между сигналом и сигнализируемым раздражителем образуется прочная временная связь.

Деятельность коры головного мозга, превращающую раздражения окружающей среды в сигнал для ответных реакций организма, И.П. Павлов назвал первой сигнальной системой действительности. Эта сигнальная система включает все те же условные рефлексы, которые образованы на непосредственное действие предметов в виде восприятия, наглядно-образного мышления. У человека до 6–8-месячного возраста условные рефлексы образуются всегда только через первую сигнальную систему. А у животных вся условнорефлекторная деятельность строится на работе 1-й сигнальной системы.

2 вопрос. Появление второй сигнальной системы, связанной с восприятием информации, обобщенной и абстрагированной от непосредственной действительности

Высшая нервная деятельность в сравнении с животными отличается наивысшим развитием аналитико-синтетических процессов, в основе которых лежат механизмы, свойственные только человеку. В ходе исторического развития человека развивалась ВНД, унаследованная от животных предков. Так, одной из форм приспособительной деятельности человека, является труд; именно он формировал новую функцию мозга человека – речь как средство общения.

«Сначала труд, а затем и вместе с ним членораздельная речь, – писал Ф. Энгельс, – явились двумя самыми главными стимулами, под влиянием которых мозг обезьяны постепенно превратился в человеческий мозг».

Высшая нервная деятельность человека обладает специфической особенностью: она обусловлена работой двух сигнальных систем; первой, как и у животных, состоящей из непосредственных факторов внешней и внутренней среды организма; другой, состоящей из слов, обозначающих эти факторы – т.е. 2-й сигнальной системы.

Вторая сигнальная система включает те рефлексы, которые связаны с пониманием речи, словесным отвлеченным мышлением. Вторая сигнальная

система развивается постепенно, в связи с развитием 1-й сигнальной системы, путем замены действия её агентов словесными обозначениями.

Наличие системы словесных сигналов создает возможность для отвлечения от действительности, т.е. для отвлеченного абстрактного мышления. Абстрактное мышление играет ведущую роль в процессе обучения, т.к. позволяет учащимся получать знания о явлениях и событиях, которые они не могут воспринимать непосредственно. Благодаря абстрактному мышлению человек может заранее выработать линию поведения в новой, никогда не виданной им обстановке (путешествии).

Совершенство приспособительной деятельности человека с помощью словесных сигналов зависит от того, насколько точно отражается окружающая действительность в коре головного мозга с помощью слова. Мы часто встречаемся со случаями искаженного представления действительности, полученного путем словесного ознакомления. Вследствие чего возникают неправильные выводы о сущности явлений или объектов и неправильные поведенческие реакции человека.

«Многочисленное раздражение словом, – писал И.П. Павлов, – с одной стороны, удалили нас от действительности, и поэтому мы постоянно должны помнить это, чтобы не исказить наши отношения к действительности». Единственно верным путем проверки правильности наших представлений о действительности является практика.

Путь познания истины лежит от чувственного созерцания (деятельность первой сигнальной системы) к абстрактному мышлению (деятельность второй сигнальной системы), а от него к практике, как критерию истины.

3 вопрос. Взаимоотношение первой и второй сигнальных систем

В процессе индивидуального развития человека формирование и развитие 2-й сигнальной системы протекает в тесной связи с деятельностью 1-й сигнальной системы. Вторая сигнальная система возникает лишь на определенном этапе индивидуального развития человека, обуславливая все более значительное участие в ВНД по сравнению с первой сигнальной системой.

В процессе онтогенеза можно выделить несколько фаз развития совместной деятельности 1-й и 2-й сигнальных систем действительности.

Первый тип связи «Н – Н» (непосредственный раздражитель – непосредственная реакция), по Иванову-Смоленскому, т.е. в пределах только 1-й сигнальной системы (у новорожденных).

Второй тип связи «С – Н» (словесный раздражитель – непосредственная реакция) появляется с момента овладения ребенком «пассивной» или «сенсорной» речью (он понимает речь окружающих), появляются первые условные реакции на словесные сигналы.

Третий тип связи «Н – С» (непосредственный раздражитель – словесная реакция), такой тип связи появляется у детей уже 1,5–2-х лет, владеющих подражательной речью.

Четвертый тип связи «С – С» (словесный раздражитель – словесная реакция) формируется в период овладения активной речью (5–7 лет).

Степень развития 2-й сигнальной системы достигает высокого уровня, и она начинает играть ведущую роль в ВНД человека и придает ей качественное своеобразие.

4 вопрос. Физиологические основы речи

В основе формирования человеческой речи лежат предпосылки развития средств коммуникации животных, т.е. «язык животных». Например, у одного ученого попугай говорил «до свидания», когда кто-то уходил. Наиболее талантливые попугаи усваивают целые фразы из 10–12 слов, а словарный запас может достигать до 200–300 слов. Большинство реплик, ответы на заданные вопросы, самостоятельные высказывания соответствуют ситуации. Однако птичью болтовню не следует отождествлять с человеческой речью. Слова, применяемые птицами, могут быть сигналами, но не в коем случае не являются понятиями! Это имитация всевозможных звуков – врожденное свойство попугаев. Потребность звукового общения с членами своей стаи у них генетически обусловлена! Попугаи условнорефлекторно связывают слова с соответствующей ситуацией, а потом репродуцируют заученные слова в такой же обстановке. У попугаев несколько пар голосовых связок, чем и обусловлен их талант имитаторов.

Высшие обезьяны способны формировать элементарные понятия и обозначать их определенными символами. Для этого их можно научить пользоваться жетонами-сигналами или жестами языка глухонемых. (Если дают треугольник – конфета; круг – игрушка; квадрат – орех и т.д.). С их помощью обезьяны сигнализировали экспериментатору и друг другу свои потребности.

Итак, коммуникативные сигналы являются датчиком речевого общения, этапом, который обязательно должна пройти речь в процессе филогенетического развития и который она проходит в онтогенезе ребенка.

Функция речи проявляется благодаря интегративной деятельности нервной системы. Чтобы речь была достоянием человека, необходимо: речевое движение, т.е. управление речевым аппаратом; звуковое движение, т.е. человек должен её слышать.

Развитие речи возможно в том случае, если между двигательными и слуховыми зонами коры БПГМ устанавливаются необходимые связи. С появлением письменности к этим центрам присоединился «зрительный» центр.

В прошлом столетии ученый – француз П. Брока (1861 г.), наблюдая больных, установил, что нарушение речи связано с нарушениями в левом полушарии, нижней доле лобной извилины. Так был обнаружен двигательный центр речевого анализатора. К двигательной зоне относятся поля 44; 45; 46. При удалении этой зоны человек не может произносить слова, правильно строить грамматические сочетания слов.

В процессе развития речи раньше других формируется поле 42 (задний отдел верхней височной извилины). Эта область называется сенсорным или

слуховым анализатором речи. При его удалении утрачивается способность понимать речь, и слова воспринимаются лишь как звуки (сенсорная афазия). К слуховым анализаторам речи относится и поле 22. Зона сенсорной речи была обнаружена в 1874 г. Э. Вернике.

Так как развитие речи связано с сочетанием слов с видимыми предметами, в коре БПГМ существует промежуточное поле 37, которое образует стойкое замыкание между зрительными полями (18 и 19) и слуховыми полями (21 и 22). Поэтому при поражении затылочно-височного поля 37 может наблюдаться амнестическая афазия, т.е. человек не может назвать хорошо известный предмет.

Физиологическая функция речи состоит в рефлексорной регуляции сокращений особой группы мышц, участвующих в акте устной и письменной речи. Центростремительные импульсы, поступающие в соответствующие речевые анализаторы головного мозга человека, вызывают нервный процесс, который представляет собой физиологическую основу отвлечения от действительности и обобщения понятий. Следовательно, в осуществлении речи участвует вся нервная система в целом, но особое значение имеют отдельные анализаторы. Функция речи является средством выражения сознания и формирования мышления.

Умение говорить, как известно, не передается по наследству. В Индии существует легенда о том, как царь Джелал-уд-Дин решил выяснить, какой язык на земле был самым первым. У 12 женщин забрали только что родившихся детей и поместили их в башне, приставили к ним немых мамок-кормилиц. Через 12 лет этих детей привели к царю. Они не умели говорить ни на одном языке мира.

Речью овладевают в первые годы жизни. После рождения дети благодаря врожденным двигательным рефлексам голосового аппарата издают нечленораздельные звуки. Со 2-го месяца дети производят голосовые шумы, обнаруживая врожденное подражание мимике взрослых, произносящих звуки. С 3-его месяца начинается гуление – постепенное упражнение голосового аппарата и дыхания. С 5-го месяца у детей образуются условные рефлексy на слова.

Физиологической основой речи является таким образом, образование временной связи между очагами возбуждения в двигательных и слуховых центрах речи.

Речь формируется на основе подражания, поэтому она может развиваться только, если ребенок живет в обществе и имеет возможность слышать речь и пользоваться речевыми навыками.

Существует термин Каспар-Гаузовский синдром. В 1828 году молодого человека Каспара Гаузе нашли вблизи Нюрнберга. Он всю свою жизнь провел в заточении и не имел возможности общаться с людьми. Он не научился говорить и был психически не развит.

2.2.2. Методические рекомендации к изучению темы: «Функции спинного и стволового отделов ЦНС»

Изучаемые вопросы:

1. Физиология спинного мозга.
2. Физиология продолговатого мозга и моста.
3. Физиология мозжечка.
4. Физиология среднего мозга.
5. Физиология промежуточного мозга.

1 вопрос. Физиология спинного мозга

Задание 1. Вспомните из курса анатомии морфофункциональную организацию спинного мозга, области локализации чувствительных, двигательных и вегетативных ядер; проводящие пути, берущие начало от ядер спинного мозга и оканчивающиеся на них; спинномозговые нервы, их число, место отхождения, ветвление и функции.

Задание 2. Изучите функции спинного мозга, используя следующую логическую структуру учебного материала:

1. Нейроны спинного мозга (альфа-мотонейроны, гамма-мотонейроны, вставочные нейроны, их свойства и принципы организации работы).

2. Функции спинного мозга:

- последствия перерезки спинного мозга; явление спинального шока;
- рефлекторная функция спинного мозга: рефлексы растяжения (миостатические); сгибательные рефлексы; ритмические рефлексы; позиционные рефлексы; вегетативные рефлексы;

- проводниковая функция спинного мозга: восходящие пути, берущие свое начало от спинного мозга; нисходящие пути, заканчивающиеся на ядрах спинного мозга;

- координирующая функция спинного мозга.

3. Нисходящий контроль деятельности спинного мозга.

При изучении функций спинного мозга отметьте, что он получает импульсы от экстерорецепторов кожной поверхности, проприорецепторов и висцерорецепторов туловища и конечностей.

2 вопрос. Физиология продолговатого мозга и Варолиева моста

Продолговатый мозг

Задание 1. Вспомните из курса анатомии строение продолговатого мозга, его общую морфологию и особенности расположения серого и белого вещества. Обратите особое внимание на месторасположение продолговатого мозга; на наличие пирамид на его вентральной поверхности, образованных волокнами

кортикоспинальных путей; на наличие корешков 4-х пар черепно-мозговых нервов; на диффузно расположенную в центре продолговатого мозга ретикулярную формацию, имеющую скопления нейронов или ядер.

Задание 2. Изучите функции продолговатого мозга, используя следующую логическую структуру учебного материала:

1. Рефлекторная функция продолговатого мозга:

а) *двигательные функции продолговатого мозга*: безусловные и условные двигательные рефлексы; произвольные движения;

б) *сложнокоординированные двигательные рефлексы*: жизненно важные рефлексы (жевания, сосания, глотания, дыхания и т.д.); защитные рефлексы (рефлексы рвоты, кашля, чихания);

в) *вегетативные рефлексы*; роль ретикулярной формации в реализации жизненно важных функций; особенности организации и функционирования дыхательного и сосудодвигательного центров;

г) *рефлексы поддержания позы*: статические (от рецепторов преддверия); статокинетические (от рецепторов полукружных каналов);

д) *вестибуло-вегетативные рефлексы*.

2. Проводниковая функция спинного мозга.

3. Нисходящий контроль деятельности спинного мозга: последствия перерезки стволовой части головного мозга на уровне четверохолмия; двигательные функции бульбарного животного.

4. Роль продолговатого мозга в первичном анализе сенсорной информации.

Знакомясь с функциями продолговатого мозга, обратите внимание на их связь с ядрами черепно-мозговых нервов продолговатого мозга.

Варолиев мост

Задание 1. Вспомните из курса анатомии строение Варолиева моста, его общую морфологию и особенности расположения серого и белого вещества в нем. Обратите особое внимание на месторасположение Варолиева моста, ромбовидной ямки, четвертого желудочка; на наличие корешков 4-х пар черепно-мозговых нервов; на диффузно расположенную ретикулярную формацию, имеющую скопления нейронов или ядер.

Задание 2. Познакомьтесь с функциями моста, вспомните, что он является продолжением продолговатого мозга, и многие структуры продолговатого мозга проходят через мост, не прерываясь, следовательно, многие функции этих отделов головного мозга являются общими. Обратите внимание на черепно-мозговые нервы, ядра которых локализованы в мостовой части мозга.

3 вопрос. Физиология мозжечка

Задание 1. Вспомните из курса анатомии строение мозжечка, общую морфологию мозжечка, его локализацию в головном мозге. Обратите внимание на наличие серого вещества в виде коры мозжечка и в виде ядер, локализованных в белом веществе мозжечка.

Задание 2. Изучите функции мозжечка, используя следующую логическую схему:

1. Функциональная структура мозжечка: древний, старый, новый мозжечки.
2. Нейронная характеристика мозжечка – нейроны Пуркинье как эфферентные нейроны коры мозжечка.
3. Афферентные и эфферентные связи коры мозжечка.
4. Афферентные и эфферентные связи ядер мозжечка.
5. Главные двигательные функции мозжечка:
 - регуляция мышечного тонуса, позы и равновесия;
 - координация позы и целенаправленных движений;
 - роль в программировании целенаправленных движений.
6. Поражения мозжечка и его признаки.
7. Роль мозжечка в регуляции вегетативных функций.

Изучая функции мозжечка, особое внимание обратите на анатомические и функциональные его связи (связи с двигательными ядрами ствола мозга и двигательными зонами коры больших полушарий).

4 вопрос. Физиология среднего мозга

Задание 1. Вспомните из курса анатомии строение среднего мозга; общую морфологию ножек мозга и четверохолмия; особенности расположения серого и белого вещества в среднем мозге (ядра черепно-мозговых нервов, непарное вегетативное ядро Якубовича, ядра тектальной области, красное ядро, черная субстанция, элементы ретикулярной формации). Обратите внимание на восходящие и нисходящие пути, проходящие через средний мозг.

Задание 2. Изучите функции среднего мозга. Особое внимание обратите на функции ядер четверохолмия, красного ядра, черной субстанции, ядер ретикулярной формации; роль среднего мозга в регуляции мышечного тонуса, установочных рефлексов, в осуществлении локомоций.

5 вопрос. Физиология промежуточного мозга

Задание 1. Вспомните из курса анатомии строение промежуточного мозга общую морфологию, локализацию и строение зрительных бугров (таламуса), гипоталамуса, эпифиза (эпифиз), метаталамуса (медиальные и латеральные коленчатые тела). Обратите внимание на классификацию ядер таламуса

с функциональной точки зрения и особенности каждой группы, на местоположение гипоталамуса, на наличие в нем ядер, представляющих собой высшие подкорковые центры вегетативной нервной системы и всех жизненно важных функций организма, на связи гипоталамуса с корой больших полушарий, таламусом, ядрами **базальных ганглиев и гипофизом**.

Задание 2. Изучите функции промежуточного мозга, используя следующую логическую схему:

1. Функции таламуса:

- таламус как коллектор афферентных путей: функции специфических ядер;
- роль таламуса в регуляции движений;
- основные функции ассоциативных систем таламуса;
- функции неспецифической системы мозга.

2. Функции гипоталамуса:

- программное обеспечение регуляции вегетативных функций;
- интеграция соматических, вегетативных и гуморальных компонентов адаптивных реакций;
- регуляция показателей гомеостаза.

3. Функциональное значение коленчатых тел.

На отдельных срезах мозга (см. рис. 5) можно увидеть важнейшие области и детали строения мозга. Левое и правое большие полушария, а также целый ряд структур, лежащих в срединной плоскости, разделены пополам. Внутренние части левого полушария изображены так, как если бы их полностью отпрепарировали. Глаз и зрительный нерв, как видно, соединяются с гипоталамусом, от нижней части которого отходит гипофиз. Мост, продолговатый мозг и спинной мозг являются продолжением задней стороны таламуса. Левая сторона мозжечка находится под левым большим полушарием, но не прикрывает obligatory луковицу. Верхняя половина левого полушария разрезана так, что можно увидеть некоторые базальные ганглии (скорлупу) и часть левого бокового желудочка. На рисунке 6 показаны основные структуры, участвующие в сенсорных процессах и внутренней регуляции, а также структуры лимбической системы и ствола мозга.

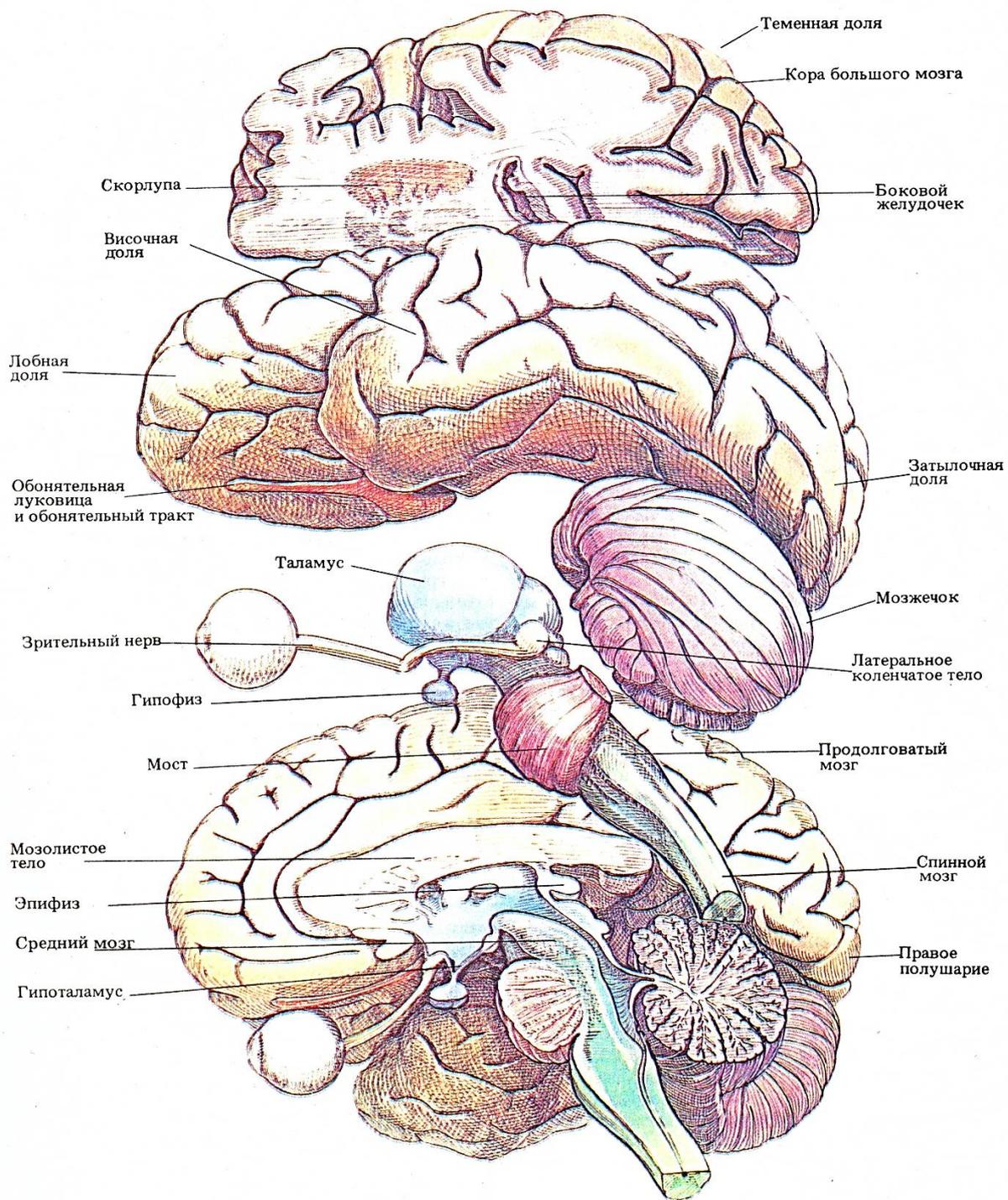


Рис. 5. Строение головного мозга (по Ф. Блум с соавт., 1988).

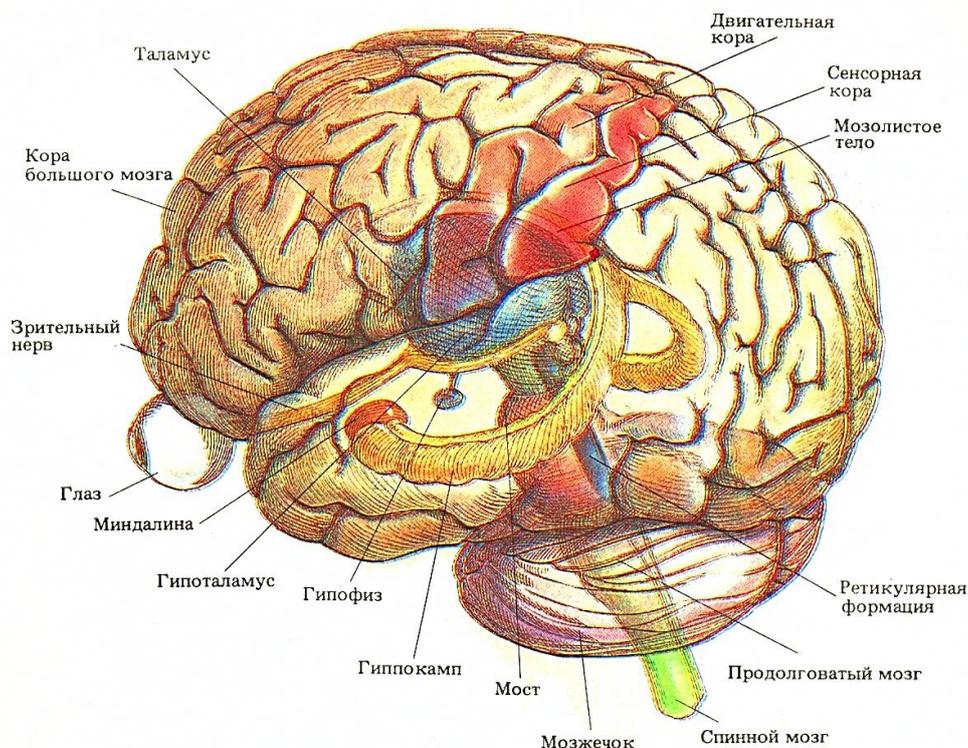


Рис. 6. Нерасчлененный мозг (по Ф. Блум с соавт., 1988).

2.2.3. Схемы функциональных систем

Функциональные системы – это динамические саморегулирующиеся системы, деятельность всех составных компонентов которых направлена на достижение полезного приспособительного для организма результата. Теория функциональных систем создана П.К. Анохиным в первой половине XX столетия. Системообразующим фактором любой *функциональной системы (Ф.с.)* является **результат действия**, проявляющийся в нескольких вариантах:

✓ показатели внутренней среды организма (рН, рСО₂, рО₂, величина артериального давления и т.п.), определяющие нормальный метаболизм тканей и связанные с формированием биологических потребностей организма (*внутренние Ф.с.*);

✓ результаты поведенческой деятельности, удовлетворяющие основные биологические потребности организма, в том числе в пище, воде, в продолжении рода и т.д. (*внешние Ф.с.*);

✓ результаты ассоциативной (стадной) деятельности животных и социальной деятельности человека, удовлетворяющие соответственно потребности сообществ и социальные потребности человека (*социальные Ф.с.*).

По мнению П.К. Анохина, любая **Ф.с.** включает 5 основных компонентов («операционная архитектура **Ф.с.**»):

1) полезный приспособительный результат (ведущее, системообразующее звено **Ф.с.**);

2) рецептор результата (в рамках кибернетики – это измерительное устройство);

3) обратная афферентация, информирующая ЦНС о параметрах реально достигнутого результата (в кибернетике – это канал обратной связи);

4) центральная архитектура – нервные центры (в кибернетике – это управляющее устройство);

5) исполнительные компоненты (в кибернетике – это объект управления).

Таким образом, *теория Ф.с.* П.К. Анохина явилась предвосхищением идей кибернетики, сформулированных американским математиком Н. Винером. Отличительными особенностями положений теории *Ф.с.* являются динамичность *Ф.с.* (если полезный результат получен, то система может самоликвидироваться) и подробное рассмотрение возможной структуры и характера функционирования управляющего устройства или, по П.К. Анохину, центральной архитектуры. Центральная архитектура включает в себя последовательный ряд логических блоков.

- *Блок афферентного синтеза*, который на основе имеющегося опыта (памяти) и с учетом текущих потребностей (мотиваций) изучает всю поступившую в мозг информацию и отбирает из нее наиболее нужную в данный момент времени.

- *Блок принятия решения*, в котором на основе поступившей (отобранной) информации и на основе жизненного опыта (памяти) и с учетом имеющихся потребностей принимается решение о выполнении конкретного действия для получения определенного полезного результата. Копия этого решения передается в блок акцептора результата действия, а основная информация о принятом решении поступает в блок эфферентного синтеза.

- *Блок эфферентного синтеза*, который содержит набор стандартных программ, отобранных на основе видового и индивидуального опыта, для получения полезного результата. Задача блока заключается в выборе наиболее оптимальной для данного времени программы действий с целью достижения поставленной цели.

- *Блок акцептора результата действия*, в который поступает входящая информация от двух источников – от блока принятия решения (копия принятого решения) и от блока оценки результата действия. В нем происходит сравнение (сопоставление) информации о конкретном реально достигнутом результате действия с информацией о планируемом (ожидаемом) результате. Если имеется достаточное соответствие между планируемыми и достигнутыми результатами, то происходит прекращение деятельности данной *Ф.с.*, т.е. ее ликвидация.

- *Блок оценки результатов действия*, который от различных сенсорных систем собирает информацию о достигнутом результате деятельности *Ф.с.* на определенном отрезке времени и по каналу обратной связи доставляет ее в блок акцептора результата действия и блок афферентного синтеза. Эта информация в рамках *теории Ф.с.* получила название «обратной афферентации».

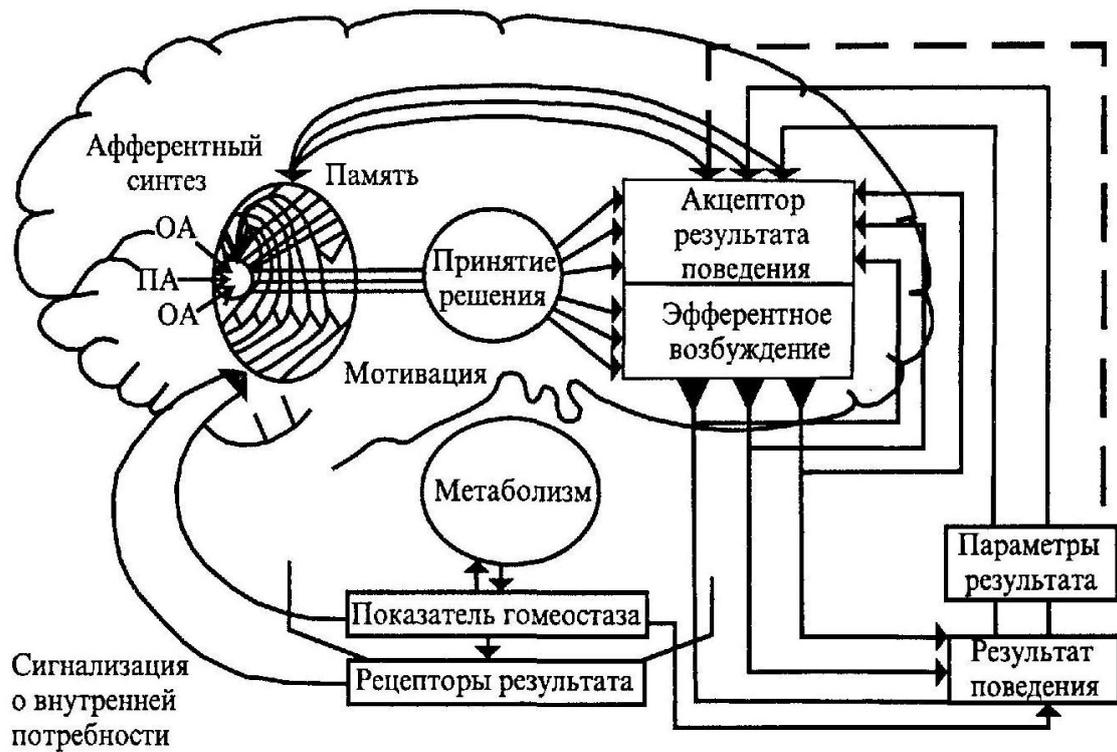


Рис. 7. Схема центральной архитектоники поведенческого акта (по П.К. Анохину):
 ОА – обстановочная афферентация; ПА – пусковая афферентация

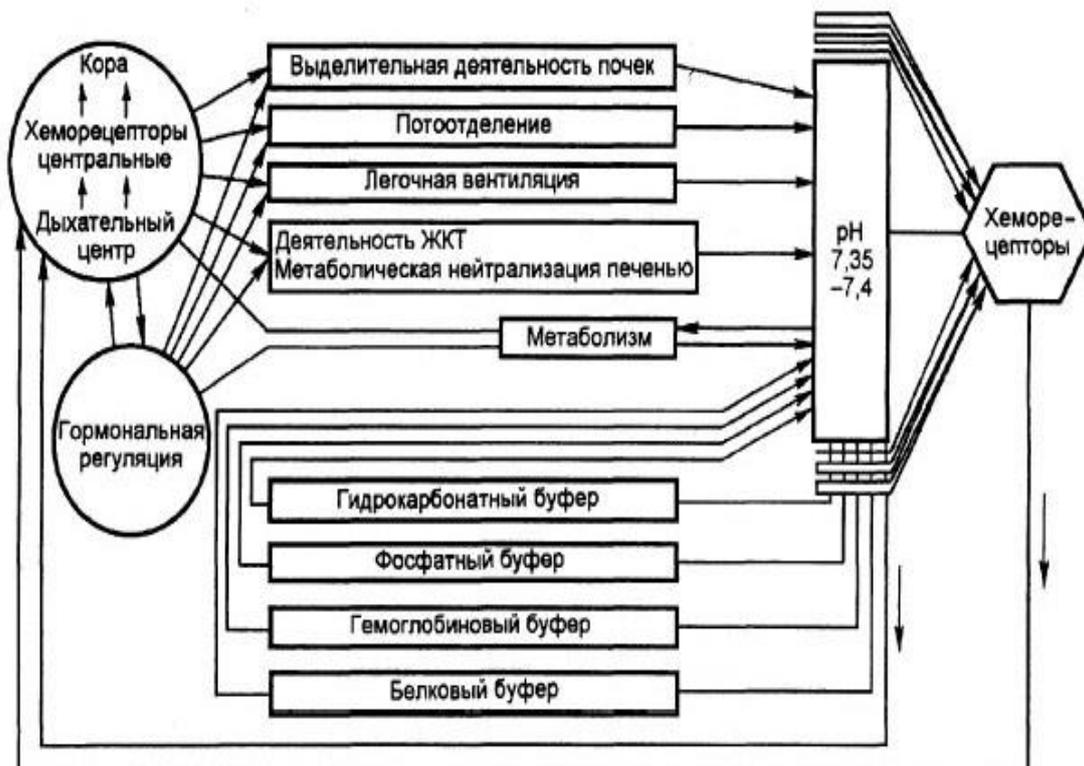


Рис. 8. Функциональная система, поддерживающая **pH крови** (по К. Судакову, 1976)
 [рис. с сайта <http://www.studfiles.ru>]

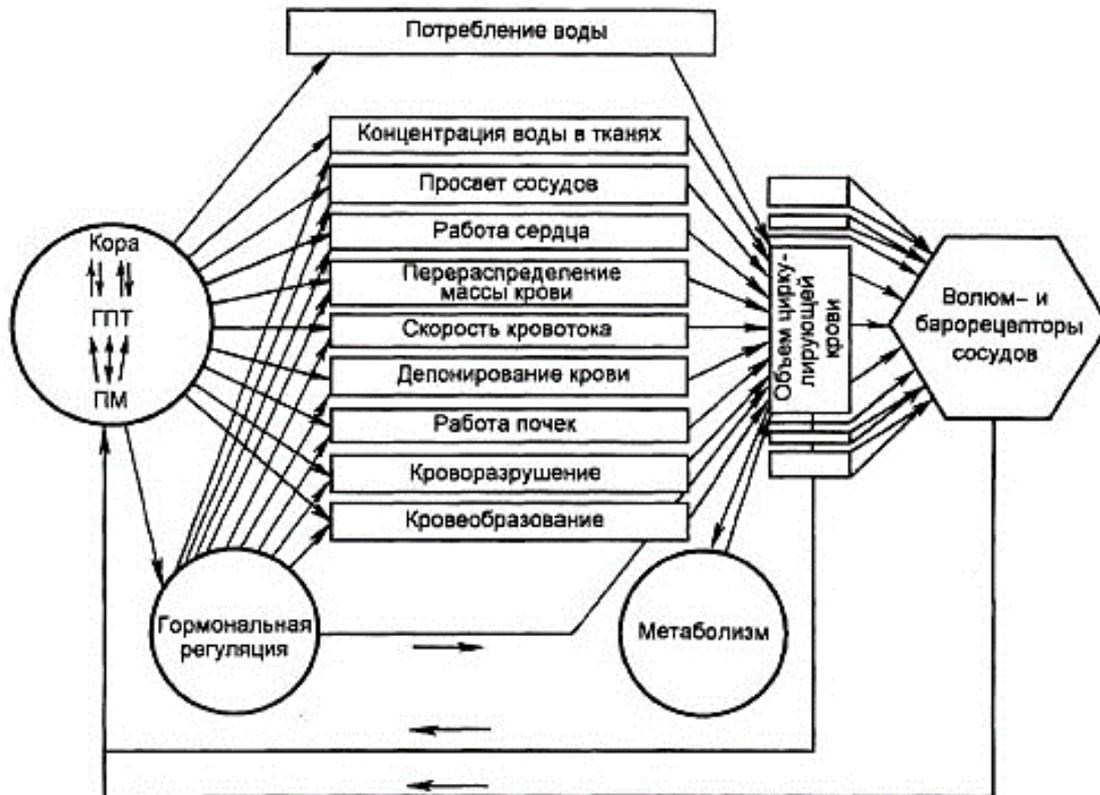


Рис. 9. Функциональная система, поддерживающая **объем циркулирующей крови** (по К. Судакову, 1976) [рис. с сайта <http://www.studfiles.ru>]

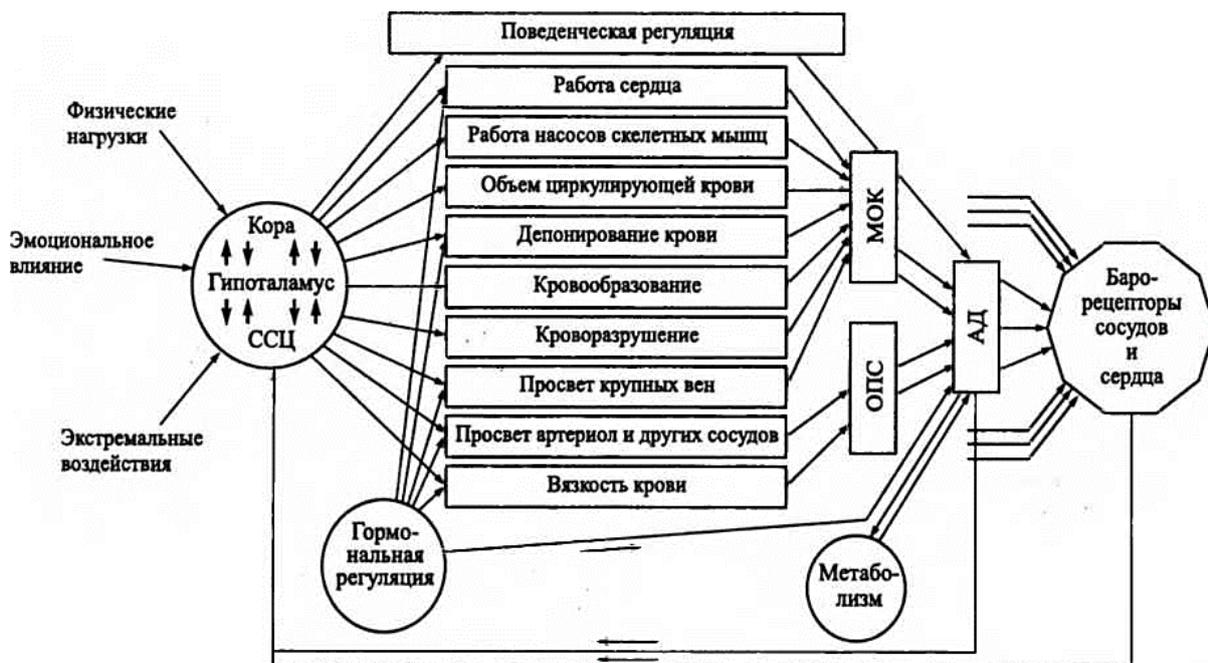


Рис. 10. Функциональная система, поддерживающая **артериальное давление** (по К. Судакову, 1976) [рис. с сайта <http://www.zdravosil.ru/normalnaya-fiziologiya/page/64/>]

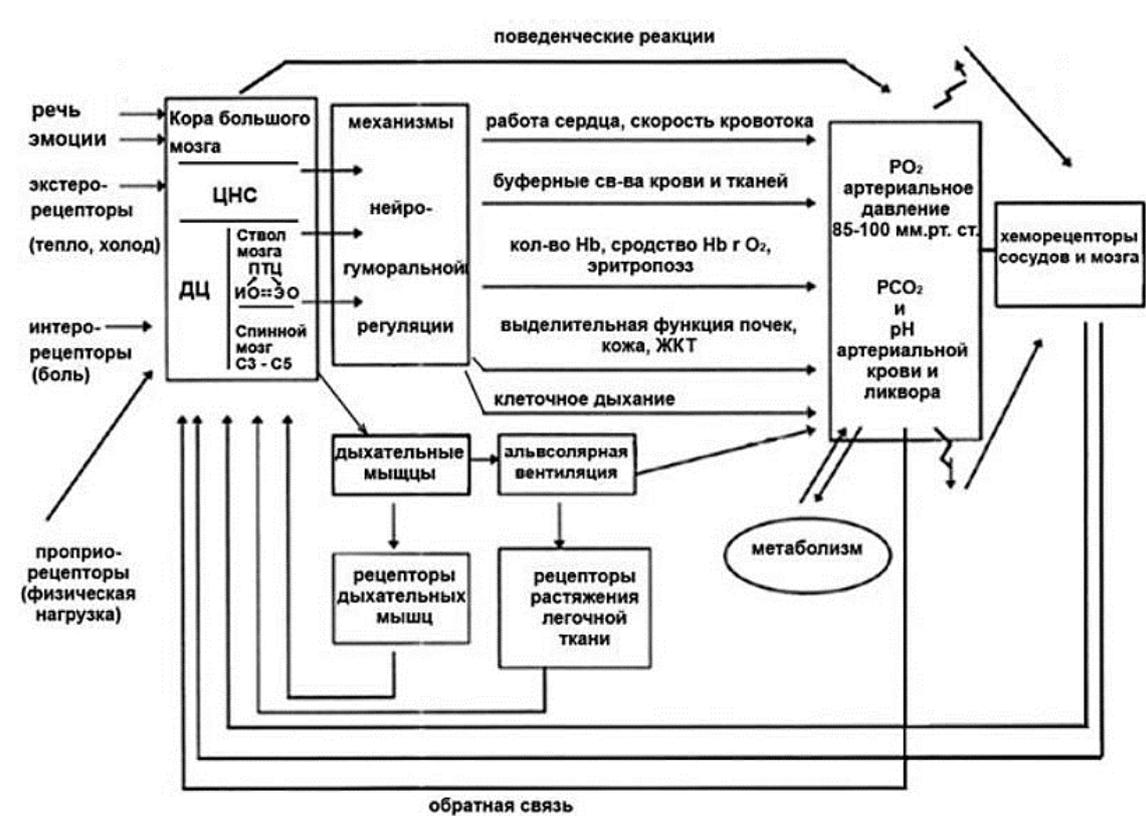


Рис. 11. Функциональная система, поддерживающая **газовый состав внутренней среды** организма (по К. Судакову, 1978).

[рис. с сайта <http://www.studfiles.ru/preview/3884690/page:2/>]

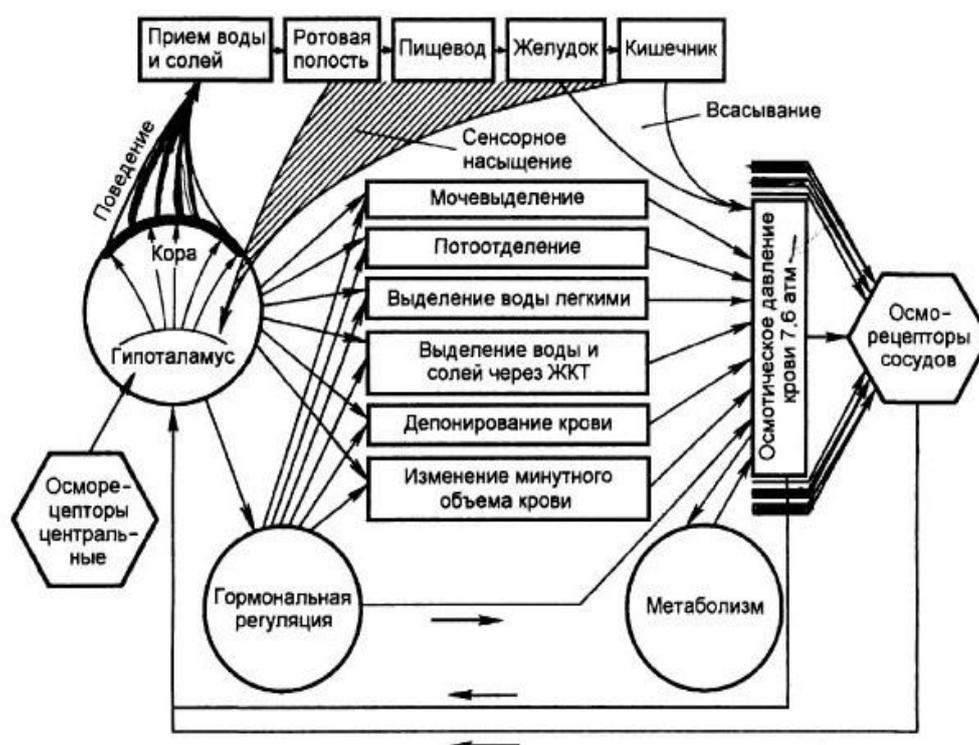


Рис. 12. Схема функциональной системы, обеспечивающей регуляцию **осмотического давления** (по К. Судакову, 1976)

[рис. с сайта <http://www.studfiles.ru/preview/3814756/page:3/>]

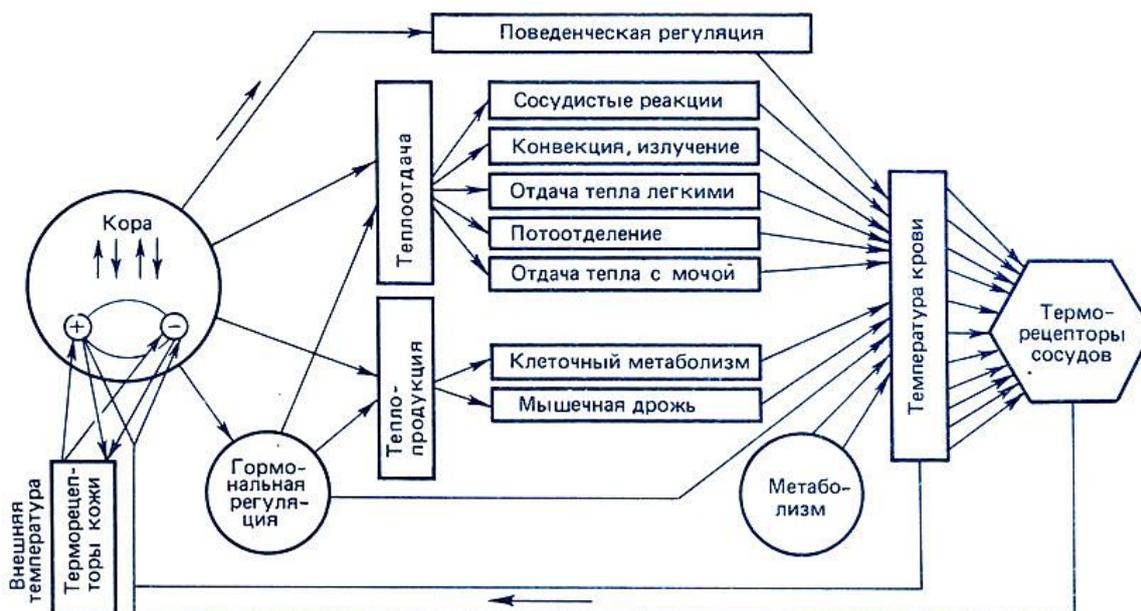
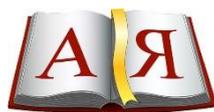


Рис. 13. Схема функциональной системы, поддерживающей **температуру тела** (по К. Судакову, 1976) [рис. с сайта <http://podguzon.ru>]

2.3. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ТЕРМИНЫ ДИСЦИПЛИНЫ «ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»



2.3.1. Раздел I. Организм человека и его физиологические функции. Функциональные системы по П.К. Анохину

Адаптация – это приспособление организма к условиям существования. **А.** является одним из важнейших свойств живых организмов. Совершенствование механизмов **А.** в конечном итоге определяет жизнеспособность организма. Различают активный и пассивный пути **А.** При **А.** сопротивляемость организма растет за счет совершенствования регуляторных процессов. Так, совершенствование механизмов терморегуляции у гомойотермных животных позволяет приспособливаться к жизни в условиях резкой смены температуры окружающей среды. У пойкилотермных животных **А.** к изменениям температуры окружающей среды осуществляется пассивным путем – за счет снижения уровня обмена при низких температурах и погружения в недеятельное состояние (анабиоз).

Адаптационный синдром – это совокупность неспецифических изменений, возникающих при любых неблагоприятных для организма человека и животных условиях. В развитии **А.с.** (по Г. Селье, 1936) выделяют три последовательные стадии: тревоги, резистентности и истощения. См. *Стресс*.

Гиперфункция – это усиление функционирования клетки, ткани, органа, системы или организма в целом, выходящее за пределы физиологической нормы.

Гипофункция – это ослабление деятельности клетки, ткани, органа, системы органов или организма в целом, выходящее за пределы физиологической нормы.

Гомеокинезис – это динамический гомеостазис, определяющийся мультипараметрическим взаимодействием результатов деятельности ряда *функциональных систем* организма. *Г.* отражает относительность гомеостаза внутренней среды организма – возможность и необходимость существенного обратимого изменения гомеостатических констант, например, в результате суточных биоритмов или интенсивных физических, или психоэмоциональных нагрузок. *См. Гомеостазис, Функциональные системы.*

Гомеостаз – это относительное постоянство состава и свойств внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций организма (К. Бернар, 1878; У. Кеннон, 1929). *Г.* определяется содружественной деятельностью многочисленных *функциональных систем* организма.

Гомеостазис – это динамический гомеостаз. *См. Гомеостаз.*

Гуморальная регуляция – это регуляция функций, осуществляемая через жидкие среды организма (кровь, интерстиций) с помощью биологически активных веществ (БАВ), преимущественно гормонов дистантного и локального спектров действия. *См. Гормоны.*

Гуморальные механизмы управления (или регуляции) – это механизмы управления в организме, осуществляющиеся с участием гормонов и биологически активных веществ (БАВ), которые продуцируются вдали от управляемого органа/системы органов. Выделяясь в общий кровоток, гуморальные факторы оказывают свое влияние только на деятельность тех органов, которые имеют к ним специфические клеточные рецепторы. Чем выше плотность таких рецепторов и чем выше концентрация гуморального фактора в крови, тем выше вероятность и выраженность проявления управляющего воздействия на данный орган со стороны данного гуморального фактора. Скорость и точность реализации *Г.м.у. (р.)* ниже, чем при использовании нервных механизмов регуляции, которые появились гораздо позже гуморальных в ходе эволюции. *См. Управление.*

Инициация – это процесс управления, при котором происходит запуск деятельности органа, не обладающего свойством автоматии. Например, иницируется деятельность скелетных мышц, в результате которой совершаются перемещения тела в пространстве, перемещение отдельных частей тела, формируется рабочая поза. *См. Управление.*

Координация – это вид управления в живых системах, заключающейся в согласовании деятельности отдельных органов/систем органов с целью получения полезного для организма результата. Условно можно выделить три вида *К.*: нервную, мышечную и двигательную. *Нервная* координация – сочетание нервных процессов, приводящих к решению двигательной задачи. *Мышечная* координация – согласованное напряжение и расслабление мышц, обеспечива-

ющее двигательную функцию. *Двигательная* координация – согласованное сочетание движений отдельных звеньев тела в пространстве и во времени, соответствующее двигательной задаче, текущей ситуации и функциональному состоянию организма. *Функциональные системы* (по П.К. Анохину) – это наиболее яркий пример реализации принципа координации функций в организме. Так, благодаря *К.* деятельности сердца, сосудов и других органов, и систем организма артериальное давление поддерживается в условиях покоя на постоянном уровне. См. *Управление, Функциональные системы.*

Местные механизмы управления (или регуляции) – это механизмы управления в живых биологических системах, осуществляющиеся в трех вариантах. Первый вариант – управление (регуляция) за счет местных рефлекторных дуг (мейсснерово и ауэрбахово сплетения пищеварительного тракта, внутрисердечные рефлекторные дуги). В составе этих дуг содержится весь набор нейронов, характерный для классической рефлекторной дуги – афферентные, вставочные и эфферентные нейроны. Совокупность внутриорганных рефлекторных дуг А.Д. Ноздрачев предложил выделять в метасимпатический отдел вегетативной нервной системы. Второй вариант *М.м.у.(р.)* реализуется с участием гуморальных факторов (метаболитов), образующихся непосредственно в самом органе, деятельность которого подвергается управлению. Например, при интенсивной работе скелетных мышц в них накапливаются метаболиты (молочная кислота, АДФ, ионы K^+), которые меняют чувствительность гладких мышц сосудов к норадреналину – медиатору симпатических нервных волокон. В условиях покоя взаимодействие норадреналина с α -адренорецепторами гладких мышц сосуда вызывает его сужение. При мышечной работе этот эффект норадреналина не проявляется, так как метаболиты «маскируют» рецепторы, сосуды расслабляются, что приводит к увеличению диаметра сосудов работающих мышц и обеспечивает рабочую гиперемия скелетных мышц. В конечном итоге, это повышает возможность образования энергии в работающих мышцах. Третий вариант *М.м.у.(р.)* осуществляется за счет использования физических, физико-химических, биохимических и физиологических свойств объекта регулирования. Например, в мышцах имеется система регуляторных белков (тропонин и тропомиозин), которая позволяет регулировать состояние сократительных белков – актина и миозина, т.е. процессы мышечного сокращения и расслабления.

Нервная регуляция – это регуляция функций, основанная на безусловных и условных рефлексах; высшая форма *Н. р.* реализуется в деятельности функциональных систем организма. См. *Рефлекс, Функциональная система.*

Нервные механизмы управления (или регуляции) – это наиболее совершенная форма управления деятельностью органов/систем органов, которая реализуется очень точно и быстро с участием ЦНС. В процессе эволюции нервной системы возникли способы досрочного, упреждающего управления, что расширило границы адаптации организма к внешней среде; произошла

дифференцировка (специализация) нейронных объединений в процессах управления. *Рефлекс* как функциональная единица нервной системы составляет физиологическую сущность управления деятельностью внутренних органов и скелетных мышц. *См. Рефлекс.*

Неспецифическая (или триггерная) раздражимость – это раздражимость, обусловленная процессами, происходящими внутри организма под влиянием раздражителей; в данном случае для живого объекта не имеет значения качество раздражителя – важно, чтобы сила раздражителя превысила пороговое значение. *См. Специфическая (избирательная) раздражимость.*

Опережающее отражение действительности – это свойство живых систем, проявляющееся в опережающем отражении окружающих событий (прежде всего, периодически повторяющихся событий), что определяется сигнальным значением условных раздражителей.

Отрицательная обратная связь – это механизм стабилизации функциональных параметров организма, повышения его устойчивости, при этом регулятор системы изменяет знак возмущающего сигнала на противоположный. **О.о.с.** является одним из кибернетических принципов регуляции функций. *См. Положительная обратная связь.*

Память – это универсальное свойство живых систем, заключающееся в способности фиксировать молекулярные изменения, вызванные тем или иным раздражителем, и воспроизводить эти состояния при определенных условиях.

Полезность – это системообразующий фактор функциональной системы, имеющий адаптивное значение для целостного организма. Экологическое значение полезности результата работы функциональной системы определяется возможностью закрепления положительных результатов в памяти живого организма и их воздействия на последующие поведенческие реакции, взаимоотношение с факторами внешней среды. *См. Память.*

Положительная обратная связь – это механизм самоусиления (саморазвития) физиологического процесса, при этом регулятор системы не изменяет знак возмущающего сигнала, а усиливает его. **П.о.с.** является одним из кибернетических принципов регуляции функций. *См. Отрицательная обратная связь.*

Раздражимость – это способность живых существ отвечать на действие раздражителей (факторов среды) изменением своих свойств, и прежде всего – состояния и свойств плазматических мембран. **Р.** бывает двух видов: *неспецифическая* и *избирательная*.

Регуляция – это управление деятельностью органа/системы органов, которые работают в автономном режиме, т.е. обладают свойством автоматии. **Р.** может осуществляться в двух направлениях: 1) ослаблении (синонимы – торможении, ингибировании, угнетении) деятельности органа/системы органов или 2) усилении (синонимы – активации, стимуляции) деятельности органа/системы органов. Например, сердце обладает свойством автоматии, поэтому управление деятельностью сердца может происходить путем усиления или торможения этой деятельности. *См. Управление.*

Регуляция по возмущению – это принцип саморегуляции параметров гомеостаза организма, позволяющий включать механизмы регуляции еще до отклонения параметров гомеостаза в меняющихся условиях среды обитания.

Регуляция по прогнозированию – это принцип саморегуляции параметров гомеостаза, когда механизмы регуляции включаются до начала действия биологически значимого раздражителя на основе поступающих сигналов, предшествующих появлению раздражителя.

Регуляция по отклонению – это принцип саморегуляции параметров гомеостаза организма, основанный на отрицательной обратной связи. *См. Отрицательная обратная связь.*

Синергетика – это область научных знаний, относящихся к изучению открытых диссипативных (рассеивающих энергию и вещество) систем. Синергетика изучает неравновесные состояния, фазовые переходы, процессы самоорганизации в биологической эволюции.

Системогенез – это процесс образования новых функциональных систем; основные принципы системогенеза: гетерохрония, консолидация элементов, минимальное обеспечение функций. Согласно П.К. Анохину, функциональные системы возникают в связи с необходимостью выполнения какой-то определенной задачи. Под **С.** понимают исторический аспект появления целого ряда функциональных систем организма в онтогенезе. П.К. Анохин выделил два основных периода **С.**: антенатальный и постнатальный. В антенатальном периоде созревают и оформляются (с физиологической точки зрения) те системы, которые необходимы для развития плода и его существования сразу после рождения. Так, в *период внутриутробного развития* у плода формируются системы, участвующие в поддержании постоянства газового состава и регуляции мышечного тонуса. Известно, что у плода сравнительно рано развивается вестибулярный аппарат, в связи с чем относительно рано формируются вестибулопинальные пути, управляющие тонусом мышц. В результате формируется оптимальный вариант расположения тела и конечностей плода в полости матки (повышенный тонус сгибателей, головное предлежание). Для родового акта также сформированы системы, способствующие рациональному продвижению плода по родовым путям. Кроме того, внутриутробно созревают функциональные системы, обеспечивающие в постнатальном периоде лактотрофное питание и другие важные функции организма. На последующих этапах онтогенеза (в *постнатальном периоде*) происходит становление («дозревание») других функциональных систем. В этом отражено еще одно важное положение *теории функциональных систем* – принцип системной гетерохронии, т.е. разное по срокам созревание функциональных систем организма. *См. Функциональные системы.*

Системность – это наиболее общие закономерности управления в сложных живых системах и сообществах, позволяющие подходить к их изучению с точки зрения системного подхода.

Системный подход – это методология научного исследования и познания предмета, основанная на раскрытии объекта во всех его связях и взаимоотношениях, в целостности, в иерархическом соподчинении, системное видение объекта исследования.

Специфическая (или избирательная) раздражимость – это раздражимость, избирательно проявляющаяся к действию строго специфических раздражителей, что обусловлено наличием соответствующего рецепторного аппарата на клетке-мишени. *См. Неспецифическая (триггерная) раздражимость.*

Среда – это все то, что окружает живой организм, а также прямо или косвенно воздействует на него.

Стресс (или общий адаптационный синдром) – это генерализованная неспецифическая реакция организма с целью приспособления к новым условиям существования (Г. Селье, 1936). Согласно «концепции стресса» Г. Селье под влиянием различных вредящих агентов, стрессоров (холод, токсичные вещества в сублетальных дозах, чрезмерная мышечная нагрузка, кровопотеря и т.д.) возникает характерный синдром, который не зависит от природы вызвавшей его причины и называется стрессом. В своем развитии стресс-синдром проходит три стадии. В первой – стадии тревоги – в течение 6–48 ч после начала повреждения наблюдается быстрое уменьшение вилочковой железы, селезенки, печени, лимфатических желез, меняется состав крови (исчезают эозинофилы), в слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта появляются язвы. Во второй стадии – резистентности (устойчивости) – прекращается секреция из гипоталамуса соматотропного и гонадотропного гормонов, и значительно увеличиваются надпочечники. В зависимости от силы воздействия на этой стадии либо происходит увеличение сопротивляемости организма и восстановление исходного состояния, либо организм теряет сопротивляемость, что приводит к третьей стадии – стадии истощения. *См. Адаптация.*

Управление – это совокупность действий, производимых над органом или системой, которые направлены на достижение определенной цели или положительного для организма результата. **У.** в живых системах может осуществляться за счет: а) регуляции, б) инициации, в) координации. В основе **У.** в живом организме лежат местные гуморальные и нервные механизмы. *См. Регуляция, Инициация, Координация, Местные механизмы управления (регуляции), Гуморальные механизмы управления (регуляции), Нервные механизмы управления (регуляции).*

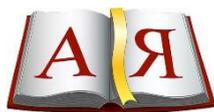
Физиология – это наука о закономерностях и механизмах жизнедеятельности организма на молекулярно-клеточном, органном и системном уровнях; объектом физиологических исследований являются живые организмы различного уровня организации: от простейших до человека.

Функциональные системы – это динамические саморегулирующиеся системы, деятельность всех составных компонентов которых направлена на достижение полезного приспособительного для организма результата. Теория

Ф.с. создана П.К. Анохиным в первой половине XX столетия. Системообразующим фактором любой **Ф.с.** является результат действия. См. *Системогенз, Управление*.

Функция – это специфическая жизнедеятельность клеток, тканей, органов и организма в целом, проявляющаяся как физиологический процесс или совокупность процессов, направленных на сохранение биосистемы.

Экологический оптимум – это зона благоприятного воздействия факторов внешней среды на конкретный живой организм. За пределами зоны **Э.о.** воздействие факторов среды вызывает мобилизацию адаптивных резервов организма, резкие изменения жизненных функций (возникает зона пессимума).



2.3.2. Раздел II. Физиология возбудимых тканей. Синапсы

Абсолютная рефрактерность – это состояние полной невозбудимости ткани, определяемое сначала полной занятостью «натриевого» механизма, а затем инактивацией натриевых каналов, что соответствует пику потенциала действия. См. *Потенциал действия*.

Автоматия – это свойство ряда возбудимых тканей, величина МП которых по времени не постоянна – периодически она снижается (возникает спонтанная деполяризация) и самостоятельно достигает КУД, в результате чего возникает спонтанное возбуждение, после которого МП восстанавливается до исходного уровня, а затем цикл повторяется. Способность к **А.** характерна для Р-клеток синоатриального узла – основного водителя ритма сердца, для ряда нейронов ЦНС, а также для некоторых гладких мышц, например, миоцитов матки.

Адаптация – это приспособление организма к постоянно изменяющимся условиям существования во внешней среде, выработанное в процессе эволюционного развития вида или онтогенеза. **А.** возбудимых тканей, и особенно нервных центров, проявляется в снижении их возбудимости (т.е. в повышении порога возбуждения) при длительном воздействии раздражителя с постоянными физическими характеристиками. См. *Аккомодацию*.

Адренергические синапсы – это синапсы, медиатором в которых является *норадреналин*. Норадреналин синтезируется в нервном окончании из тирозина. До 80% выделившегося в синаптическую щель медиатора подвергается обратному нейрональному захвату, одна часть захватывается эффекторной клеткой (экстранейральный захват), вторая часть диффундирует в кровь, третья часть подвергается расщеплению. **А.с.** локализованы в головном мозге – образованы норадренергическими нейронами голубого пятна продолговатого мозга (часть ретикулярной формации). Аксоны этих нейронов идут к различным структурам лимбической системы, а также к КБП. Эти синапсы осуществляют

торможение нейронов КБП, гипоталамуса и других образований ЦНС. Кроме того, **А.с.** имеются в ганглиях симпатической нервной системы. За счет этих синапсов повышается деятельность сердца, возрастает активность гладких мышц сосудов кожи и пищеварительного тракта, а также снижается активность гладких мышц пищеварительного тракта, дыхательных путей, сосудов сердца и ряда других органов.

Физиологический эффект норадреналина зависит от вида рецептора на постсинаптической мембране. Различают 4 вида адренорецепторов: α_1 -, α_2 -, β_1 и β_2 -рецепторы. В каждом **А.с.**, вероятно, есть все 4 вида рецепторов, но доминирует всегда какой-то один из них. При взаимодействии норадреналина с α_1 -АР (миоциты сосудов кожи и желудочно-кишечного тракта, нейроны головного мозга) происходит деполяризация постсинаптической мембраны и возбуждение клетки-эффектора. α_2 -АР много на пресинаптической мембране **А.с.**, благодаря чему норадреналин оказывает тормозный антидромный эффект, т.е. ингибирует выделение очередной порции норадреналина из пресинапса. β_1 -АР в основном представлены в миокарде; при их активации норадреналином реализуются хронотропный, инотропный, батмотропный и дромотропный эффекты (рост частоты и силы сердечных сокращений, а также возбудимости и проводимости сердечной мышцы). β_2 -АР представлены в гладких мышцах коронарных сосудов, сосудов скелетных мышц, в миоцитах бронхов, матки; при их активации возникает торможение активности соответствующих структур.

Подобно другим синапсам, **А.с.** подвержены фармакологической модуляции. Можно регулировать синтез норадреналина, снижать интенсивность его депонирования в везикулах, усиливать/ингибировать выделение медиатора, избирательно блокировать передачу возбуждения в **А.х.**, используя адреноблокаторы. Например, селективным агонистом α_1 -АР является клофелин. См. *Синапсы, Химические синапсы, Медиаторы, Холинергические синапсы.*

Аккомодация возбудимой ткани – это процесс приспособления возбудимой ткани к медленно нарастающему по силе раздражению, проявляющийся в снижении возбудимости (амплитуды ПД) вплоть до полного ее отсутствия и, следовательно, в постепенном повышении порога возбуждения. При длительной подпороговой деполяризации мембраны изменяется величина КУД. Например, до действия раздражителя КУД составлял -50 мВ, а в результате длительной деполяризации он становится равным -40 мВ или даже -30 мВ, что приводит к снижению возбудимости структуры. Причиной снижения возбудимости является развитие медленной инактивации Na^+ -каналов, в меньшей степени – активация K^+ -каналов. Явление **А.в.т.** лежит в основе *закона градиента*.

Активный транспорт – это наиболее сложно организованный, универсальный для всех клеток перенос веществ через биологические мембраны против электрохимического градиента; осуществляется с обязательной затратой свободной энергии клетки (главным образом АТФ), накапливаемой в процессе обмена веществ. При помощи **А.т.** переносятся гидрофильные полимерные

молекулы, неорганические ионы (Na^+ , Ca^{2+} , K^+ , Cl^-), водород, моно- и дисахариды, аминокислоты, витамины, гормоны и лекарственные вещества. **А.т.** характерен для клеток почек, мозга, эндокринных желез, пищеварительного тракта, гистогематических барьеров. Механизмы **А.т.** лежат в основе способности живой клетки поддерживать постоянство своей внутренней среды (см. **гомеостаз**), значительно отличающейся по составу от окружающей среды. Содержание ионов Na^+ и Cl^- в межклеточной жидкости значительно превышает таковые в клетке в 10 и 50 раз соответственно. K^+ , напротив, является главным внутриклеточным катионом: его содержание в клетках в 30 раз выше, чем в межклеточной жидкости. Эти соотношения принято называть *градиентом концентрации*: для натрия – 10:1, для хлора – 50:1, для калия – 1:30.

Альтерация (или повреждение, или демаркация) – это изменение (обычно угнетение) функционального состояния биологических структур под влиянием какого-либо альтерирующего (повреждающего) воздействия.

Анэлектротон – это комплекс физических и физиологических изменений, возникающих в области приложения к живой ткани анода постоянного тока. Различают *физический анэлектротон* – увеличение мембранного потенциала (гиперполяризация мембраны) и *физиологический анэлектротон* – снижение возбудимости, скорости проведения возбуждения и повышение лабильности клеток (волокон), составляющих ткань. См. *Закон полярного действия постоянного тока (закон Пфлюгера)*.

Биоэлектрические потенциалы – это общее название всех видов электрических процессов (потенциалов), возникающих в клетках, тканях, органах организма человека, животных и растений; являются важнейшими составляющими процессов возбуждения и торможения. Исследование **Б.п.** имеет большое значение для понимания физико-химических и физиологических процессов, протекающих в живых системах. Для внеклеточного и внутриклеточного способов регистрации биопотенциалов в физиологии и клинической медицине используют различные усилители биопотенциалов, осциллографы, быстродействующие самописцы, компьютерные технологии. Отражением суммарной электрической активности сердца, мозга и скелетных мышц являются соответственно электрокардиограмма (ЭКГ), электроэнцефалограмма (ЭЭГ), электромиограмма (ЭМГ), записанные внеклеточным способом при определенном положении отводящих электродов.

Биоэлектрические явления – это электрические токи, возникающие в любом живом организме в результате неравномерного распределения в нем заряженных частиц – ионов. В открытие «живого электричества» огромный вклад внесли опыты Гальвани (1786) и Маттеучи (1836), проведенные на нервно-мышечном препарате лапки лягушки. Различают **Б.я.**, выявляемые в состоянии покоя (мембранный потенциал или потенциал покоя), при возбуждении (потенциал действия, рецепторный или генерационный потенциал, возбуждающий/тормозный постсинаптические потенциалы), при повреждении (потенциал повреждения или демаркационный потенциал). См. *Биоэлектрические потенциалы*.

Возбудимость – это способность высокоспециализированных тканей (нервной, мышечной, железистой) быстро реагировать на раздражение специфической реакцией (генерацией нервного импульса, сокращением, секрецией и др.). Мерой **В.** живой структуры является *пороговая сила раздражителя*, которая вызывает видимую ответную реакцию. **В.** и порог раздражения находятся в обратных соотношениях – чем выше порог, тем ниже **В.** живой структуры и наоборот. **В.** и *раздражимость* характеризуют в сущности одно и то же свойство биологических систем – способность отвечать на раздражение. Однако термин **В.** используется для определения специфических реакций структур, имеющих более позднее филогенетическое происхождение. Иначе говоря, **В.** является высшим проявлением такого общего свойства живого как раздражимость.

Возбудимые ткани – это ткани, клетки которых способны генерировать циклы возбуждения (нервная, мышечная, секреторная или железистая).

Возбуждающий медиатор – это химическое вещество, выделяемое нервными окончаниями, вызывающее возникновение возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) на постсинаптической мембране. См. *Медиаторы, Синапсы*.

Возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) – это потенциал, возникающий в результате деполяризации постсинаптической мембраны при воздействии на нее возбуждающего медиатора, приводящий к возбуждению иннервируемой структуры. В основе формирования ВПСП лежит открывание (активирование) натриевых каналов и возникновение входящего натриевого тока. Нарастание ВПСП происходит в течение 1-20 мс, спад – 1-120 мс.

Возбуждающий синапс – это синапс, в котором деполяризация нервного окончания вызывает выделение возбуждающего медиатора и возникновение возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) на постсинаптической мембране. См. *Синапсы, Возбуждающий постсинаптический потенциал, Медиаторы*.

Возбуждение – это активный процесс, возникающий в результате того или иного воздействия на живой объект; характеризуется сложным комплексом физико-химических и функциональных изменений. Для каждой возбудимой структуры переход в возбужденное состояние определяется осуществлением специфичной для нее деятельности: например, мышца сокращается, эпителиальные (железистые) клетки выделяют секрет, нейроны генерируют нервный импульс. Однако основным признаком **В.** всех возбудимых структур независимо от их специализации является генерация ПД, т.е. изменение мембранного потенциала клетки. ПД во всех случаях является инициатором всех видов деятельности возбудимых структур – проведения возбуждения, сокращения, выделения секрета (ферментов, гормонов).

Воротный механизм (или ворота ионного канала) – это белковые молекулы, расположенные на внешней (m-ворота) и на внутренней (h-ворота) поверхностях мембраны. Эти белки способны к конформации – изменению про-

странственной конфигурации молекул без изменения их химической структуры и свойств. В тысячные доли секунды **В.м.** открывает (активирует) и закрывает (инактивирует) ионоселективный канал, регулируя скорость и «квантовый» характер транспорта ионов. **В.м.** высокочувствителен к различным химическим веществам, в том числе к ферментам, ядам и некоторым фармакологическим препаратам.

Восходящее направление тока – это движение по нерву раздражающего тока, когда анод устанавливается дистальнее катода; при этом ток, текущий от анода к катоду, как бы восходит, поднимается кверху.

Гальванометр – это прибор для измерения слабого электрического тока или напряжения.

Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) – это тормозной медиатор в нервно-мышечных синапсах ракообразных и некоторых синапсах центральной нервной системы позвоночных животных. См. *Медиаторы, Синапсы, Тормозные нейроны.*

Генераторный потенциал (или рецепторный потенциал) – это градуальная деполяризация окончаний афферентных (центростремительных) нервных волокон, обеспечивающая генерацию распространяющегося ПД по нервному волокну.

Герц (Гц) – это единица измерения частоты колебаний; цифра перед «Гц» обозначает число периодических циклических процессов, протекающих в единицу времени (1 с).

Гиперполяризационное торможение – это торможение, развивающееся вследствие увеличения МП (гиперполяризации) клетки; проявляется в росте величины порогового потенциала и снижении возбудимости. См. *Гиперполяризация.*

Гиперполяризация – это увеличение мембранного потенциала по сравнению с его величиной в состоянии покоя, что сопровождается ростом порогового потенциала и снижением возбудимости клетки. Электрографическим проявлением *Г.* является *положительный следовой потенциал*, обусловленный повышенной проницаемостью мембраны для ионов K^+ и Cl^- . При этом наружная поверхность мембраны приобретает избыточный, по сравнению с нормой, «+» заряд, а уровень МП становится несколько выше исходного. Однако это состояние непродолжительно, так как механизмы *активного транспорта* «загоняют» избыточный калий в клетку до восстановления концентрационного градиента калия 1:30 и восстановления исходного состояния клетки – статической поляризации. На этом заканчивается одиночный цикл возбуждения. Гиперполяризационные потенциалы играют решающую роль в работе секреторных клеток, рецепторов сетчатки и некоторых других.

Градиент мышечного сокращения – это зависимость амплитуды одиночного сокращения мышцы от количества сократившихся миофибрилл. Возбудимость отдельных групп мышечных волокон, составляющих целую мышцу,

различна. Пороговая сила тока вызывает сокращение лишь наиболее возбудимых мышечных волокон; амплитуда такого сокращения минимальна. При увеличении силы раздражающего тока в процесс возбуждения последовательно вовлекаются и менее возбудимые группы мышечных волокон; амплитуда сокращений суммируется и растет до тех пор, пока в мышце не останется волокон, не охваченных процессом возбуждения. В этом случае регистрируется максимальная амплитуда сокращения, которая при дальнейшем раздражении не увеличивается, несмотря на нарастание силы тока.

Градиент раздражения – это характеристика скорости нарастания или убывания силы раздражителя. Если скорость изменения интенсивности воздействия раздражителя большая, градиент называется высоким, если малая – низким. См. *Закон градиента*.

Демаркационный потенциал – то же, что и *потенциал повреждения*.

Деполаризация – это сдвиг МП в сторону его уменьшения. При изменении проницаемости клеточной мембраны (под действием раздражителя) активируются «быстрые» Na^+ -каналы, вследствие чего ионы Na^+ лавинообразно пассивно (по градиенту концентрации) поступают в клетку, что вызывает относительное уменьшение положительного заряда на ее поверхности и увеличение его в цитоплазме. В результате сначала трансмембранная разность потенциалов сокращается до нуля, а затем, по мере дальнейшего поступления в клетку Na^+ , происходит перезарядка мембраны – инверсия заряда. Поверхность клеточной мембраны становится электроотрицательной по отношению к цитоплазме – возникает полноценный ПД. Решающая роль ионов Na^+ в развитии **Д.** и ПД показана в исследованиях А. Ходжкина (1952) на гигантском аксоне кальмара. **Д.** может быть как вызванной (при наличии внешнего стимула), так и спонтанной, обусловленной способностью некоторых возбудимых структур, так называемых пейсмекеров, самопроизвольно возбуждаться. См. *Потенциал действия, Автоматия*.

Двигательная единица – это группа мышечных волокон, иннервируемых одним двигательным нейроном передних рогов спинного мозга и, следовательно, сокращающихся одновременно. У человека **Д.е.** состоит из 150 и более мышечных волокон. В пределах одной **Д.е.** все мышечные волокна сокращаются одновременно, но различные **Д.е.** могут сокращаться как одновременно, так и последовательно. Различают две разновидности **Д.е.**: *медленные* и *быстрые*. **Медленные д.е.** состоят в основном из богатых митохондриями и окислительными ферментами *красных мышечных волокон*. Они развивают небольшую силу, сокращаются медленно, выполняют длительную работу умеренной мощности, практически не утомляясь. **Быстрые д.е.** подразделяются на легко утомляемые и устойчивые к утомлению. Первые **Д.е.** образованы *белыми мышечными волокнами*, сокращаются с большой скоростью, развивают большую силу, но быстро утомляются, поэтому способны выполнять большую работу, но в те-

чение короткого времени. Вторые **Д.е.** способны к быстрым и сильным сокращениям в течение продолжительного времени.

В состав скелетной мышцы входят мышечные волокна всех типов, однако в зависимости от функции в ней преобладает тот или иной тип волокон. Соотношение их в каждой мышце индивидуально, т.е. генетически детерминировано. Чем больше в мышцах белых волокон, тем лучше человек приспособлен к выполнению работы, требующей большой скорости и силы. Преобладание красных мышечных волокон обеспечивает выносливость при выполнении длительной работы.

Динамическая (или ритмическая) мышечная работа – это вид мышечной работы, характеризуемый периодическими сокращениями и расслаблениями скелетных мышц с целью перемещения тела или отдельных его частей, а также выполнения определенных рабочих действий. Физиологические реакции при **Д.м.р.** (возрастание частоты сердечных сокращений, артериального давления, ударного и минутного объемов крови, изменение регионального и общего сосудистого сопротивления и др.) зависят от силы и частоты сокращений, размеров работающих мышц, степени тренированности человека, положения тела, в котором выполняется работа, условий окружающей среды.

Естественные раздражители – то же, что и *адекватные раздражители*.

Закон времени – отражает зависимость величины пороговой силы раздражителя от времени его действия: чем сильнее раздражитель, тем меньше то минимальное время, в течение которого он должен действовать, чтобы вызвать ответную реакцию, и наоборот. Зависимость между пороговой силой раздражителя и длительностью его действия имеет вид равносторонней гиперболы (кривая Гоорвега-Вейса-Лапика), ветви которой асимптотичны к линиям, параллельным осям координат (ось абсцисс (X) отражает длительность воздействия стимула, а ось ординат (Y) – пороговую силу раздражителя, вызывающего возбуждение). На этой кривой можно выделить три области: левую, среднюю и правую. *Правая область* свидетельствует о том, что если раздражитель достаточно длительный, то его пороговая сила не зависит от его длительности. При этом минимальная сила такого достаточно длительного раздражителя, вызывающая возбуждение, получила название **«реобазы»**. Иначе говоря, порог раздражения (возбуждения) и реобазы – это тождественные понятия, при условии, что длительность раздражителя достаточно большая. *Средняя область кривой* демонстрирует зависимость пороговой силы раздражителя от его длительности – чем меньше длительность, тем выше должна быть пороговая сила раздражителя, чтобы вызвать возбуждение. В связи с наличием такой зависимости был введен термин **«полезное время»** – это минимальное время, в течение которого раздражитель данной силы должен воздействовать на ткань, чтобы вызвать ее возбуждение. Полезное время для раздражителя, сила которого равна двум реобазам, получило специальное название – **«хронаксия»**. *Левая область кривой* свидетельствует о том, что слишком короткие по длительности стимулы,

какими бы сильными они не были, не способны вызвать возбуждение. Эта закономерность является теоретическим обоснованием применения токов высокой частоты для получения калорического эффекта.

В клинической медицине и в физиологии реобаза и хронаксия широко применяются для оценки возбудимости тканей, например, при лечении ранений нервов. Для этих целей используется специальный прибор – хронаксиметр, который позволяет определить хронаксию и реобазу скелетных мышц, чувствительных нервных волокон, вестибулярного аппарата, сетчатки. При поражении возбудимых структур эти показатели увеличиваются. Таким образом, в целом, **З.в.** отражает важную закономерность – для генерации ПД необходимо определенное количество энергии, чтобы довести деполяризацию мембраны до КУД. Если этой энергии недостаточно, то возбуждение не произойдет.

Закон «Все или ничего» – см. *Закон силы*.

Закон градиента – это закономерность, отражающая зависимость величины пороговой силы раздражителя от скорости его нарастания: для того, чтобы раздражитель вызвал возбуждение, он должен нарастать (по силе) достаточно быстро. Если сила раздражителя нарастает медленно, то из-за развития *аккомодации* порог раздражения возрастает, поэтому для инициации возбуждения величина стимула должна быть больше, чем, если бы она нарастала мгновенно.

Графическое изображение **З.г.** как и *Закона времени* носит гиперболический характер. На кривой также выделяют три области – левую, среднюю и правую. *Правая область кривой* свидетельствует о том, что при достаточно большой скорости нарастания силы раздражителя, его пороговая величина не зависит от скорости нарастания силы. *Средняя область кривой* указывает на то, что при относительно низкой скорости нарастания силы раздражителя его пороговая величина находится в обратной зависимости от скорости нарастания – чем меньше скорость, тем выше порог. *Левая область кривой* отражает важную закономерность – если скорость нарастания силы раздражителя меньше некоторой величины (ее называют минимальным градиентом), то такой раздражитель никогда не сможет вызвать возбуждение, каким бы сильным он не был.

В целом, **З.г.** подтверждает важное положение мембранной теории электрогенеза о том, что при достаточно длительном воздействии подпороговых раздражителей может происходить инактивация Na^+ -каналов, что отражается в снижении КУД. В этом отношении **З.г.** близок к *Закону полярного действия тока (закону Пфлюгера)*. Следует подчеркнуть, что значение **З.г.** существенно выходит за рамки физиологии – технологии применения лекарственных средств, а также различных оздоровительных и профилактических методик и мероприятий, включая закаливающие процедуры, основаны на обязательном учете данной закономерности. Чтобы получить выраженный лечебный эффект, лекарственный препарат должен быть использован сразу же в пороговой дозе.

Наоборот, чтобы получить оздоровительный эффект от закаливающих процедур, их продолжительность и интенсивность воздействия должны нарастать постепенно.

Закон полярного действия постоянного тока (Пфлюгер, 1859) – при действии постоянного тока возбуждение происходит только в момент замыкания или только в момент размыкания цепи. При замыкании/размыкании цепи постоянного тока изменяется сила раздражителя, что и вызывает возбуждение. Это явление находится в полном соответствии с *Законом градиента*. При этом в момент замыкания оно возникает под катодом, а в момент размыкания – под анодом. Этот закон позволяет объяснить механизмы развития возбуждения, в частности, механизмы, лежащие в основе изменения КУД.

При замыкании цепи постоянного тока под катодом происходит деполяризация, и если она достаточна для достижения КУД, то возникает возбуждение – генерируется ПД. Если этого не происходит, то в области катода изменяется возбудимость. В первые моменты замыкания тока возбудимость под катодом вначале возрастает. Это явление получило название «*катэлектротон*». По мере прохождения постоянного тока возбудимость под катодом резко снижается, что получило название «*катодическая депрессия*». В настоящее время явление катодической депрессии объясняют процессом инактивации Na^+ -каналов в результате длительной деполяризации мембраны в области катода. Следует отметить, что явление катодической депрессии открыл российский физиолог Б.Ф. Вериго. Считается, что это явление лежит в основе пресинаптического торможения (см. раздел «Общая физиология ЦНС»). В области анода при замыкании цепи постоянного тока величина МП повышается – возникает гиперполяризация, и поэтому возбуждение не возникает. Вследствие гиперполяризации мембраны возбудимость под анодом снижается. Это явление получило название «*анэлектротон*». Однако, если постоянный ток действует сравнительно долго, то в условиях гиперполяризации происходит снижение КУД, т.е. он приближается к исходному уровню МП. По этой причине в момент размыкания цепи тока в области анода возникает возбуждение, так как величина МП быстро достигает КУД. Выше описанные явления позволили вскрыть механизмы изменения КУД в процессе функционирования возбудимых тканей.

Данный закон возбуждения может использоваться и на практике: если требуется заблокировать проведение возбуждения по нерву (например, болевая рецепция), то можно использовать постоянный ток. При этом в области расположения анода возбудимость будет снижена, что приведет к блоку проведения возбуждения по чувствительному нерву. Аналогично – при длительной деполяризации в области катода, когда возникнет катодическая депрессия.

Закон Дюбуа-Реймона – то же, что и *Закон градиента*.

Законы раздражения – это закономерности, определяющие условия действия раздражителя (сформулированы в отношении электрического тока), которые приводят к возникновению ответной реакции биологического объекта. Су-

ществует 4 основных закона раздражения – закон силы, закон времени, закон градиента и закон полярного действия постоянного тока (закон Пфлюгера). Объединенная формулировка законов силы, времени и градиента гласит – для того, чтобы раздражитель вызвал возбуждение, он должен быть достаточно сильным, длительным и быстро нарастающим. Если эти условия не соблюдаются, то возбуждения не происходит. См. *Закон силы, Закон времени, Закон градиента, Закон полярного действия постоянного тока (закон Пфлюгера)*.

Закон силы – закономерность, отражающая зависимость между интенсивностью (силой) раздражения и величиной ответной реакции: чем сильнее, в определенных пределах, раздражение, тем больше ответная реакция. Чтобы возникло возбуждение, раздражитель должен быть достаточно сильным – пороговым или выше порогового. Под термином **«порог раздражения / возбуждения»** понимается мин сила раздражителя, которая способна преодолеть КУД мембраны. Например, чтобы вызвать возбуждение нейрона при МП= –70 мВ и КУД= –50 мВ, пороговая сила раздражителя должна быть равна 20 мВ. Таким образом, **З.с.** отражает основное условие, необходимое для генерации ПД – достижение КУД мембраны возбудимой структуры. Для одиночных образований (нейрон, аксон, скелетное мышечное волокно) зависимость амплитуды ответа возбудимой ткани от силы раздражителя подчиняется **правилу «все или ничего»** – все раздражители, сила которых равна или выше пороговой, вызывают одинаковый по количественным характеристикам ответ возбудимой структуры. Если речь идет о совокупности отдельных мышечных волокон (скелетная мышца) или отдельных аксонов (нервный ствол), то и в этом случае каждый отдельный элемент (волокно или аксон) тоже отвечает на раздражитель по типу «все или ничего». Но если регистрируется суммарная активность объекта, то амплитуда ПД в определенном диапазоне находится в градуальной зависимости от силы раздражителя: чем больше сила раздражителя, тем больше ответ. При дальнейшем увеличении силы раздражителя амплитуда суммарно ответа остается прежней.

Замедленная реполяризация – это часть фазы реполяризации мембраны, нередко наблюдаемая в конце ПД в скелетной мышце. Замедленное восстановление исходного МП обусловлено уменьшением проницаемости клеточной мембраны для K^+ и замедлением выхода его из клетки. Продолжительность **З.р.** в нерве теплокровных составляет около 100 мс, максимальная амплитуда 5–10 мВ. В сердечной и гладких мышцах тоже наблюдается **З.р.**, но на более высоком уровне – плато.

Избирательная (или селективная) проницаемость мембраны – это свойство биологической мембраны, направленное на поддержание клеточного гомеостаза – оптимального содержания в клетке ионов, ферментов и субстратов. Пути реализации **И.п.м.:** *пассивный транспорт, активный транспорт*.

Изменение возбудимости структуры – это циклические колебания возбудимости структуры в ходе развития одиночного цикла возбуждения (ПД), со-

ответствующие последовательным электрографическим и электрохимическим проявлениям процесса возбуждения. Выделяют следующие фазы цикла возбудимости структуры: *фоновую возбудимость, экзальтацию, абсолютную рефрактерность, относительную рефрактерность, супернормальную возбудимость и субнормальную возбудимость*. После завершения указанных процессов возбудимость восстанавливается, т.е. клетка готова к осуществлению следующего цикла возбуждения (ПД). *См. Потенциал действия.*

Инактивация ионного канала – это переход канала из открытого / проводящего состояния в непроводящее/инактивированное состояние. Это состояние отличается от «закрытого» тем, что деполяризация мембраны не вызывает «открывания» инактивированных ионоселективных каналов. *См. Ионные каналы.*

Инверсия заряда мембраны – это обратимое изменение заряда клеточной мембраны на противоположный, например, при возбуждении, когда в результате движения ионов Na^+ из наружного раствора в цитоплазму, поверхность мембраны на некоторое время становится заряженной отрицательно.

Ионные каналы (или ионоселективные каналы) – это транспортные мембранные системы, избирательно пропускающие те или иные ионы; состоят из поры, селективного фильтра, сенсора (индикатора) напряжения ионов и воротного механизма. Селективность **И.к.** обеспечивается за счет геометрии канала (диаметра устьев поры, диаметра и заряда селективного фильтра). Направленность тока ионов через **И.к.** определяется электрохимическим градиентом.

И.к. могут находиться в трех состояниях: закрытом, инактивированном и открытом / активированном. Существует несколько *воротных механизмов* управления работой **И.к.** Часть каналов управляется за счет разности потенциалов на мембране (*потенциалзависимые*) – для этого рядом с каналом имеется электрический сенсор, который реагирует на изменение величины мембранного потенциала. Ворота канала могут управляться рецептором, расположенным на поверхности мембраны (*рецептоуправляемые*) – при взаимодействии медиатора с этим рецептором происходит открывание/закрывание ворот канала. У механоправляемых каналов проницаемость меняется под влиянием механического раздражения, прилагаемого к микроворсинкам (например, в волосковых клетках внутреннего уха).

И.к. в зависимости от скорости их активации и переноса ионов делятся на *быстрые* (например, натриевые) и *медленные* (например, калиевые, кальциевые). Их топография тесно связана с функциональным назначением клетки. Так, быстрые натриевые токи в скелетных мышечных волокнах обеспечивают возможность осуществления быстрых фазических движений мышц опорно-двигательного аппарата. В то же время медленные кальциевые токи в каналах сердечных сократительных миоцитов играют важную роль в электромеханическом сопряжении в сердце и его ритмической работе. **И.к.** блокируются специфическими веществами и фармакологическими препаратами. Например, мест-

ный анестетик новокаин – блокатор Na^+ -каналов, прекращает проведение возбуждения по нервным волокнам и снимает болевые ощущения.

Ионный градиент (или концентрационный градиент) – это разница в концентрациях ионов между интерстициальной (межклеточной) жидкостью и цитоплазмой. **И.г.** создается за счет работы ионных насосов, которые потребляют от 50–80% метаболической энергии клетки. *См. Активный транспорт.*

Ионный насос (или ионная помпа) – это белковая транспортная система клеточной мембраны, обеспечивающая трансмембранный перенос ионов с затратой энергии (АТФ) против электрохимического градиента; является активным механизмом поддержания *градиентов концентрации* различных ионов внутри и вне клетки. Наибольшее распространение получили следующие **И.н.**: Na^+/K^+ , H^+/K^+ и Ca^{2+} . *См. Натрий-калиевый насос.*

Калиевые каналы – это транспортные системы клеточных мембран, обладающие селективной (избирательной) проницаемостью для ионов калия; состоят из интегральных мембранных белков, обнаружены в плазмолемме всех клеток. Существуют *калиевые неуправляемые каналы* покоя (каналы *утечки*), через которые K^+ постоянно выходит из клетки, что является главным фактором в формировании МП (ПП). *Потенциалчувствительные управляемые* K^+ -каналы сравнительно медленно активируются при возбуждении клетки в фазу деполяризации с последующим увеличением активации, что обеспечивает быстрый выход калия из клетки и реполяризацию мембраны. Таким образом, функция **К.к.** заключается в поддержании МП, модуляции электрической возбудимости нервных и мышечных структур, регуляции объема клетки. *См. Ионные каналы, Потенциал покоя, Потенциал действия.*

Катодическая депрессия – это снижение возбудимости ткани в области катэлектрона (в месте приложения к ней катода) вследствие пропускания через нее сильного или продолжительного постоянного тока; может прекращать проведение нервных импульсов, исчезает через несколько секунд после выключения постоянного тока. *См. Закон полярного действия постоянного тока (закон Пфлюгера).*

Катэлектротон – изменение физических (*физический катэлектротон*) или физиологических (*физиологический катэлектротон*) свойств возбудимой ткани в области приложения к ней катода постоянного тока. *См. Закон полярного действия постоянного тока (закон Пфлюгера).*

Квант медиатора – это количество медиатора, выделяемое при разрушении одной везикулы (пузырька). **К.м.** содержит от 6 до 10 000 молекул медиатора. Этого количества медиатора достаточно для малой деполяризации постсинаптической мембраны и создания потенциала амплитудой 0,5 мВ – миниатюрного потенциала. *См. Медиаторы, Синапсы, Химические синапсы, Миниатюрный потенциал.*

Кимограф – это прибор с вращающимся барабаном для графической регистрации изменяющихся во времени физиологических процессов.

Контрактура мышцы – это длительное, слитное сокращение мышцы. В условиях целостного организма *К.м.* имеет патологическую природу и не управляется корой больших полушарий головного мозга (сознанием, волей человека). В экспериментальных условиях *К.м.* легко воспроизводится путем воздействия на мышцы, например, гиперкалиевым раствором, который вызывает длительную деполяризацию мембраны, что приводит к достаточно длительной активации мышцы (*калиевая контрактура*). Аналогичный эффект можно получить при погружении изолированной мышцы в раствор Рингера, содержащий кофеин. При этом возникает *кофеиновая контрактура*, т.е. длительное сокращение, которое держится в течение всего времени экспозиции мышцы в таком растворе. Данная *К.м.* является следствием высвобождения ионов Ca^{2+} из саркоплазматического ретикулума в результате активации Ca^{2+} -каналов.

Концентрационный градиент – то же, что и *ионный градиент*.

Кривая силы-времени – это график зависимости величины порога от длительности раздражения; имеет вид равносторонней гиперболы. См. *Закон времени*.

Критический уровень деполяризации (КУД, $E_{кр}$) – это минимальная деполяризация клеточной мембраны, при достижении которой неминуемо генерируется полноценный ПД. Деполяризация клетки, достигнув критической величины (КУД), самопроизвольно ведет к открытию потенциалзависимых m -ворот Na^+ -каналов, в результате чего Na^+ устремляется в клетку, ускоряя деполяризацию независимо от действия раздражителя. Величина КУД у разных возбудимых клеток неодинакова. В среднем, у нейронов и мышечных волокон она составляет примерно -50 мВ. Допустим, клетка в условиях покоя имеет ПП (МП), равный -70 мВ, в этом случае для возбуждения клетки достаточно уменьшить ПП (деполяризовать мембрану) до -50 мВ, т.е. на 20 мВ.

КУД является основным условием возбуждения клетки – любой раздражитель, способный снизить ПП (МП) до КУД, может возбудить эту клетку. При достижении КУД дальнейший процесс деполяризации в силу регенеративности будет продолжаться самостоятельно и приведет к открытию всех Na^+ или Ca^{2+} -каналов, т.е. к генерации полноценного ПД. Если ПП не достигнет КУД, то в лучшем случае возникнет так называемый *местный потенциал (локальный ответ)*. Раздражители, которые вызывают гиперполяризацию ткани в момент воздействия, не смогут вызвать возбуждение, т.к. в этом случае ПП не достигнет КУД, а наоборот, увеличится. См. *Потенциал действия*.

Лабильность (или функциональная подвижность) – это скорость протекания элементарных физиологических процессов (циклов возбуждения), определяющая функциональное состояние живого субстрата. Термин «лабильность» предложен Н.Е. Введенским. Мерой *Л.* является максимальное количество импульсов возбуждения (ПД), которое может воспроизвести ткань в соответствии с ритмом раздражения в единицу времени (в 1 с).

Циклические изменения возбудимости и наличие фазы абсолютной рефрактерности в каждом цикле возбуждения приводят к тому, что частота возбуждения не может увеличиваться беспредельно. При чрезмерно высоких частотах раздражения неизбежно наступает *трансформация ритма возбуждения* в соответствии с функциональной *Л.* раздражаемой ткани. Следовательно, мерой функциональной *Л.* является продолжительность периода (фазы) абсолютной рефрактерности. *Л.* различных тканей существенно различается. Так, *Л.* нерва равна 500–1000 имп/с, мышцы – около 200 имп/с, нервно-мышечного синапса – порядка 100 имп/с. *Л.* ткани понижается при длительном бездействии органа и при утомлении, а также в случае нарушения иннервации органа.

Латентный период – это временной интервал от начала действия раздражителя до видимой ответной реакции.

Локальный ответ – это активная местная деполяризация, возникающая вследствие увеличения ионной проницаемости клеточной мембраны при действии подпорогового раздражителя. При снижении мембранного потенциала до КУД *Л.о.* перерастает в ПД. В естественных условиях распространения нервного импульса и искусственном раздражении электрическим током *Л.о.* возникает на фоне пассивного, электротонического снижения мембранного потенциала. В спонтанно (самопроизвольно) возбуждающихся клетках локальный ответ возникает без предварительной электротонической деполяризации, в силу периодически возникающего повышения проницаемости клеточной мембраны.

Локальный потенциал – то же, что и *местный потенциал*.

Максимальная ответная реакция – это наибольшая реакция ткани или органа, возникающая в ответ на максимальное раздражение.

Медиаторы – это химические вещества, выделяемые из нервных окончаний (пресинапсов) под влиянием нервного импульса, с помощью которых возбуждение передается с одной клетки на другую (*возбуждающий медиатор*) или возникает торможение (*тормозной медиатор*). Механизм передачи сигнала связан с взаимодействием *М.* с рецепторами в постсинаптической части, что вызывает ряд физиологических эффектов, в том числе изменение проницаемости постсинаптической мембраны для определенных ионов, приводящей к ее деполяризации или гиперполяризации. В роли *М.* выступают десятки химических веществ, каждый из которых соответствует определенным критериям:

- вещество выделяется из клетки при ее активации,
- в клетке имеются ферменты для синтеза данного вещества,
- в соседних клетках имеются белки-рецепторы, активируемые данным медиатором,
- фармакологический (экзогенный) аналог имитирует действие медиатора.

Основным *М.* периферических отделов соматической и парасимпатической нервной системы является ацетилхолин; симпатической нервной системы – симпатин (адреналин, норадреналин). В структурах мозга медиаторами являются более 30 биологически активных веществ; к наиболее изученным от-

носятся норадреналин, ацетилхолин, некоторые моноамины (адреналин, серотонин, дофамин) и аминокислоты (глицин, глутаминовая кислота, гамма-аминомасляная кислота (ГАМК)), нейропептиды (энкефалины, нейротензин, ангиотензин-II, соматостатин, вещество Р) и др.

Ранее предполагали, что каждому медиатору соответствует специфическая реакция постсинаптической мембраны – возбуждение или торможение. Однако это не так: характер постсинаптического эффекта задается не только характером медиатора, но и свойствами постсинаптических механизмов – комбинациями постсинаптических рецепторов и ионных каналов. Существуют **М.** (например, ГАМК), для которых обнаружены эффекты только одной направленности (тормозные). Наряду с **М.** в синапсе есть *модуляторы* – вещества, которые прямо не участвуют в процессе передачи сигнала от нейрона к нейрону, но могут, этот процесс существенно усиливать или ослаблять. См. *Синапсы, Химические синапсы, Модуляторы синапсов, Принцип Дейла.*

Мембранный потенциал – то же, что и *потенциал покоя.*

Мембранный транспорт – это переход веществ из внеклеточной среды во внутриклеточную, либо, наоборот, из внутриклеточной во внеклеточную. Кроме того, различают транспорт веществ из цитоплазмы во внутриклеточные отсеки (компарменты) или, наоборот, из отсеков в цитоплазму. Любой вид **М.т.** определяется свойствами переносимого вещества – его способностью растворяться в воде, размерами, химическими свойствами, а также электрохимическим градиентом, т. е. разницей зарядов и концентрации веществ между наружной и внутренней поверхностью плазматической мембраны. Различают *пассивные* и *активные* виды **М.т.** Процесс транспорта веществ через мембрану может регулироваться, поэтому проницаемость для конкретного вещества – величина, изменяемая во времени. Существует несколько основных механизмов такой регуляции – за счет изменения уровня мембранного потенциала (*потенциалзависимый механизм*) или за счет активации специфических клеточных рецепторов (*рецепторуправляемый механизм*).

Местное возбуждение – это возбуждение, возникающее в месте раздражения и электротонически распространяющееся на небольшое (1–2 мм) расстояние, так как быстро «затухает» во времени. Графически выглядит как незначительное отклонение от уровня ПП (предспайк). **М.в.** возникает локально при действии слабых – подпороговых стимулов, не вызывающих видимых физиологических проявлений; характеризуется некоторым повышением возбудимости структуры; при суммации серии локальных токов может перейти в распространяющееся возбуждение. **М.в.** имеет большое физиологическое значение, особенно в области синаптической передачи и при медленных межклеточных взаимодействиях в мозге. См. *локальный ответ.*

Местный потенциал (или локальный потенциал) – это форма проявления местного возбуждения; характеризуется частичной деполяризацией клеточной мембраны, возникающей в ответ на подпороговое раздражение, а также

в спонтанном (самопроизвольном, без внешнего раздражения) повышении проницаемости клеточной мембраны. **М.п.** в возбудимых клетках также являются: возбуждающий/тормозный постсинаптические потенциалы (ВПСП/ТПСП) и рецепторные потенциалы (РП). Свойства такого ответа существенно отличаются от импульсного (ПД):

- амплитуда **Л.п.** составляет 10–40 мВ;
- распространяется **Л.п.** на 1–2 мм с затуханием (декрементом);
- величина **Л.п.** возрастает с увеличением силы стимула, т.е. подчиняется закону силы;
- **Л.п.** суммируется, т.е. возрастает при повторных частых подпороговых раздражениях;
- при возникновении **Л.п.** возбудимость ткани/клетки увеличивается.

Повышение возбудимости клетки во время генерации **Л.п.** объясняется тем, что клеточная мембрана оказывается частично деполяризованной. Если КУД остается на постоянном уровне, то для его достижения во время локального ответа нужен раздражитель значительно меньшей силы. Кроме того, при частичной деполяризации клеточной мембраны начинают активироваться Na⁺-каналы. *См. Потенциал действия.*

Миниатюрные потенциалы концевой пластинки (МПКП) – это небольшие изменения МП концевой пластинки нервно-мышечных синапсов, вызываемые спонтанным (самопроизвольным, без внешнего стимула) выделением из нервного окончания квантов медиатора. **МПКП** возникают редко (с интервалом в 1 с) в условиях покоя. *См. Постсинаптические потенциалы, квант медиатора, нервно-мышечный синапс, Концевая пластинка.*

Миограф – это прибор для записи сокращения мышцы на движущуюся бумагу.

Модуляторы синапсов – это вещества, прямо не участвующие в процессе передачи сигнала от нейрона к нейрону, но существенно усиливающие или ослабляющие этот процесс. Изменять свое состояние химические синапсы могут под влиянием некоторых гормонов, циркулирующих в крови и веществ, высвобождаемых постсинаптическими клетками (обратная связь). К локальным постсинаптическим **М.с.** относят, предположительно, простагландины (ненасыщенные оксикарбоновые жирные кислоты), которые влияют на все звенья синаптического процесса – секрецию медиатора, работу аденилатциклаз и т.д. В настоящее время известно много фармакологических веществ, способных модифицировать работу химических синапсов; среди них есть блокаторы нейросекреции, синаптических рецепторов, систем разрушения нейромедиатора.

Надпороговое раздражение – это раздражение по силе выше пороговой величины.

Натриевые каналы – это белковые транспортные системы клеточных мембран, обладающие селективной (избирательной) проницаемостью для ионов натрия; присутствуют практически в любой клетке. Существуют *быстрые*

потенциалчувствительные Na^+ -каналы, которые быстро активируются при уменьшении МП, что обеспечивает вход Na^+ в клетку во время ее возбуждения (восходящая часть ПД). Затем эти каналы быстро инактивируются. *Медленные неуправляемые* Na^+ -каналы – каналы утечки, через которые Na^+ постоянно диффундирует в клетку и переносит с собой по механизму вторичноактивного транспорта (симпорта) другие молекулы, например, глюкозу, аминокислоты и др. Таким образом, Na^+ -каналы утечки обеспечивают вторичный трансмембранный транспорт веществ и участие ионов натрия в формировании МП. Блокаторами (антагонистами) *Н.к.* являются: местные анестетики (например, новокаин, лидокаин), противосудорожные препараты, токсины (например, тетродотоксин), антиаритмические препараты. *См. Ионные каналы, Потенциал действия.*

Натрий-калиевая АТФаза (Na^+/K^+ -АТФаза) – это интегральный мембранный белок-фермент, расщепляющий АТФ и использующий освобождающуюся при этом энергию для переноса Na^+ из цитоплазмы в наружный раствор и одновременного введения K^+ из наружного раствора в цитоплазму; активируется увеличением внутриклеточной концентрации Na^+ и/или внеклеточной концентрации K^+ . Участки связывания Na^+ расположены на цитоплазматической поверхности АТФазы, а K^+ – на наружной поверхности. Данная АТФаза обладает свойством *электрогенности*, т.к. при гидролизе одной молекулы АТФ 3 иона Na^+ выкачиваются из клетки в обмен на 2 иона K^+ , создавая дополнительную разность зарядов (*электрический градиент*) на мембране. Блокаторами Na^+/K^+ -АТФазы является гликозид убаин (стероид, получаемый из древесины *Asocanthera ouabaio*) и гликозиды наперстянки, специфически взаимодействующие с участком связывания K^+ ; применяются для быстрой дигитализации.

Натрий-калиевый насос (Na^+/K^+ -насос) – это ферментная система плазмолеммы, осуществляющая сочетанный перенос против электрохимического градиента ионов Na^+ из цитоплазмы в наружный раствор в обмен на ионы K^+ ; активируется повышением внутриклеточной концентрации Na^+ или внеклеточной концентрации K^+ ; функционирует за счет энергии, освобождающейся при расщеплении АТФ. Таким образом, Na^+/K^+ насос обеспечивает создание трансмембранных *концентрационных градиентов* ионов Na^+ и K^+ , участвует в создании МП и генерации ПД нервных и мышечных элементов. Na^+/K^+ -насос состоит из Na^+/K^+ -АТФазы. *См. Натрий-калиевая АТФаза.*

Нервно-мышечная передача – это синаптическая передача возбуждения с нерва на мышцу.

Нервно-мышечный препарат – это изолированный препарат нерва вместе с иннервируемой им мышцей.

Нервно-мышечный (или мионевральный) синапс – это специализированное межклеточное образование, обеспечивающее передачу возбуждения с нервного волокна на мышечное волокно или гладкомышечную клетку.

Нисходящее направление тока – это направление движения по нерву раздражающего тока, когда катод установлен дистальнее анода. При этом ток, текущий от анода к катоду, как бы «нисходит» по нерву, опускается сверху вниз.

Овершут (или спайк) – это часть пика ПД выше изоэлектрической (нулевой) линии, когда заряд клеточной мембраны изменяется на противоположный. *См. Потенциал действия.*

Одиночное мышечное сокращение – это мышечное сокращение, возникающее при раздражении изолированной скелетной мышцы (например, икроножной мышцы лягушки) одиночным импульсом тока пороговой или надпороговой величины. В **О.м.с.** различают: *латентный* (скрытый) период сокращения (10мс), фазу *укорочения* (50мс) и фазу *расслабления* (50 мс). Мышечному сокращению предшествует процесс возбуждения, электрографическим проявлением которого является биопотенциал. По времени своего развития биопотенциал совпадает с латентным периодом **О.м.с.** Возбудимость мышцы во время **О.м.с.** изменяется в соответствии с фазами ПД. В естественных условиях в организме **О.м.с.** не наблюдается, так как по двигательным нервам, иннервирующим мышцу, идет частотная импульсация, вызывающая суммацию одиночных сокращений – тетанус. *См. Потенциал действия, Изменение возбудимости структуры, Тетаническое мышечное сокращение и Градиент мышечного сокращения.*

Однофазный потенциал действия – это ПД, зарегистрированный на осциллографе с помощью одного отводящего электрода и поэтому состоящий из одной фазы (отклонения в одну сторону от изоэлектрической линии). Для исключения второй фазы, другой (индифферентный) отводящий электрод устанавливают на инактивированный участок ткани (например, на убитый конец нерва или удаленную поверхность тела, обнаженную кость), потенциал которых не изменяется при развитии деполяризации под активным электродом.

Оптимальная частота – это частота раздражения, при которой ответная реакция клетки, ткани или органа является максимальной. Превышение **О.ч.** ведет к снижению ответной реакции – развивается пессимум. *См. Оптимум физиологической реакции и Пессимум физиологической реакции.*

Оптимум физиологической реакции – это усиление (вплоть до максимума) ответной реакции клетки, ткани или органа при уменьшении силы (*оптимум силы*) или частоты (*оптимум частоты*) раздражения. В явлении **О.ф.р.** ключевую роль играет продолжительность фазы супернормальной возбудимости. Если каждый последующий раздражающий импульс «попадает» в период супернормальной возбудимости предшествующего цикла возбуждения, то конечная физиологическая реакция возрастает до оптимальной величины (оптимум реакции).

Отрицательная негативность – то же, что и *следовая деполяризация*.

Отрицательный следовой потенциал – то же, что и *следовая деполяризация*.

Парабиоз – комплекс функциональных изменений, возникающий в нерве или мышце в месте действия на них альтерирующих (повреждающих) агентов. В качестве альтерирующих агентов могут выступать химические вещества (хлористый калий, анестетики (новокаин), токсины, наркотики), нагревание, охлаждение, постоянный электрического ток и др. Явление *П.* описано Н.Е. Введенским в начале XX века. Работая с классическим нервно-мышечным препаратом лягушки, он показал, что в месте альтерации (повреждения) – между местом раздражения нерва и мышцей, изменяется возбудимость ткани – извращается ответ мышцы на раздражение, что отражается на процессах проведения возбуждения по нерву.

В развитии *П.* выделяют несколько последовательных фаз: *уравнительную* (провизорную) (I), *парадоксальную* (II) и *тормозную* (III). Все они характеризуются разной возбудимостью и проводимостью в ответ на раздражители разной силы и частоты. Удаление альтерирующего агента приводит к постепенному (через парадоксальную и уравнительную фазы) восстановлению нормальных силовых отношений при раздражении нерва до очага повреждения. Н.Е. Введенский придавал большое значение открытому им явлению, назвав его парабиозом (*пара* – около, *био* – жизнь) – состоянием пограничным между жизнью и смертью.

После создания мембранной теории электрогенеза стало очевидным, что явления, описанные Н.Е. Введенским, связаны с инактивацией Na^+ -каналов аксонов, входящих в состав седалищного нерва нервно-мышечного препарата лягушки. Эта инактивация вызывалась повреждающим агентом (гиперкалиевым раствором) и усиливалась проходящими через очаг альтерации ПД. Изучение особенностей *П.* привело к открытию факта перехода возбуждательного процесса в тормозный. Было установлено, что возбуждение, приходящее в парабиотический участок, угнетает возбуждение, генерируемое в нем, но одновременно усиливает возбудимость околопарабиотической области. Н.Е. Введенский считал *П.* универсальной реакцией живых тканей на раздражение. Концепция парабиоза легла в основу унитарной теории, согласно которой возбуждение и торможение имеют общее происхождение и могут переходить друг в друга. Исследователи ВНД обратили внимание на то, что при некоторых состояниях мозга (в том числе при засыпании и просыпании), судя по соотношению «сила раздражителя – величина ответной реакции», также наблюдаются явления, подобные парабиозу Н.Е. Введенского. Поэтому учение о парабиозе до настоящего времени широко используются при теоретических разработках в области физиологии ВНД.

Парадоксальная фаза – вторая стадия парабиоза, в течение которой сильные ритмичные раздражения, приложенные выше парабиотического участка, вызывают меньшие по амплитуде тетанические сокращения мышцы, чем слабые раздражения. Эффекты от раздражения одиночными стимулами разной силы уравнены или извращены, т.е. ответная реакция на слабые раздражители

превосходит по силе реакцию на сильные раздражители; в ряде случаев ткань вообще не реагирует на них. Таким образом, **П.ф.** соответствует углублению парабриоза. См. *Парабриоз*.

Пассивный транспорт – это перенос веществ через клеточные мембраны по механизмам простой или облегченной диффузии, которые обуславливаются электрохимическим градиентом транспортируемых веществ (в соответствии с законом Фика) и не требуют затрат энергии. Проникновение веществ через клеточные мембраны может происходить непосредственно через липидный бислой (жирорастворимые молекулы O₂, CO₂ и др.), через специфические каналы (водные, ионные, белковые) или с участием специфических белков-переносчиков.

Периэлектротон – это контрастные изменения физиологических свойств нерва на некотором расстоянии от места приложения полюсов постоянного тока (в околоэлектротонической зоне). На расстоянии около 2 см в сторону от катода возбудимость нерва понижена, а на таком же расстоянии за пределами анода – повышена.

Пессимальное торможение – это снижение возбудимости, наблюдаемое при *пессимуме физиологической реакции*; причиной является сильная и продолжительная деполяризация, переводящая Na⁺-каналы в состояние медленной инактивации.

Пессимум физиологической реакции – это ослабление или полное прекращение ответной реакции возбудимого образования при чрезмерно сильном (*пессимум силы*) или частом (*пессимум частоты*) ритмическом раздражении. В происхождении **П.ф.р.** важную роль играет длительность абсолютного, и в меньшей степени относительного, рефрактерных периодов.

Если каждый последующий импульс раздражающего тока совпадает с периодом *абсолютной рефрактерности* предыдущего цикла возбуждения, новый цикл возбуждения не возникает. Следовательно, длительность периода абсолютной рефрактерности является критической количественной мерой *лабильности*, своеобразной «мертвой зоной», разделяющей следующие ПД и придающей импульсации дискретный характер. Если каждый последующий раздражающий импульс «попадает» в период *относительной рефрактерности* предыдущего цикла, возбуждение может иметь местный характер и не вызовет физиологической реакции, или вызовет – но только в том случае, когда будет значительно превышать пороговое значение. Продолжительность рефрактерных фаз меняется в процессе стимуляции. При увеличении суммарного интервала абсолютной и относительной рефрактерной фаз пессимальная реакция выражена резко.

Пессимум частоты – это частота раздражения выше оптимальной, при которой ответная реакция клетки, ткани или органа становится ниже максимальной (оптимальной). См. *Пессимум физиологической реакции*.

Пик (спайк) – это наиболее характерная часть пикообразного ПД. Амплитуда спайка в нервных волокнах теплокровных животных составляет 110–120 мВ, продолжительность – около 1 мс. **П.** состоит из восходящей части,

создаваемой движением ионов натрия (или кальция) в цитоплазму и нисходящей, реполяризирующей части, создающейся в результате движения ионов калия из цитоплазмы в межклеточное пространство. Возникновение *П.* подчиняется принципу «все или ничего». См. *Закон силы*.

Подпороговая суммация – это наложение локальных ответов друг на друга при частом следовании подпороговых стимулов, когда очередной стимул приходится на период развития локального потенциала, вызванного предыдущим стимулом. В результате такой суммации локальные потенциалы могут перерасти в ПД.

Полная деполяризация – это снижение МП до нуля с последующей инверсией заряда; возникает при действии пороговых и надпороговых раздражителей. Развитие *П.д.* становится неотвратимым после того, как *частичная деполяризация* достигнет критической точки (КУД). Электрографическим проявлением *П.д.* является восходящая часть пикообразного потенциала (спайка) – от КУД до точки инверсии заряда. *П.д.* лежит в основе *распространяющегося возбуждения*. См. *Деполяризация*.

Положительная негативность – то же, что и *следовая гиперполяризация*.

Положительный следовой потенциал – то же, что и *следовая гиперполяризация*.

Пора ионного канала – это динамическая структура, образованная трансмембранным белком-ферментом с высокой каталитической активностью, который способен осуществлять перенос ионов через мембрану со скоростью, в 200 раз превышающей скорость простой диффузии. *П.и.к.* может находиться в открытом или закрытом состоянии. См. *Ионные каналы*.

Порог раздражения (или пороговая сила раздражителя) – это наименьшая сила раздражения, вызывающая специфическую ответную реакцию возбудимой ткани (ПД) при неограниченном ее действии во времени. *П.р.* является мерой возбудимости: чем выше возбудимость ткани, тем ниже *П.р.* и наоборот. Раздражение ниже порогового называется подпороговым, выше порогового – надпороговым.

Сила раздражителя – понятие собирательное, отражающее степень выраженности раздражающего воздействия стимула на клетку/ткань. Например, сила электрического тока выражается в амперах (А), температура среды – в градусах (°С), концентрация химического вещества – в миллимолях на 1 л, сила звука – в децибеллах (дБ) и т.д. При использовании в качестве раздражителя электрического тока предложенное определение пороговой силы совпадает с понятием «реобаза». См. *Закон силы*, *Реобаза*.

Пороговое время (или полезное время) – это минимальное время, в течение которого раздражитель *пороговой силы* должен воздействовать на клетку/ткань, чтобы вызвать ее возбуждение. *П.в.* называют также *полезным временем*, т.к. раздражитель обеспечивает деполяризацию мембраны только до КУД. Далее ПД развивается независимо от действия раздражителя, и дальней-

шее раздражение становится ненужным – бесполезным. В эксперименте и клинической практике в связи с трудностью определения *П.в.* (пологая часть кривой силы-времени) для оценки свойств возбудимой ткани чаще используют не *П.в.*, а *хронаксию* (крутая часть кривой силы-времени). См. *Закон времени, Полезное время, Хронаксия.*

Пороговый потенциал (ΔV) – это минимальная величина, на которую необходимо снизить МП, чтобы возникло возбуждение (ПД). Арифметически ΔV есть разница между МП клетки и КУД, что обычно составляет 20–30 мВ. *Возбудимость* клеток ΔV и находятся в обратных соотношениях: чем меньше ΔV , тем выше возбудимость клетки и наоборот.

Последовательная (или временная) суммация нервных процессов – это суммация ВПСП/ТПСП во времени, когда на нейроне в области аксонального холмика происходит интеграция возбуждающих / тормозных стимулов с отдельных участков мембраны на определенном отрезке времени.

Потенциал действия (ПД) – это относительно быстрое кратковременное изменение разности потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки (или между двумя точками ткани), возникающее в момент возбуждения. Электрографическая форма внутриклеточно отводимых ПД и их амплитудно-временные характеристики зависят от вида возбудимых клеток. При регистрации ПД нейронов (сомы и отростков) и скелетных мышечных волокон с помощью микроэлектродной техники наблюдается типичный пикообразный потенциал. В нем выделяют следующие компоненты: изоэлектрическую линию, предспайк, пик (спайк), следовые процессы. Наиболее выраженной и характерной частью является пик (спайк), его амплитуда в нейронах, нервных и скелетно-мышечных волокнах теплокровных животных составляет 110–150 мВ, продолжительность 0,6–2,0 мс. Кроме того, на графике отмечают КУД, так называемый *овершут* (линию нулевого потенциала) и точку *инверсии заряда*.

Гладкомышечные клетки могут также генерировать пикообразные потенциалы (например, миоциты матки крысы), но нередко они генерируют платообразные потенциалы, что характерно для миоцитов матки беременных и рожавших женщин. Миокардиоциты желудочков сердца генерируют платообразный потенциал, а миоциты проводящей системы сердца – почти пикообразный потенциал. При этом ПД у гладких мышц длится секунды или даже минуты (миоциты беременных женщин), а у сердечной мышцы – 250–300 мс. На протяжении одиночного цикла возбуждения (ПД) мембрана последовательно меняет свое электрохимическое состояние. Выделяют следующие последовательные стадии: а) *статическую поляризацию*, предшествующее собственно возбуждению состояние физиологического покоя (ПП или МП), б) *деполяризацию*, в) *реполяризацию*, г) *гиперполяризацию*. Функциональное значение ПД тесно связано с проявлением специфической функции органа, ткани или клетки, где он возникает. ПД регулирует распространение возбуждения по нерву, выделение медиа-

торов в нервных окончаниях, внутриклеточную концентрацию кальция и сокращение мышечной ткани, выброс гормонов железами внутренней секреции и др.

Потенциал концевой пластинки (ПКП) – это ВПСП нервно-мышечного синапса, т.е это локальный потенциал, который электротонически распространяется по мембране. ПКП раздражает соседнюю с постсинаптической электровозбудимую мембрану мышечного волокна, что приводит к генерации в ней ПД. См. *Возбуждающий постсинаптический потенциал, Миниатюрный потенциал концевой пластинки.*

Потенциал повреждения (или демаркационный потенциал) – разность потенциалов между неповрежденной и поврежденной поверхностями живых возбудимых тканей (мышцы, нервы). При этом поврежденная поверхность является электронегативной (электроотрицательной) по отношению к неповрежденной поверхности. *П.п.* представляет собой исторически первое понятие, введенное в физиологию для обозначения электрической активности живых организмов. Изучение природы *П.п.* послужило толчком к созданию мембранной теории возникновения биопотенциалов.

Потенциал покоя (ПП) (или мембранный потенциал (МП), или статическая поляризация) – это постоянная разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки/мышечного волокна в условиях физиологического покоя. Обычно, при использовании микроэлектродной техники или метода сахарозного мостика ПП различных возбудимых структур составляет 50–90 мВ, со знаком минус внутри клетки. К факторам, обуславливающим существование статической поляризации мембраны, относятся:

- наличие трансмембранных градиентов концентрации ионов Na^+ , K^+ и Cl^- ;
- высокая избирательная проницаемость мембраны для ионов K^+ , связанная с наличием в ней в состоянии покоя постоянно открытых K^+ -каналов, и практически полная непроницаемость для ионов Na^+ , предотвращающая их поступление в клетку. В связи с этим постоянный ток калия из цитоплазмы в межклеточную жидкость создает относительный дефицит «+» зарядов у внутренней поверхности мембраны и их избыток на наружной поверхности. Таким образом, суммарный «+» заряд на поверхности клетки превышает таковой в цитоплазме.

- работа Na^+ - K^+ - АТФазных «насосов», поддерживающих постоянные ионные градиенты концентрации. Обратное поступление калия в клетку, необходимое для поддержания калиевого градиента, происходит постоянно в эквивалентных количествах благодаря механизмам *активного транспорта* с участием трансмембранных транспортных белков-ферментов и АТФ.

Таким образом, исследование природы ПП показало, что во всех возбудимых структурах его наличие обусловлено преимущественно ионами K^+ , поэтому токи, регистрируемые в состоянии статической поляризации, называются токами покоя, или калиевыми токами.

Пресинаптическая мембрана – это специализированная часть нервного окончания, обращенная к синаптической щели. В химических синапсах через

нее происходит выделение медиатора, а в некоторых случаях и реабсорбция медиатора в цитоплазму нервного окончания.

Пространственная суммация нервных процессов – это суммирование на аксональном холмике нейрона постсинаптических потенциалов, которые возникают одновременно в различных точках этого нейрона, в ответ на приходящие от различных нейронов ПД. Даже если каждый отдельный стимул вызывает лишь подпороговые ВПСП, синхронное их воздействие способно довести МП нейрона до критического уровня деполяризации и тем самым вызвать возбуждение нейрона.

Раздражимость (или реактивность) – это способность всего живого реагировать на внешнее раздражение адекватными (приспособительными) реакциями (если раздражитель не превышает крайних, экстремальных пределов), направленными на обеспечение сохранения постоянства внутренней среды (гомеостаз), поддерживаемого за счет сформировавшихся в процессе эволюции механизмов саморегуляции. **Р.** проявляется в изменениях текущих значений физиологических параметров, величина которых превышает их сдвиги в покое. Во всех проявлениях жизнедеятельности организмов **Р.** играет исключительную роль – с ней связаны проявления роста, развития, размножения, передвижения и т.д.

Эволюционно древней реакцией живой клетки на раздражение считаются *таксисы* – положительные по отношению к питательным веществам, теплу, свету и отрицательные – по отношению к агрессивным воздействиям. В основе таксисов лежат структурные перестройки протоплазмы клеток; это свойство присуще всем живым клеткам. В процессе эволюции возникли высоко дифференцированные (высокоспециализированные) клетки/ткани – мышечные, секреторные и нервные. Свойство раздражимости естественным образом трансформировалось у них в свойство *возбудимости* – способности быстро реагировать на раздражение изменением молекулярных свойств клетки и развитием процесса возбуждения. См. *Возбудимость*.

Раздражители (или стимулы) – это факторы (агенты) внешней среды или внутренней среды организма, которые, воздействуя на биологическую систему (клетку, ткань, орган или организм в целом), вызывают в ней ответную реакцию. В соответствии с физической (энергетической) природой **р.** делят на химические, механические, температурные, световые, звуковые и др. По биологическому значению **р.** подразделяют на *адекватные* и *неадекватные*. По силе воздействия раздражители делят на подпороговые, пороговые (оказывают минимальное эффективное воздействие), максимальные и сверхсильные. Последние могут оказывать повреждающее действие, а также вызывать болевые и неадекватные ощущения.

Распространяющееся возбуждение – это возбуждение, распространяющееся без «затухания» (декремента) на значительные расстояния от места возникновения; возникает: а) при действии пороговых и надпороговых стиму-

лов; б) вследствие суммации серии локальных ответов (*местного возбуждения*). **Р.в.** проявляется видимой физиологической реакцией; графически характеризуется развитием ПД (спайка) и инверсией заряда мембраны; сопровождается циклическими изменениями возбудимости и наличием периода абсолютной рефрактерности. **Р.в.** имеет большое физиологическое значение, особенно при реализации «быстрых» процессов – например, проведении возбуждения в двигательных соматических нервах и др. Скорость распространения возбуждения в нервных волокнах теплокровных животных достигает 100–120 м/с.

Реактивность – то же, что и *раздражимость*.

Реобазис – это наименьшая сила раздражителя, вызывающая импульсное возбуждение (ПД). *См. Закон времени.*

Реполаризация мембраны – это восстановление исходного уровня поляризации клеточной мембраны. Главными факторами **Р.м.** являются: а) процессы активного транспорта ионов Na^+ из клетки в межклеточное пространство; б) процессы пассивного транспорта ионов K^+ из клетки по градиенту концентрации. Электрографическими проявлениями **Р.м.** являются нисходящая часть пика ПД (*быстрая реполяризация*) и *отрицательный следовой потенциал* (*медленная реполяризация*). **Р.м.** до уровня ПП приводит к открыванию h-ворот и закрытию m-ворот ионоселективных Na^+ -каналов, в этом состоянии натриевые каналы вновь можно активировать деполяризующим (пороговым или надпороговым) стимулом.

Рефрактерность – это снижение возбудимости ткани. Различают абсолютную и относительную **Р.** *См. Фаза абсолютной рефрактерности и Фаза относительной рефрактерности.*

Рецепторный потенциал – то же, что и *генераторный потенциал*.

Селективность биологических мембран – то же, что и *Избирательная проницаемость биологических мембран*.

Селективный фильтр – это самая узкая часть *ионного канала* клеточных мембран, несущая кольцо из отрицательно заряженных атомов кислорода и, следовательно, способная пропускать только катионы определенного размера. **С.ф.** определяет направление движения ионов через канал и его избирательную проницаемость (селективность). *См. Ионные каналы.*

Следовая гиперполяризация (или положительная негативность, или положительный следовой потенциал) – это следовое явление, возникающее в мембранах нейронов после полного восстановления МП до исходного уровня. **С.г.** обычно является следствием еще сохраняющейся повышенной проницаемости клеточной мембраны для K^+ . Активационные ворота K^+ -каналов еще не полностью закрыты, поэтому калий продолжает выходить из клетки согласно концентрационному градиенту, что и ведет к гиперполяризации мембраны.

Следовая деполяризация (или отрицательная негативность, или отрицательный следовой потенциал) – это следовая частичная деполяризация мембраны, возникающая в нейронах и в скелетных мышечных волокнах вслед

за следовой гиперполяризацией. Механизм **С.д.** изучен недостаточно. Возможно, это явление связано с кратковременным повышением проницаемости клеточной мембраны для Na^+ и входом его в клетку согласно электрохимическому градиенту.

Сенсор (или индикатор) напряжения ионов – это белковая молекула, расположенная в самой мембране и способная реагировать на величину протекающего в мембране тока. По достижении им критического значения (примерно 120 мВ) **С.н.и.** захлопывает ворота ионного канала. См. *Ионные каналы*.

Синапсы (от греч. *synapsis* – соединение) – это специализированные межклеточные контакты, посредством которых передаются возбуждающие или тормозные влияния между возбудимыми структурами, осуществляется трофическое влияние, реализуются механизмы памяти. Термины и понятия «синапс», «синаптическая передача» были введены в физиологию Ч. Шеррингтоном в 1897 году. Классификация **С.** основана на учете нескольких критериев:

- 1) по локализации в нервной системе:
 - *межнейронные*, локализованные в ЦНС и вегетативных ганглиях,
 - *нейроэффекторные* (нейромышечные и нейросекреторные), соединяющие эффекторные нейроны соматической и вегетативной нервной системы с исполнительными клетками (поперечнополосатыми и гладкими миоцитами, секреторными клетками),
 - *нейрорецепторные* (контакты во вторичных рецепторах между рецепторной клеткой и дендритом афферентного нейрона);
- 2) по конечному эффекту:
 - *возбуждающие*,
 - *тормозящие*;
- 3) по механизму (способу) передачи сигналов:
 - *химические* (наиболее распространенные в ЦНС), в которых посредником передачи информации является химическое вещество (медиатор),
 - *электрические*, в которых сигналы передаются электрическим путем,
 - *смешанные – электрохимические* (изучены недостаточно);
- 4) в зависимости от вида контактирующих структурных элементов нейронов (для центральных синапсов):
 - *аксосоматические*,
 - *аксодендритические*,
 - *аксоаксональные*,
 - *дендросоматические*,
 - *дендродендритические*;
- 5) по этапности развития в онтогенезе:
 - *стабильные* (синапсы дуг БР),
 - *динамические*, появляющиеся в процессе развития организма (синапсы дуг УР).

Синаптическая задержка – это время от прихода нервного импульса до развития постсинаптического ответа, в химическом синапсе составляет около 0,2–0,5 мс. Основная часть этого времени тратится на процесс секреции медиатора из пресинапса. См. *Синапсы*.

Сократимость – это основное специфическое свойство мышц, заключающееся в способности к *сокращению* при возбуждении. Сокращение мышцы проявляется в ее укорочении и развитии механического напряжения. По величине укорочения мышцы различают три режима (типа) мышечного сокращения – *изометрический*, *изотонический* и *ауксотонический*. **Изотонические сокращения** характеризуются укорочением мышцы без изменения ее напряжения при постоянной внешней нагрузке; воспроизводимы в эксперименте, а в реальной жизни отсутствуют. **Изометрические сокращения** сопровождаются увеличением напряжения мышцы без изменения ее длины; характеризуют статическую работу. **Ауксотонические сокращения** выражаются в изменении и длины, и тонуса (напряжения) мышцы; характерны для естественных видов движения – бега, ходьбы, совершения динамической работы. В зависимости от условий стимуляции и функционального состояния мышцы может возникнуть *одиночное*, *слитное (тетаническое)* сокращение или *контрактура* мышцы.

Специфическая деятельность – это основная форма деятельности, присущая биологической структуре (сокращение для мышц, секреция для железистых клеток, проведение возбуждения для нервных волокон и т.д.).

Стимулы – то же, что и *раздражители*.

Стимулятор – это электрический прибор (генератор), предназначенный для раздражения живой ткани дозированными по силе и продолжительности электрическими стимулами.

Теории мышечного сокращения – это теоретические предположения, объясняющие молекулярные механизмы сокращения. Вначале было выдвинуто предположение, что сократительные актиновые и миозиновые филаменты саркомеров во время растяжения или сокращения мышцы изменяют свою длину, что в целом соответствует изменению длины мышцы. Однако дальнейшие исследования (Г. Хаксли и Н. Хэнсон, 1954 г.) показали, что изменение длины саркомера обусловлено взаимным перекрыванием актиновых и миозиновых филаментов. Это открытие легло в основу **теории скользящих нитей**. Согласно этой теории, ключевым моментом в развитии мышечного сокращения является последовательное связывание нескольких центров миозиновой головки поперечного мостика с определенными участками на актиновых филаментах. Скользящее движение миозиновых филаментов относительно актиновых обеспечивается силами (АТФ-азной активностью), возникающими вследствие их взаимодействия.

Тетаническое мышечное сокращение (или тетанус) – это суммация одиночных мышечных сокращений, возникающая при сокращении интервала между следующими друг за другом раздражениями до (как минимум) длитель-

ности одиночного мышечного сокращения (0,11 с). При этом каждый последующий импульс тока будет совпадать с фазой расслабления мышцы в предыдущем цикле, амплитуды сокращений будут суммироваться, и возникнет **зубчатый тетанус**. При дальнейшем увеличении частоты раздражения каждый последующий импульс тока будет действовать на мышцу в состоянии укорочения, возникнет **гладкий тетанус** – длительное укорочение, не прерываемое расслаблением.

Суммарная амплитуда **Т.м.с.** зависит от частоты раздражения. Частота, при которой каждый последующий импульс тока совпадает с фазой повышенной возбудимости мышцы, вызывает самую высокую амплитуду тетануса (*оптимум частоты*). Более высокая частота раздражения, при которой каждый последующий импульс тока совпадает с периодом абсолютной рефрактерности предыдущего цикла возбуждения, лежит за пределами функциональной лабильности ткани и приводит к резкому снижению амплитуды сокращения (*пессимум частоты*). В естественных условиях увеличение силы сокращения скелетной мышцы происходит за счет увеличения числа активных нейромоторных единиц, возрастания синхронности сокращений протофибрилл, учащения импульсации в двигательных нервах.

Тетанус – то же, что и *тетаническое мышечное сокращение*.

Тетродотоксин – это токсин из яда рыбы иглобрюха, который избирательно блокирует Na^+ -каналы в нейронах и мышечных волокнах.

Ток действия – это электрический (ионный) ток, текущий между возбужденным/отрицательно заряженным и невозбужденным/положительно заряженным участками поверхности клетки или ткани.

Тормозные синапсы – это синапсы, в которых приходящее в нервное окончание возбуждение вызывает понижение возбудимости постсинаптической мембраны и возникновению тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП). См. *Тормозные нейроны, Медиаторы, Тормозный постсинаптический потенциал*.

Тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП) – это потенциал, возникающий в результате гиперполяризации/деполяризации постсинаптической мембраны, возникающий в ответ на секрецию нервным окончанием тормозного медиатора и приводящий к торможению иннервируемой структуры. ТПСП в мотонейронах позвоночных определяется открытием в постсинаптической мембране главным образом хлорных каналов (по некоторым данным, также и селективных калиевых каналов). При низком МП и обычной внутренней концентрации Cl^- открытие хлорных каналов приводит к току Cl^- внутрь клетки и развитию *гиперполяризационного ТПСП*. При высоком МП и обычной внутренней концентрации Cl^- открытие хлорных каналов приводит к току Cl^- наружу и развитию *деполяризационного ТПСП*.

Тормозный эффект ТПСП основывается на двух механизмах. Во-первых, это электротоническое действие гиперполяризационного ТПСП на триггерную

зону (аксонный холмик), повышающее ее МП. Во-вторых, действие хлорного шунта (открытие хлорных каналов) как бы закорачивает ток ВПСП и не дает ему подействовать на триггерную зону нейрона.

Торможение – это активный процесс, возникающий в клетках в ответ на раздражение; проявляющийся в снижении деятельности или полном ее прекращении. Различают *первичное торможение* (возникающее без предварительного возбуждения) и *вторичное торможение* (возникающее после возбуждения). В зависимости от величины изменения мембранного потенциала выделяют *деполяризационное* и *гиперполяризационное* торможение. В центральной нервной системе возбуждение обычно развивается в пресинаптической (*пресинаптическое* торможение) или в постсинаптической (*постсинаптическое* торможение) частях синапса.

Торможение Введенского – тоже, что и *пессимальное торможение*.

Тормозная фаза – это третья, завершающая стадия парабиоза, характеризующаяся утратой проводимости для нервного импульса и полным отсутствием реакции на раздражители любой силы и частоты. Однако возбудимость парабиотического участка, хоть и снижена, и извращена, но еще сохраняется. Именно это обстоятельство дало основание назвать наблюдаемое явление **парабиозом** – «*близким к жизни*», но не полным ее отсутствием. Если повреждающее тканью воздействие продолжается после развития **Т.ф.**, могут произойти необратимые изменения. Если альтерирующее воздействие прекратить, возбудимость ткани постепенно восстановится, проходя все фазы парабиоза в обратном порядке. *См. Парабиоз.*

Трансформация ритма возбуждения – это снижение или увеличение частоты импульсов возбуждения в нерве, синапсе или нервном центре.

Уравнительная фаза (или провизорная фаза) – это первая стадия парабиоза, характеризующаяся уменьшением амплитуды мышечных сокращений в ответ на раздражения пороговой силы. В **У.ф.** наблюдается трансформация высоких ритмов раздражения в более низкие. Причина трансформации ритма заключается в удлинении тока действия и периода абсолютной рефрактерности в парабиотическом участке исследуемой структуры. Название фазы связано с тем, что в этот период времени величина ответной реакции возбудимой структуры на раздражители разной (возрастающей) силы одинакова. *См. Парабиоз.*

Усвоение ритма раздражения – это повышение/понижение физиологической лабильности ткани при постепенном увеличении/снижении частоты ритмического раздражения, которое проявляется в том, что возбудимая ткань отвечает более высокой/низкой частотой возбуждения по сравнению с исходной. Явление **У.р.р.** было открыто А.А. Ухтомским в 1923 г.

Утомление – это физиологическое состояние организма, состоящее во временном снижении работоспособности вследствие напряженной (тяжелой) или длительной деятельности. *Мышечное (физическое)* и *центральное (нервно-психическое)* утомление обычно сочетаются. Субъективно **У.** ощущается в

виде усталости и потребности во сне; объективно – уменьшением силы и выносливости мышц, нарушением координации движений, ослаблением оперативной памяти, внимания, снижением скорости переработки информации. Предполагают, что причинами **У.** могут быть истощение депо гликогена и ослабление процесса ресинтеза АТФ, накопление кислых продуктов метаболизма (фосфорная и молочная кислоты), истощение депо Ca^{2+} и утомление нервных центров, регулирующих сокращения отдельных групп мышц. В эксперименте **У.** мышц развивается вследствие длительного ритмического раздражения. Признаками его являются снижение амплитуды сокращений, увеличение их латентных периодов, удлинение фазы расслабления и, наконец, прекращение сокращений при продолжающемся раздражении.

Фаза абсолютной рефрактерности – это период времени, в течение которого наблюдается полная невозбудимость ткани/клетки (возбудимость равна нулю). В этот период времени ткань/клетка не отвечает на раздражения любой силы, даже сверхмаксимальные. **Ф.а.р.** графически соответствует пику ПД и продолжается 0,5–2 мс (нерв теплокровных животных), 2,5–4 мс (скелетное мышечное волокно), 250–300 мс (сердечная мышца). Возникновение абсолютной невозбудимости клетки электрохимически обусловлено развитием *полной деполяризации мембраны и инверсией заряда* (восходящей части пика ПД), что в свою очередь определяется полным открытием потенциалзависимых m -ворот Na^+ -каналов и быстрым поступлением ионов Na^+ в клетку. Поэтому дополнительное (тестирующее) раздражение клетки не может ничего изменить, т.е. увеличить натриевый ток. В фазу *реполяризации* (нисходящая часть пика ПД) клетка невозбудима вследствие закрытия инактивационных h -ворот Na^+ -каналов, в результате чего клеточная мембрана становится непроницаемой для ионов Na^+ , и открытия в большом количестве K^+ -каналов, обеспечивающих быстрый выход K^+ из клетки. **Ф.а.р.** продолжается до достижения уровня мембранного потенциала примерно $E_{\text{кр}} \pm 10$ мВ.

Ф.а.р. ограничивает максимальную частоту генерации ПД. Если **Ф.а.р.** завершается через 2 мс после начала генерации ПД, клетка может возбуждаться с частотой максимум 500 имп/с. Существуют структуры с еще более коротким рефрактерным периодом (нейроны ретикулярной формации ЦНС, толстые миэлиновые нервные волокна), в которых возбуждение может в крайних случаях повторяться с частотой 1000 имп/с. Фармакологические вещества и воздействия, увеличивающие/уменьшающие время деполяризации и соответственно **Ф.а.р.**, вызывают торможение/активацию физиологической деятельности. Застойная деполяризация наблюдается, например, при *парабиозе* или действии некоторых фармакологических средств (деполяризующих миорелаксантов).

Фаза относительной рефрактерности – это период времени, в течение которого возбудимость структуры восстанавливается от нуля до исходной ее величины, что связано с развитием быстрой *реполяризации* мембраны. При этом клетка/ткань может ответить возбуждением только на сильные (надпоро-

говые) раздражения. Электрографически **Ф.о.р.** соответствует последней трети нисходящей части ПД; ее продолжительность для нерва теплокровных составляет 3–5 мс.

Фаза супернормальной возбудимости – это короткий период времени, в течение которого возбудимость структуры повышена по сравнению с исходной, что определяется началом фазы медленной *реполяризации* мембраны.

Фаза экзальтации – это очень короткий период времени, в течение которого возбудимость структуры незначительно повышается по сравнению с исходной, что обусловлено развитием начальной *деполяризации* мембраны.

Физиологический покой – это такое состояние, когда живой организм не проявляет признаков присущей ему деятельности при отсутствии специальных раздражающих воздействий извне. Такое состояние относительно, так как в клетках, тканях и органах непрерывно совершаются сложные процессы обмена веществ.

Физиологический электротон – это комплекс физиологических изменений, возникающих в ткани (клетке) при пропускании через нее постоянного тока: повышение возбудимости (лабильности) и проводимости в области катэлектротона и снижение их в области анэлектротона. *См. Закон полярного действия постоянного тока (закон Пфлюгера).*

Флуктуация мембранного потенциала – это небольшие самопроизвольно возникающие (без внешнего стимула) колебания мембранного потенциала клетки.

Фоновая возбудимость – это уровень возбудимости структуры в условиях физиологического покоя, условно принимаемый за норму. В ходе одиночного цикла возбуждения (ПД) **Ф.в.** претерпевает циклические колебания. *См. Изменение возбудимости структуры.*

Функциональная подвижность – то же, что и *лабильность*.

Химические синапсы – это щелевидные межклеточные контакты, в которых возбуждение передается с нервного окончания на постсинаптическую мембрану посредством химических передатчиков – медиаторов. Наибольшее распространение **Х.с.** получили у высших животных. Структурными элементами **Х.с.** являются *пресинаптическая мембрана, синаптическая щель и постсинаптическая мембрана*. В пресинаптическом окончании находятся синаптические пузырьки (везикулы) с медиатором и АТФ, многочисленные митохондрии и депонированный в эндоплазматической сети Ca^{2+} . Синаптическая щель имеет различную ширину (до 20–50 нм), содержит межклеточную жидкость с мукополисахаридным веществом и ферментами. Постсинаптическая часть – это утолщенный участок клеточной мембраны иннервируемой структуры, содержащий белковые клеточные рецепторы, способные специфически связываться с молекулами медиатора. Постсинаптическую мембрану нервно-мышечного синапса называют *концевой пластинкой*. Для **Х.с.** характерны следующие особенности:

- информация передается только в одном направлении,

- относительно медленная передача нервных импульсов (низкая лабильность) вследствие *синаптической задержки*,
- *синаптическая пластичность*,
- обнаруживают значительные следовые процессы, т.е. способность к суммированию (интегрированию) информации,
- изменение функциональной активности в ходе ритмической работы – явление *облегчения и депрессии*,
- *антидромный эффект*,
- выполняют *трофическую функцию* по отношению к иннервируемой клетке.

Х.с. можно классифицировать, дополнительно к основной классификации синапсов, исходя из формы контактирующих синаптических поверхностей и природы медиатора:

1) по форме контакта:

- *терминальные* (колбообразные соединения окончаний аксонов),
- *проходящие* (варикозные расширения аксона);

2) по природе медиатора:

- *холинергические* (медиатор – ацетилхолин),
- *адренергические* (медиатор – норадреналин, в отдельных случаях адреналин),
- *дофаминергические* (медиатор – дофамин),
- *ГАМК-ергические* (медиатор – гамма-аминомасляная кислота),
- *пуринергические* (медиатор – АТФ) и др.

См. Синапсы, Электрические синапсы, Медиаторы.

Холинэргические синапсы – это химические синапсы, медиатором в которых является ацетилхолин. Ацетилхолин образуется в нервной терминали из холина и ацетилкоэнзима А под действием холинацетилазы. В синаптической щели ацетилхолин разрушается под влиянием ацетилхолинэстеразы (АХЭ) до уксусной кислоты и холина, который захватывается обратно в пресинаптическое окончание для ресинтеза медиатора. Различают следующие виды **Х.с.**:

- нервно-мышечный (мионевральный) синапс,
- ганглионарный синапс вегетативной нервной системы,
- постганглионарный синапс парасимпатической нервной системы,
- головного мозга (в КБН и других отделах мозга).

Различия между **Х.с.** обусловлены постсинаптическими рецепторами. Рецепторы делятся на два подтипа в зависимости от их избирательного связывания с никотином (Н-тип (Н-ХР), или *никотиновые рецепторы*) или с мускарином (М-тип (М-ХР), или *мускариновые рецепторы*). В свою очередь Н-ХР бывают двух типов – мышечного (в нервно-мышечном синапсе) и нейтрального (в ганглиях вегетативной нервной системы).

Селективным агонистом для Н-ХР мышечного типа являются никотин, (+)-анатоксин, цитизин, а селективным антагонистом (блокатором) – курареподобные вещества (d-тубокурарин, диплацин, дитилин и другие миорелаксанты). Селективным агонистом для Н-ХР нейтрального типа являются те же вышепере-

численные Н-холиномиметики, а селективными антагонистами – гексоний, бензогексоний, пентамин и другие ганглиоблокаторы. Связывание ацетилхолина с Н-ХР приводит к потоку катионов внутрь клетки через ионный канал, ассоциированный с рецептором, и к деполяризации постсинаптической мембраны.

Селективным агонистом для М-ХР, расположенных в головном мозге и парасимпатических постганглионарных волокнах, является мускарин (алкалоид ряда грибов, в том числе мухомора), пилокарпин, бетанекол и другие М-холиномиметики. Селективными антагонистами М-ХР являются атропин (алкалоид белладонны, или красавки обыкновенной), скополамин. Активация М-ХР ацетилхолином и другими агонистами вызывает либо возбуждение эффекторной клетки (например, нейронов КБП, миоцитов трахеи, желудка, кишечника и матки), либо торможение (например, миокардиоцитов). Различный физиологический эффект объясняется тем, что в первом случае активация рецепторов приводит (через G-белки) к росту активности фосфолипазы С. В результате этого усиливается образование инозитол-3-фосфата и диацилглицерола, повышается активность протеинкиназы С и фосфолипазы А₂. В конечном итоге этот каскад реакций приводит к росту внутриклеточной концентрации ионов Ca²⁺, что усиливает фазную или тоническую активность гладких мышц, а также повышает активность нейронов. В миокардиоцитах при активации М-ХР снижается активность аденилатциклазы и поэтому падает внутриклеточная концентрация цАМФ; одновременно возрастает проницаемость мембраны для ионов калия. Все это снижает сократительную активность миокардиоцитов. Таким образом, М-ХР относятся к метаботропным рецепторам, которые меняют содержание ионов внутри клетки за счет опосредованного влияния на ионные каналы и ионные насосы клетки. Поэтому в отличие от никотиновых **Х.с.**, эффект взаимодействия ацетилхолина с постсинаптическими М-ХР отложен во времени и более продолжителен. *См. Синапсы, Химические синапсы, Медиаторы, Адренергические синапсы.*

Хронаксиметр – это прибор для измерения хронаксии и реобазы в лабораторных и клинических условиях.

Хронаксия – минимальное время, в течение которого постоянный ток, силой в две реобазы (вдвое больше порогового), должен действовать на ткань, чтобы вызвать возбуждение. **Х.** характеризует возбудимость и лабильность (функциональную подвижность) ткани: чем больше **Х.**, тем ниже возбудимость и лабильность и наоборот. *См. Закон времени.*

Частичная (или неполная) деполяризация – это незначительное снижение МП; возникает при действии слабых (подпороговых раздражителей), когда степень конформации мембранных белков недостаточна для полного открытия Na⁺-каналов. На графике одиночного цикла возбуждения (биотока) стадии **Ч.д.** соответствует предспайк. **Ч.д.** лежит в основе механизмов *местного возбуждения*.

Шунт – это проводник электрического тока (или магнитопровод), подсоединенный параллельно участку какой-либо цепи и отводящий часть тока (маг-

нитного потока) в обход постоянной цепи. Аксоны нервного ствола являются шунтами друг для друга.

Экстремальное раздражение – чрезмерно сильное воздействие (раздражение), на которое организм или отдельные его органы, ткани, клетки не могут отвечать адекватными реакциями, что приводит к резкому нарушению их функций или гибели.

Электрические синапсы – это щелевидные межклеточные контакты (размеры щели до 2–5 нм). Вследствие низкого удельного сопротивления контактирующих синаптических мембран петли электрического тока, в частности при наличии ПД, почти беспрепятственно проходят через такой щелевидный контакт и индуцируют генерацию ПД в соседней клетке. Это свойство **Э.с.** связано с наличием щелевых контактов – коннексонов (ионных каналов). Для **Э.с.** характерны следующие особенности:

- быстрая передача возбуждения,
- высокая лабильность и, следовательно, низкая утомляемость,
- двусторонняя проводимость,
- слабость следовых эффектов, приводящая к непригодности **Э.с.** для интегрирования и суммации последовательных сигналов,
- отсутствие тормозного эффекта,
- плохо выраженная возможность регуляции передачи информации.

Через **Э.с.** клетки обмениваются компонентами цитоплазмы: аминокислотами, пептидами, РНК, метаболитами, циклическими нуклеотидами. **Э.с.** распространены в нервной системе беспозвоночных животных, у млекопитающих встречаются крайне редко. Так **э.с.** обнаружены в ЦНС млекопитающих – головном мозге в составе мезенцефального ядра тройничного нерва, вестибулярного ядра Дейтерса, ядра нижней оливы продолговатого мозга. Аналогом **э.с.** в сердечной мышце, гладких мышцах и секреторных клетках являются щелевые контакты типа *нексуса*.

Электровозбудимые мембраны – это биологические мембраны, способные реагировать на раздражение генерацией электрических импульсов.

Электрокардиограмма (ЭКГ) – это графическая запись биологических потенциалов, возникающих в сердечной мышечной ткани в процессе ее жизнедеятельности.

Электромиограмма (ЭМГ) – это графическая запись биологических потенциалов, возникающих в мышечной ткани в процессе ее жизнедеятельности.

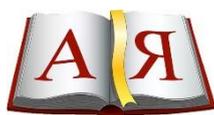
Электромиография – это метод исследования функционального состояния мышц посредством записи возникающих в них электрических потенциалов.

Электрохимические синапсы – это синапсы смешанного типа; остаются наименее изученными. **Э.с.** обнаружены между нейронами латерального вестибулярного ядра ЦНС позвоночных животных.

Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) – это графическая запись биологических потенциалов, возникающих в нервной ткани головного мозга в процессе ее жизнедеятельности.

Электрический стимулятор – это прибор для нанесения дозированных раздражений электрическим током.

Электротон – это физико-химические изменения, возникающие в ткани в области приложения катода (катэлектротон) и анода (анэлектротон) постоянного электрического тока. См. *Закон полярного действия постоянного тока (Пфлюгера)*.



2.3.3. Раздел III. Физиология центральной нервной системы (ЦНС). Соматическая и висцеральная регуляция функций

Аксонный (или аксональный) транспорт – это транспорт веществ и органелл в аксонах, с помощью которого осуществляется трофическое влияние на различные участки нейрона и на иннервируемые клетки. **А.т.** играет важную роль и при регенерации поврежденных нервных волокон. Различают *быстрый* и *медленный А.т.* в двух направлениях – *антероградном* и *ретроградном*.

Аксонный (или аксональный) холмик – это область тела нейрона, от которой берет начало аксон; обычно является местом генерации импульсов возбуждения и интеграции информации, поступающей со всех входов нейрона. Пороговый потенциал в области **А.х.** ниже, чем у аксона.

Антероградный транспорт – это прямое направление транспорта веществ по нейрону (от тела нейрона по аксону). См. *Аксонный транспорт, Ретроградный транспорт*.

Антидромное проведение возбуждения – это распространение возбуждения по двигательному волокну (центробежному аксону) в направлении, противоположном обычному – от периферии к телу нейрона.

Антидромное торможение – то же, что и **возвратное торможение**.

Афферентный нейрон – это нейрон, который передает сигналы к центральной нервной системе, например, слуховые афференты, вестибулярные афференты и т.д.

Бездекрементное (или непрерывное) проведение возбуждения – это последовательная генерация новых ПД, когда каждый участок мембраны выступает сначала как раздражаемый (при поступлении к нему электротонического потенциала), а затем как раздражающий (после формирования в нем нового ПД). **Б.п.в.** осуществляется в безмиелиновых волокнах типа С, имеющих равномерное распределение потенциалзависимых ионных каналов, участвующих в

генерации ПД. Проведение нервного импульса начинается с краткосрочного этапа электротонического распространения возникшего ПД, когда ионы движутся вдоль мембраны волокна между деполяризованным и поляризованными участками и электрическое поле открывает Na-каналы (электротонически) в соседнем участке волокна. Далее включается перемещение ионов в клетку (нервное волокно) и из клетки за счет активации ионных каналов электротонически. При формировании нового ПД в соседнем участке в фазе деполяризации возникает мощный ток ионов Na⁺ в клетку вследствие активации натриевых каналов, приводящий к регенераторной (самоусиливающейся) деполяризации. Этот ток и обеспечивает формирование нового ПД той же амплитуды. В связи с этим проведение ПД осуществляется без декремента, т.е. без снижения амплитуды.

Бисенсорные нейроны – это афферентные нейроны высших отделов мозга (вторичной зоны коры анализаторов), участвующие в обработке сенсорной информации. **Б.н.** могут реагировать на сигналы как своей, так и другой сенсорности (модальности), например, нейроны вторичной зоны зрительной области КБП головного мозга реагируют на зрительные и слуховые раздражения. См. *Моносенсорные нейроны, Полисенсорные нейроны.*

Быстрый аксонный транспорт – это транспорт веществ по аксону, который осуществляется с помощью элементов цитоскелета нейрона (микротрубочек и микрофиламентов) с затратой энергии АТФ в двух направлениях:

- от тела клетки до аксонных окончаний – *антеградный* транспорт со скоростью 250–400 мм/сут,
- в противоположном направлении (из аксона в тело клетки) – *ретроградный* транспорт со скоростью 200–300 мм/сут.

Посредством *антероградного* транспорта в аксонные окончания доставляются ферменты, медиаторы, липиды, везикулы, содержащие гликопротеины мембран. При помощи *ретроградного* транспорта в тело нейрона переносятся везикулы, содержащие остатки разрушенных структур, фрагменты мембран, ацетилхолинэстераза, неидентифицированные «сигнальные вещества», регулирующие синтез белка в клетке. Таким образом, **Б.а.т.**, осуществляя жизнеобеспечение аксона, одновременно обеспечивает эффективность синаптической передачи. В патологических условиях по аксону к телу нейрона могут транспортироваться нейротропные вирусы бешенства, герпеса, полиомиелита, столбнячный токсин. См. *Аксонный транспорт, медленный аксонный транспорт.*

Возвратное (или антидромное) торможение – это вариант организации тормозных процессов в ЦНС, когда торможение нейронов осуществляется собственными импульсами, поступающими по возвратным коллатералям к тормозным клеткам. **В.т.** реализуется, например, в отношении альфа-мотонейронов спинного мозга. При возбуждении альфа-мотонейрона нервный импульс направляется к мышечным волокнам. Одновременно по коллатералям импульс возбуждает тормозный нейрон (клетку Реншоу), который в свою очередь вызы-

вадет торможение возбужденного ранее альфа-мотонейрона. Таким образом, возбужденный альфа-мотонейрон, взаимодействуя с тормозными нейронами, сам себя (возвратно, или антидромно) затормаживает. **В.т.** обеспечивает ограничение ритма импульсации мотонейронов, что важно для нормальной работы двигательного аппарата. Такую же роль **В.т.** играет и в других нервных сетях. См. *Торможение в ЦНС.*

Воронка Шеррингтона – то же, что и *принцип конвергенции возбуждения.*

Временная суммация нервных процессов – то же, что и *последовательная суммация нервных процессов.*

Время рефлекса (или латентный период рефлекса) – это время от начала действия раздражителя на рецепторы до появления ответной реакции организма. См. *Рефлекс, Центральная задержка.*

Вторичное торможение – это разновидность центрального торможения, возникающего в клетке без действия на нее специфических тормозных структур, а как следствие ее возбуждения, т.е. вторично. К разновидностям **В.т.** относят *пессимальное торможение* и *торможение вслед за возбуждением.*

Вторичные рецепторы – это рецепторы, имеющие в своем составе специализированную рецепторную клетку (предположительно эпителиального происхождения), синаптически связанную с окончанием дендрита афферентного нейрона (вестибулярные, слуховые, вкусовые рецепторы и фоторецепторы). Во вторичных рецепторах рецепторный потенциал формируется в рецепторной клетке, а потенциал действия – в окончании дендрита сенсорного нейрона.

Вызванные потенциалы КБП – это регистрируемые с поверхности коры электрические реакции в ответ на раздражение рецепторов, периферических нервов, таламических ядер и других образований, связанных с проведением сенсорных сигналов. **В.п.** принято разделять на две группы: первичные ответы (ПО) и вторичные ответы (ВО).

Первичные ответы представляют собой электрические колебания, регистрируемые только в проекционных зонах коры при раздражении специфических афферентов; характеризуются коротким скрытым периодом, стойкостью к наркозу и способностью воспроизводить высокий ритм (до 120 имп/с) афферентных сигналов. Это свойство ПО было использовано при исследовании топической организации различных проекционных зон и при идентификации связей между различными структурами мозга. ПО возникают за счет суммации постсинаптических потенциалов нейронов, расположенных в изучаемом локусе коры.

Вторичные ответы, которые также включают ассоциативные ответы как самостоятельную категорию, в отличие от ПО, изменчивы по форме, обладают большей чувствительностью к наркозу, большими скрытым периодом и исчезают при частоте раздражения более 5 имп/с. Большинство из ВО не обладают узкой специализацией и регистрируются в ассоциативных корковых зонах, прилегающих к проекционным. ВО, возникающие при раздражении неспецифиче-

ских структур мозга (ретикулярная формация, неспецифические ядра таламуса), имеют генерализованный характер и могут быть зарегистрированы в коре повсеместно. Функционально ВО отражают процессы, связанные с передачей возбуждения от первичных проекционных зон к ассоциативным и с рабочей настройкой корковых нейронов путем изменения их возбудимости. См. *Электроэнцефалография*.

Декрементное проведение возбуждения – это ослабление волны возбуждения (снижение амплитуды ПД) и скорости его распространения по мере удаления от места возникновения. С выраженным декрементом (на 1–2 мм) распространяется местное возбуждение (МП). См. *Местный потенциал, Локальный ответ, Проведение возбуждения*.

Десенситизация рецепторов – это снижение чувствительности мембранных рецепторов к медиатору в результате его длительного воздействия. Механизм *Д.р.* не выяснен, но известно, что этому способствует избыток в среде ионов Ca^{2+} .

Дивергенция возбуждения – то же, что и *иррадиация возбуждения*.

Доминанта (от лат. *dominans, dominantis* – господствующий) – это временно «господствующий» очаг возбуждения в ЦНС, обуславливающий интегративный характер функционирования нервных центров в какой-либо момент времени и определяющий целесообразное поведение животного и человека. *Д.*, как правило, охватывает целую систему нервных центров, расположенных в разных отделах ЦНС. Явление *Д.* открыто А.А. Ухтомским на основе экспериментальных исследований в 1923 году.

Изучение свойств доминантного очага показало, что для совокупности нейронов, входящих в его состав, характерна повышенная возбудимость, повышенная стойкость возбуждения (или инертность), повышенная способность к суммации возбуждения, т.е. способность «притягивать» возбуждение от других нервных центров и тем самым повышать свою активность (теория конвергентного замыкания П.К. Анохина). При этом возбуждение господствующего очага приводит к снижению возбудимости в других областях мозга по механизму *реципрокного (индукционного) торможения*.

Д., как один из принципов координационной деятельности ЦНС, имеет важное значение в жизни животных и человека. Например, *Д.* является физиологической основой внимания. Выполнение умственной или физической трудовой деятельности осуществляется благодаря трудовой доминанте. В период поиска пищи и ее поедания реализуется пищевая доминанта. В настоящее время в отношении человека выделяют различные виды доминант: пищевую, оборонительную, половую, игровую, трудовую и др. См. *Принцип доминанты, Принцип конвергенции, Реципрокное торможение*.

Задержка проведения возбуждения – то же, что и *центральная задержка*.

Закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна – это условие проведения возбуждения по нерву (нервным волокнам),

констатирующее необходимость сохранения физиологической и анатомической целостности нерва (нервного волокна). Травматическое повреждение нерва, в том числе в результате сдавления, сильного охлаждения, демиелинизации нервных волокон вследствие аллергических заболеваний, хронической интоксикации алкоголем, ртутью, свинцом, дистрофических процессов невыясненного происхождения и других причин нарушает или полностью прекращает проведение возбуждения. Следствием этого является частичное выпадение отдельных функций органа (при избирательном повреждении отдельных волокон) или полное прекращение функций и дистрофические изменения органа, если страдает весь нервный ствол. Применение в клинической медицине с целью обезболивания местных анестетиков, блокирующих активность натриевых каналов, доказывает практическую значимость данного закона и возможность обратимой блокады ионных каналов.

Закон двустороннего проведения возбуждения в нервном волокне констатирует возможность проведения возбуждения по нервным волокнам в любом направлении (дистальном или проксимальном) от очага возникновения. В естественных условиях за счет наличия одностороннего проведения возбуждения в химических синапсах все нервные волокна проводят возбуждение в одном направлении: афферентные (центростремительные) волокна – от рецепторов в ЦНС, эфферентные (центробежные) – от ЦНС к эффектору. Однако это не исключает возможности проведения возбуждения и в обратных направлениях, например, при нанесении искусственного раздражения на нервное волокно ПД будут распространяться в обе стороны от места раздражения.

Закон изолированного проведения возбуждения в нервном волокне констатирует независимость проведения возбуждения по отдельным нервным волокнам целого нерва, т.е. невозможность передачи возбуждения с одного волокна на другие нервные волокна. Способность нервного волокна к изолированному проведению возбуждения обусловлена наличием глиальных (в том числе миелиновых) оболочек, а также тем, что сопротивление межклеточной жидкости значительно ниже, чем сопротивление мембраны волокна. Поэтому ток, выйдя из возбужденного волокна, шунтируется в межклеточной жидкости и оказывается слабым для возбуждения соседних волокон. Вследствие этого информация, передаваемая по разным типам волокон, носит строго направленный специфический характер. В некоторых случаях, например, после неудачной ампутации конечности, разные типы нервных волокон прорастают друг в друга и начинают передавать диффузно несвойственную им информацию (например, тактильные передают болевую информацию). В таких случаях даже слабое прикосновение или дуновение на культю вызывает у человека нестерпимую боль.

Закон практической неутомляемости нервного волокна указывает на способность нервного волокна/нерва длительное время (в течение нескольких часов) проводить ритмические импульсы (ПД) без заметных признаков утомления – снижения частоты и амплитуды ПД. Считается, что нервное волокно

относительно не утомляемо вследствие того, что процессы ресинтеза энергии в нем идут с достаточно большой скоростью и успевают восстановить траты энергии, происходящие при прохождении возбуждения. *См. Законы проведения возбуждения.*

Законы проведения возбуждения – это закономерности, характеризующие условия и особенности проведения возбуждения по нервным волокнам: 1) закон анатомической и физиологической целостности (непрерывности) нерва; 2) закон двустороннего проведения возбуждения; 3) закон изолированного проведения возбуждения; 4) закон практической неустойчивости нервных волокон; 5) закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения возбуждения от диаметра нервного волокна. **З.п.в.** по нервным волокнам / целым нервам были установлены благодаря работам Н. Гассера, Н.Е. Введенского, А.А. Ухтомского, А. Ходжкина и многих других. Нервные волокна/нервы имеют самую высокую функциональную лабильность, самый короткий период абсолютной рефрактерности и практически неустойчивы. *См. Проводимость, Лабильность, Неустойчивость нервных волокон.*

Закон прямо пропорциональной зависимости скорости проведения возбуждения от диаметра нервного волокна установлен лауреатами Нобелевской премии (1944г.) американскими физиологами Дж. Эрлангером и Г. Гассером. На основании этого закона авторы предложили классификацию нервных волокон. *См. Нервные волокна.*

Индукция нервных процессов (*от лат. inductio – наведение, побуждение*) – это закономерность взаимодействия между двумя основными нервными процессами – возбуждением и торможением, выражающаяся в наведении состояния возбуждения или торможения в нервном центре под влиянием противоположного состояния в соседнем нервном центре или в нем самом. В зависимости от того, какой процесс возникает, различают *положительную* и *отрицательную индукцию*. **И.н.п.** бывает *одновременной* и *последовательной*. В первом случае нервный процесс вызывает в другом участке ЦНС процесс, противоположный по знаку. Во втором случае, при последовательной **И.н.п.**, происходит смена противоположных процессов в одном и том же участке ЦНС.

Интегративная деятельность ЦНС – *см. Координационная деятельность ЦНС.*

Иррадиация возбуждения (*от лат. irradio, irradiare – озарять, освещать*) – это распространение процесса возбуждения из одного участка ЦНС в другой. **И.в.** происходит при сильном и длительном раздражении, в результате которого возбуждаются нейроны не только нервного центра данного рефлекса, но и других нервных центров.

Процесс **И.в.** регулируется различными механизмами. С одной стороны, он может быть усилен, например, за счет активации ретикулярной формации ствола мозга или желатинозной субстанции Роландо спинного мозга. С другой стороны, процесс **И.в.** ограничивается при участии многочисленных тормозных

нейронов. Например, в спинном мозге ограничение иррадиации осуществляется благодаря механизму *возвратного торможения* с помощью специальных тормозных нейронов – клеток Реншоу. Важную роль в регуляции распространения потоков импульсов по КБП играет наличие в коре доминантного очага возбуждения, который обладает способностью «притягивать» к себе потоки импульсов из различных областей новой коры, что имеет важное значение для формирования дуги УР.

И.в. играет исключительно важную роль, так как позволяет обмениваться многочисленными потоками информации различным структурам мозга. И.П. Павлов впервые показал, что именно явление иррадиации лежит в основе генерализации УР и играет важную роль в формировании *временной связи*. За счет иррадиации происходит обмен между первой и второй сигнальными системами (элективная иррадиация), что существенно увеличивает возможности ВНД. Благодаря **И.в.** осуществляется интеграция деятельности правого и левого полушария – вот почему нарушение этих связей, в частности при перерезке мозолистого тела, приводит к выраженным нарушениям интегративной деятельности мозга, что внешне проявляется в глубоких нарушениях поведенческой деятельности человека. Вместе с тем, **И.в.** может стать патологической в связи с возникновением сильного очага возбуждения и с изменением свойств нервной ткани, усиливающим распространение возбуждения, например, при эпилепсии.

Катехоламины – это группа ароматических соединений, обладающих симпатомиметическим действием и являющихся гормонами мозгового вещества надпочечников и медиаторами симпатической и ЦНС: адреналин, норадреналин, дофамин (предшественник норадреналина в процессе биосинтеза и медиатор симпатической НС). **К.** синтезируются в ткани мозга в относительно больших количествах, преимущественно в подкорковых образованиях, имеющих отношение к центральной регуляции вегетативных функций (подбугорье и ретикулярная формация). См. *Адаптация, Медиаторы*.

К. являются важнейшими регуляторами приспособительных реакций организма, обеспечивающими возможность быстрого и адекватного перехода из состояния покоя в состояние возбуждения с длительным сохранением этого состояния. Значение **К.** как регуляторов приспособительных реакций организма определяется их способностью влиять на обменные процессы в организме:

- стимулировать распад гликогена и жиров,
- накапливать в крови глюкозу,
- способствовать окислению жирных кислот,
- повышать потребление кислорода тканями, увеличивать работоспособность сердца и скелетной мускулатуры,
- обуславливать перераспределение крови для оптимального снабжения тканей энергетическими субстратами,
- усиливать возбуждение ЦНС и участвовать в развитии эмоциональных реакций.

Клетки Реншоу – это тормозные нейроны спинного мозга; им принадлежит важная роль в координации деятельности ЦНС.

Кодирование информации – это преобразование информации в условную форму (код), удобную для передачи по каналу связи. Сила раздражителя в рецепторе кодируется величиной амплитуды РП, который относится к градуальным потенциалам, развивающимся по закону силовых отношений: с увеличением силы стимула, возрастает РП, с уменьшением силы стимула – снижается. Во многих рецепторах имеется логарифмическая зависимость между амплитудой РП и силой раздражителя, которая основана на том, что МП изменяется пропорционально логарифму ионной проницаемости мембраны. В некоторых рецепторах между силой раздражителя и амплитудой РП имеется линейная зависимость (механорецепторы внутренних органов) и S-образная зависимость (тельца Пачини).

Конвергенция возбуждения (*от лат. converge, convergere – сближать, сходиться*) – это схождение к одним и тем же промежуточным или эффекторным нейронам нервных импульсов, приходящих в центральную нервную систему по различным афферентным волокнам. Это явление было открыто Ч. Шеррингтоном (*см. Принцип конвергенции возбуждения*). В настоящее время показано, что **К.в.** так же, как и **дивергенция возбуждения**, – очень распространенное явление в ЦНС. Часть конвергентных путей является врожденными, а часть (главным образом в КБП) – приобретенными в результате обучения в процессе онтогенеза.

Различают несколько вариантов **К.в.**: полиэфферентную, мультисенсорную, сенсорно-биологическую, эфферентно-афферентную др. При *полиэфферентной К.в.* на одном и том же нейроне сходятся различные эфферентные возбуждения. Например, к альфа-мотонейрону спинного мозга одновременно подходят сигналы от красных ядер среднего мозга, от вестибулярных ядер продолговатого мозга и моста, от ретикулярной формации ствола мозга, а также от пирамидных клеток Беца двигательной зоны КБП. При *мультисенсорной К.в.* на одном и том же нейроне могут сходить разные сенсорные потоки. В этом случае нейрон становится полисенсорным (мультисенсорным), т.е. возбуждается при раздражении различных сенсорных рецепторов. При *сенсорно-биологической К.в.* на одном и том же нейроне сходятся потоки, вызванные сенсорными раздражителями и биологическими, например, звук и голод. Такой тип конвергенции, по сути, является основой обучения, выработки УР и афферентного синтеза функциональных систем. При *эфферентно-афферентной К.в.* происходит схождение нескольких афферентных и эфферентных возбуждений одновременно. Эфферентное возбуждение отходит от нейрона, затем через несколько вставочных нейронов возвращается к нейрону и взаимодействует с афферентным возбуждением, приходящим к нейрону в данный момент. По мнению К.В. Судакова, такой вид **К.в.** является одним из механизмов акцепции результата действия, когда афферентное возбуждение сличается с эфферентным.

Координационная (или интегративная) деятельность ЦНС – это интегрирование (согласование) деятельности отдельных нейронных объединений (нервных центров, нейронных цепей, рефлекторных дуг, нейронных ансамблей, нейронных сетей) с целью обеспечения выживания организма в реальных условиях существования. **К.д. ЦНС** строится на основе учета физиологических свойств и процессов, характерных для отдельных нейронов и их объединений (см. *Возбудимость, Нервные центры, Проведение возбуждения, Синапсы*) и осуществляется на основе таких принципов, как:

- принцип *иррадиации* (или *дивергенции*) возбуждения,
- принцип *конвергенции* возбуждения (или принцип *общего конечного пути, воронка Шеррингтона*),
- принцип *реципрокности* (сопряжения) возбуждения и торможения,
- принцип *доминанты*,
- принцип *субординации*,
- принцип *обратной связи* (или *обратной афферентации*).

Координационное торможение – то же, что и *постсинаптическое торможение*.

Латентный период рефлекса – то же, что и *время рефлекса*.

Латеральное торможение – это вариант организации тормозных процессов в ЦНС; осуществляется с помощью тормозных вставочных клеток. **Л.т.** рассматривается как разновидность *возвратного торможения*, реализуемая при обработке информации соседними нейронами сетчатки, а также в зрительных, слуховых и других сенсорных центрах. Во всех случаях **Л.т.** обеспечивает контраст, т.е. выделение существенных сигналов из фона. Например, под влиянием квантов света активируется фоторецептор, что вызывает изменение активности биполярной клетки, связанной с данным рецептором. Одновременно активируется рядом расположенный тормозный нейрон, который блокирует проведение возбуждения от соседнего фоторецептора к ганглиозной клетке. Тем самым происходит «вытормаживание» информации в соседних участках сетчатки, создавая условия для четкого видения предмета – две точки на сетчатке рассматриваются как две отдельные точки только в том случае, если между ними есть невозбужденные участки (нейроны).

Лимбическая система (от лат. *limbus* – кромка, кайма) – это совокупность нервных структур, расположенных в древней коре (поясная извилина, гиппокамп, обонятельная луковица, крючковидная луковица, зубчатая фасция), в подкорковой области (миндалевидное ядро, свод мозга, сосцевидные тела), в стволовой части мозга (ядра таламуса и гипоталамуса), которые являются подкорковыми центрами эмоций, мотиваций и поведенческих реакций.

Медленный аксонный транспорт – это транспорт веществ по аксону, который осуществляется только в *антеградном* направлении и представляет собой передвижение всего столба аксоплазмы со скоростью 1–5 мм/сут, что соответствует скорости роста аксона в онтогенезе и при регенерации. С помощью

М.а.т. перемещаются белки микротрубочек и микрофиламентов (тубулин, актин и др.), ферменты, необходимые для синтеза нейромедиаторов в окончаниях аксонов, РНК, мембранные белки. *См. Аксонный транспорт, Быстрый аксонный транспорт.*

Мономодальные рецепторы – это рецепторы, для которых имеется только один адекватный раздражитель (зрительные, слуховые, вкусовые, обонятельные, хеморецепторы каротидного синуса).

Моносенсорные нейроны – это афферентные нейроны высших отделов мозга (первичные зоны коры анализаторов), участвующие в обработке сенсорной информации. **М.н.** реагируют только на сигналы своей сенсорности, например, значительная часть нейронов первичной зоны зрительной области КБП головного мозга реагируют только на световое раздражение сетчатки глаза. **М.н.** по их чувствительности к разным качествам одного раздражителя подразделяют на *моно-, би- и полимодальные* нейроны. *См. Бисенсорные нейроны, Полисенсорные нейроны.*

Моторные зоны КБП – это совокупность нейронов КБП, составляющих мозговой конец двигательного анализатора и нейронов, дающих начало нисходящим двигательным путям (пирамидному и экстрапирамидному).

Нейронные ансамбли – это элементарное (простейшее) объединение нейронов для выполнения различных сенсорных и семантических задач. **Н.а.** принято считать группу нейронов диаметром 300-500 мкм, включающую пирамидные и звездчатые нейроны КБП головного мозга, которые генерируют одночастотные паттерны. **Н.а.** играют важную роль в реализации механизмов обработки сенсорной информации и механизмах памяти. *См. Объединение нейронов.*

Нейронные сети – это объединение нейронов, которое содержит множество параллельно расположенных и связанных между собой последовательных цепей нейронов. Такие объединения выполняют сложные задачи, например, обработки сенсорной информации. Объединенные в **Н.с.** нейроны могут приобретать новые свойства, отсутствующие у отдельных нейронов; поэтому элементарная **Н.с.** считается важной функциональной единицей ЦНС. Принцип кооперативного поведения нейронов в сети предполагает, что совокупность взаимосвязанных элементов обладает большими возможностями функциональных перестроек, т.е. на уровне **Н.с.** происходит не только преобразование входной информации, но и оптимизация межнейронных отношений, приводящая к реализации требуемых функций информационно-управляющей системы. Идею сетевого принципа в организации нейронов выдвинул Д. Хебб, позднее ее разрабатывали В. Мак-Каллох, К. Питс, Г.И. Поляков. В настоящее время по характеру организации выделяют три типа **Н.с.** – иерархические, локальные и дивергентные.

Иерархические сети характеризуются свойствами конвергенции (несколько нейронов одного уровня контактируют с меньшим числом нейронов другого уровня) и дивергенции (нейрон нижележащего уровня контактирует с большим

числом нейронов вышележащего уровня). Благодаря этому информация может многократно фильтроваться и усиливаться. Такой тип **Н.с.** характерен для сенсорных и двигательных путей. В частности, сенсорные сети организованы по принципу восходящей иерархии – информация поступает от низших центров к высшим. Двигательные системы, напротив, функционируют на основе принципа нисходящей иерархии – из высших корковых центров команды поступают к низшим центрам, а от них на периферию – к мышцам. Такие сети обеспечивают очень точную передачу информации, однако выключение хотя бы одного звена (например, в результате травмы) приводит к нарушению работы всей сети.

Локальные сети характеризуются тем, что в них поток информации удерживается в пределах одного иерархического уровня, оказывая на нейроны-мишени возбуждающее или тормозящее действие, что позволяет модулировать поток информации. Таким образом, нейроны локальных сетей действуют как своеобразные фильтры, отбирая и сохраняя нужную информацию. Предполагается, что подобные сети имеются на всех уровнях организации мозга. Сочетание локальных сетей с дивергентными или конвергентными может расширять или сужать поток информации.

Дивергентные сети характеризуются наличием нейронов, которые, имея один вход, на выходе образуют контакты с множеством других нейронов. Таким образом эти сети могут влиять на активность множества элементов разных иерархических уровней. Являясь по сути интегративными, эти сети, вероятно, выполняют централизованную регуляцию и управление динамикой информационного процесса. *См. Объединение нейронов.*

Нейронные цепи – это последовательно соединенные между собой нейроны, выполняющие определенную задачу. Частным случаем организации нейронов по типу **Н.ц.** является рефлекторная дуга. *См. Объединение нейронов.*

Непрерывное проведение возбуждения – то же, что и *бездекрементное проведение возбуждения.*

Нервная терминаль – то же, что и *нервное окончание.*

Нервные волокна – это отростки нервных клеток (аксоны), обеспечивающие проведение возбуждения и транспорт веществ (*см. Аксонный транспорт*). Имеется два типа **Н.в.**: *миелиновые* и *безмиелиновые*. Оболочку *безмиелиновых нервных волокон* образуют шванновские клетки (леммоциты). Оболочку *миелиновых нервных волокон* в периферической нервной системе формируют шванновские клетки, а в ЦНС – олигодендроциты. Миелиновая оболочка через равные промежутки (0,5–2,0 мм) прерывается, образуя свободные от миелина участки – узловые перехваты Ранвье, протяженность которых в периферической нервной системе составляет 0,25–1,0 мкм, а в волокнах ЦНС – 14 мкм. Миелиновая оболочка **Н.в.** выполняет изолирующую функцию, обеспечивает более экономное и быстрое проведение возбуждения.

Большой популярностью до настоящего времени пользуется классификация **Н.в.**, предложенная американскими физиологами Дж. Эрлангером и Г. Гас-

сером (1937), основанная на структурно-функциональных свойствах волокон. В зависимости от диаметра, наличия или отсутствия миелиновой оболочки, возбудимости, временных характеристик ПД и его компонентов, а также скорости проведения возбуждения все **н.в.** делят на три основных типа: А, В и С. Волокна типа А – это афферентные и эфферентные волокна соматической нервной системы; волокна типа В – преганглионарные волокна вегетативной нервной системы; волокна типа С – это в основном постганглионарные волокна вегетативной нервной системы и афферентные волокна, проводящие возбуждение от рецепторов боли, давления и тепла.

Нервный центр – это совокупность нервных клеток ЦНС, координированная деятельность которых обеспечивает осуществление того или иного рефлекса или регуляцию определенных функций организма. **Н.ц.** имеют ряд общих свойств, что во многом определяется структурой и функцией синапсов:

- *одностороннее проведение возбуждения,*
- *замедление проведения возбуждения в **Н.ц.**, или **центральная задержка,***
- *суммация нервных процессов (возбуждения и торможения),*
- *явление окклюзии (или закупорки),*
- *явление **постактивационного облегчения** (проторения),*
- ***трансформация ритма возбуждения,***
- *последствие,*
- *высокая утомляемость **Н.ц.**,*
- *тонус **Н.ц.**,*
- *пластичность **Н.ц.***

Помимо вышеуказанных свойств, для **Н.ц.** характерна высокая чувствительность к гипоксии и к ряду нейротропных веществ: нервным ядам, наркотикам, алкоголю, ганглиоблокаторам, антидепрессантам, психостимуляторам, транквилизаторам. Все эти факторы существенно нарушают деятельность отдельных нейронов, входящих в нейронное объединение, а также нарушают деятельность нервного центра в целом. В процессе эволюции были выработаны механизмы защиты, позволяющие создать стабильную среду для деятельности нейронов ЦНС. Одним из них является гематоэнцефалический барьер, строго регулирующий поступление различных веществ из крови в мозг.

Обратная афферентация – то же, что и *принцип обратной связи.*

Общее центральное торможение – это нервный процесс, который развивается при любой рефлекторной деятельности, захватывая практически всю ЦНС, включая центры головного мозга. **О.ц.т.** открыто И.С. Беритовым в 1937 году. Оказалось, что **О.ц.т.** может проявиться при такой малой силе раздражителя, при которой двигательный эффект еще отсутствует. Важную роль в формировании **О.ц.т.**, вероятно, играет желатинозная субстанция спинного мозга. По мнению И.С. Беритова, такое торможение обеспечивает концентрацию возбуждения в определенных группах вставочных и двигательных нейронов, препятствуя возникновению других рефлекторных или поведенческих актов, которые

могли бы возникнуть под влиянием раздражителей. Не исключено, что **О.ц.т.** играет важную роль в создании целостной поведенческой деятельности, а также в обеспечении избирательного возбуждения определенных рабочих органов.

Объединение нейронов – это один из фундаментальных принципов организации работы мозга. Скопления нейронов и нейроглии образуют серое вещество мозга, которое очень неоднородно. Для различных структур мозга характерны определенные типы нейронной организации. Нейроны, выполняющие одну и ту же функцию, объединяются в так называемые ядра серого вещества, клеточные слои, нейронные колонки, *нервные центры, нейронные цепи, нейронные сети и нейронные ансамбли.*

Одновременная индукция – это разновидность взаимодействия между нервными процессами – возбуждением и торможением, которая заключается в том, что возбуждение нервных клеток какого-либо одного нервного центра одновременно вызывает торможение нервных клеток соседних центров. См. *Индукция.*

Одностороннее проведение возбуждения – это свойство нервных центров, состоящее в том, что внутри нейронных цепей рефлекторной дуги возбуждение, как правило, идет в одном направлении – от пресинаптической мембраны к постсинаптической, т.е. от афферентного нейрона к эфферентному. Эта закономерность связана со свойствами синапсов: для химических – с выработкой медиаторов в пресинаптической части синапса, диффузией их через синаптическую щель к хеморецепторам постсинаптической мембраны, а для большинства электрических синапсов – с полупроводниковыми свойствами их синаптических мембран. В целом **О.п.в.** в нервных центрах организует деятельность ЦНС и является одним из принципов координационной деятельности ЦНС.

Окклюзия (или закупорка) – это свойство нервных центров, отражающее эффект взаимодействия между собой двух импульсных потоков, когда при одновременной стимуляции с двух рецептивных зон нервный центр генерирует меньшее возбуждение, чем при отдельной стимуляции этого центра. Иначе говоря, суммарное возбуждение нервного центра, вызываемое одновременным воздействием двух импульсных потоков, меньше, чем сумма возбуждений при действии каждого из этих двух потоков в отдельности. Явление **О.** обусловлено неспособностью нейронов, генерирующих нервные импульсы (*фаза абсолютной рефрактерности*) отвечать на стимуляцию с других афферентных входов. Как правило, **О.** возбуждения в нервных центрах возникает при действии сильных раздражителей. **О.** была открыта Ч. Шеррингтоном, который объяснял это явление перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными звеньями двух взаимодействующих рефлексов. В целом, явление **О.**, или закупорки, отражает характерный для деятельности ЦНС *принцип конвергенции* – схождения афферентных путей на одном афферентном нейроне.

Организация тормозных процессов в ЦНС – это «архитектура» использования тормозных нейронов при организации нейронных сетей, цепей и рефлексорных дуг. Выделяют несколько вариантов этой организации, что отражается в названии соответствующего вида центрального торможения:

- *реципрокное,*
- *возвратное (или антидромное),*
- *латеральное,*
- *тоническое,*
- *общее центральное.*

Первичное торможение – это разновидность центрального торможения, развивающееся в результате активации особых тормозящих структур (*тормозных нейронов*), действующих на тормозимую клетку и вызывающих в ней торможение как первичный процесс без предварительного возбуждения. К разновидностям **П.т.** относят *пресинаптическое* и *постсинаптическое* торможение, разновидностями которого являются *реципрокное* торможение, *возвратное (антидромное)* торможение и *латеральное*. В основе развития **П.т.** лежит *гиперполяризация* или *деполяризация* постсинаптической мембраны.

Первичные рецепторы – это чувствительные окончания дендрита афферентного нейрона, локализованного в спинномозговых ганглиях, ганглиях вегетативных и черепных нервов (тактильные, болевые, температурные, проприорецепторы, обонятельные рецепторы, все рецепторы внутренних органов).

Пессимальное торможение – это вариант *вторичного центрального торможения*; развивается в возбуждающих синапсах в результате сильной и длительной деполяризации постсинаптической мембраны приходящими высокочастотными импульсными потоками (подобно *пессимуму* Введенского в нервно-мышечном синапсе либо *катодической депрессии* Вериге), что приводит к аккомодационным изменениям и снижению возбудимости (повышению порога возбуждения) в постсинаптической мембране. Этот вид центрального торможения лежит в основе пессимального торможения условно-рефлекторной деятельности в КБП.

Пластичность нервных центров – это свойство нейронных объединений, состоящее в способности к перестройке функциональных свойств и, в определенной степени, функций под влиянием длительных внешних воздействий или при очаговых повреждениях мозга. Большой вклад в развитие представлений о **П.н.ц.** внесли И.П. Павлов, П.К. Анохин, А.А. Асратян, А.Б. Коган, П.К. Костюк. Посттравматическая **П.н.ц.** выполняет компенсаторную (восстановительную) функцию, а пластичность, вызванная длительным раздражением, – приспособительную функцию. Так, для процесса обучения **П.н.ц.** является необходимым условием, т.е. его рабочим механизмом.

Благодаря свойству пластичности нервный центр может существенно модифицировать течение рефлекторных реакций. Высшим регулятором пластических перестроек в ЦНС, по мнению И.П. Павлова, является КБП. В настоящее

время показано, что пластичностью обладают все нейроны ЦНС, но наиболее сложные формы пластичности характерны только для нейронов коры головного мозга. Существуют синаптические, мембранные, молекулярные и морфологические механизмы пластичности. Основным фундаментом, позволяющим реализовать свойство **П.н.ц.**, следует считать наличие у каждого элемента нейронных объединений огромного числа синаптических связей, а также возможность изменения синтетических процессов внутри каждого нейрона.

В последние годы предложено расширить понятие **«П.н.ц.»**, в частности добавить, что пластичность – это изменение эффективности или направленности связей между нейронами. При изменении направленности связи возникают новые нейронные объединения. Таким образом, пластичность нейронных объединений обеспечивает возможность выработки условных рефлексов, в том числе возможность обучения. Это означает, что **П.н.ц.** в конечном итоге способствует адаптации организма к различным внешним условиям существования.

Полимодалные рецепторы – это рецепторы, воспринимающие несколько адекватных раздражителей. Например, ирритантные рецепторы легких, воспринимающие механические (частицы пыли) и химические (пахучие вещества) раздражители во вдыхаемом воздухе.

Полисенсорные нейроны – это афферентные нейроны высших отделов мозга (ассоциативных зон мозга), участвующие в обработке сенсорной информации. **П.н.** способны реагировать на раздражение слуховой, зрительной, кожной и других рецептивных систем. См. *Моносенсорные нейроны, Бисенсорные нейроны.*

Последействие – это свойство нервных центров, заключающееся в том, что реакция нейрона (в виде генерации одиночных ПД или пачек ПД) на входящий к нему импульс продолжается длительное время. Эффект **П.** прямо пропорционален силе раздражителя. Впервые явление **П.** обнаружил итальянский исследователь Лоренцо де Но в 1938 году, назвав его *ревербацией* нервных импульсов, или циркумдукцией. Он полагал, что на небольшом участке нервных цепей создаются условия для непрерывного кольцевого движения импульсов от нейрона к нейрону, что и приводит к длительному последействию.

В настоящее время предполагается существование двух механизмов **П.** Первый механизм связан с наличием длительного ВПСП на фоне следовой деполяризации, что дает сравнительно короткий эффект последействия. Вторым механизмом, обеспечивающим более длительное последействие, связан с наличием кольцевых связей между нейронами (специальных «ловушек возбуждения»), по которым происходит длительная (в течение нескольких минут или часов) циркуляция импульсных потоков. Современные исследователи считают, что явление **П.** играет важную роль в деятельности ЦНС. В частности, предполагается, что механизм консолидации энграммы, т.е. перевод информации из краткосрочной памяти в долговременную, происходит с участием механизма ревербации.

Последовательная индукция – это разновидность взаимодействия между нервными процессами – возбуждением и торможением, которая состоит в наведении процесса возбуждения/торможения в клетках нервного центра под влиянием противоположного состояния в нем самом. *См. Индукция.*

Последовательная (или временная) суммация нервных процессов – это суммация ВПСП/ТПСП во времени, когда на нейроне в области аксонального холмика происходит интеграция возбуждающих/тормозных стимулов с отдельных участков мембраны на определенном отрезке времени.

Постактивационное облегчение (или проторение) – это свойство нервных центров, которое проявляется в усилении возбуждения нервного центра при одновременной стимуляции с двух рецептивных полей (рецептивных зон). Иначе говоря, суммарное возбуждение нервного центра при **П.о.** выше суммы возбуждений при изолированной стимуляции с каждого из рецептивных полей. Таким образом, суть **П.о.** состоит в увеличении эффективности одного синаптического возбуждающего входа в результате активации другого. Явление **П.о.** формируется на основе *суммации возбуждения* в нервных центрах; возникает при действии слабых и средних по силе раздражителей. Подобно явлению *окклюзии*, явление **П.о.** демонстрирует наличие конвергентных процессов в ЦНС.

Постганглионарные нервные волокна – это волокна, по которым возбуждение передается от тел нервных клеток, расположенных в симпатических и парасимпатических ганглиях, к эффекторам (внутренним органам).

Постсинаптическое (или координационное) торможение – это вариант первичного торможения в ЦНС. Основой **П.т.** является *гиперполяризация* постсинаптической мембраны тормозимого нейрона, приводящая к генерации тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП). В качестве медиатора **П.т.** могут выступать ГАМК, глицин, норадреналин, дофамин, серотонин, эндогенные опиоиды (эндорфин, энкефалины и др.), некоторые аминокислоты и пептиды. Все они вызывают повышение проницаемости постсинаптической мембраны тормозимого нейрона к ионам K^+ и Cl^- , в результате чего возникает ТПСП.

Поскольку на постсинаптической мембране одного и того же нейрона от многих синаптических входов взаимодействуют множественные ВПСП и ТПСП, обеспечивая интегративную деятельность нейрона, **П.т.** получило название *координационного*.

Прегаглионарные нервные волокна – это волокна, по которым возбуждение передается от нейронов ЦНС к периферическим нейронам, расположенным в ганглиях симпатической и парасимпатической нервной системы.

Пресинаптическое (или фильтрационное) торможение – это вариант первичного торможения в ЦНС; проявляется в подавлении активности тормозимого нейрона в результате снижения эффективности действия возбуждающих синапсов. **П.т.** возникает на пресинаптическом уровне путем угнетения процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями, при этом свойства постсинаптической мембраны не меняются. Структурной

основой **П.т.** являются аксо-аксональные синапсы, образованные терминалями аксонов тормозных интернейронов и аксонными окончаниями возбуждающих нейронов. При этом окончание аксона тормозного нейрона является преинаптическим по отношению к терминали возбуждающего нейрона, которая оказывается постсинаптической по отношению к тормозному окончанию и пресинаптической по отношению к активируемой им нервной клетки.

В аксо-аксональных синапсах под влиянием медиатора тормозного нейрона развивается длительная *деполяризация*, которая вызывает (подобно *катодической депрессии*) уменьшение амплитуды ПД, преходящего в возбуждающее окончание аксона. В результате происходит угнетение процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями и снижение амплитуды ВПСП. Благодаря этому возникает частичная или полная блокада проведения возбуждения к нервным окончаниям, образующим синапсы на тормозимом нейроне. Кроме того, **П.т.** может реализоваться за счет *гиперполяризации* пресинаптических терминалей под влиянием специфического тормозного медиатора, например ГАМК. Поскольку **П.т.**, в отличие от *постсинаптического торможения*, лишь блокирует синаптические входы, его назвали *фильтрационным* (или *селективным*). В целом, при **П.т.** осуществляется вытормаживание определенного нейронного пути, что ограничивает приток афферентных импульсов к нервным центрам и имеет охранительное значение.

Принцип Дейла – «Один нейрон – один медиатор» – сформулирован английским нейрофизиологом Дж. Дейлом в середине XX века. Предполагалось, что каждый нейрон выделяет один и тот же медиатор из всех своих нервных окончаний. Доказательством тому служили данные о том, что ацетилхолин выделяется альфа-мотонейронами как при иннервации скелетной мышцы, так и клеток Реншоу спинного мозга. Однако уже в 60–80-е годы было показано, что выделение многих классических медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, ГАМК) сопровождается одновременным высвобождением веществ – *комедиаторов*, прежде всего – нейропептидов. При этом медиатор обычно оказывает быстрое действие, а комедиатор – медленное или даже только модулирующее. Поэтому было предложено изменить правило Дейла: «Один нейрон – один быстрый медиатор».

Анализ тормозной передачи в спинном мозге показал, что в большинстве тормозных нейронов одновременно выделяются два быстрых тормозных медиатора – ГАМК и глицин. Новая редакция принципа Дейла стала звучать так: «Один нейрон – один быстрый синаптический эффект». В 1999 году были получены данные о том, что в спинном мозге из одного нейрона может выделяться быстрый тормозный медиатор (ГАМК) и быстрый возбуждающий медиатор (АТФ). Таким образом, можно полагать, что число и вид медиаторов, а также комедиаторов и модуляторов в синапсе может быть различным.

Принцип доминанты – это основной принцип интегративной деятельности ЦНС, согласно которому текущая деятельность мозга определяется нали-

чием господствующего (доминантного) очага возбуждения, который в данный момент времени подавляет и подчиняет себе деятельность остальных нервных центров. Иначе говоря, благодаря формированию доминантного очага деятельность мозга организуется таким образом, чтобы удовлетворить потребность организма, наличие которой и сформировало доминанту. **П.д.** был сформулирован А.А. Ухтомским в 1923 году на основе экспериментальных данных. См. *Доминанта*.

Развитием представления о **Д.** является теория П.К. Анохина о *функциональных системах*. Согласно П.К. Анохину, в каждой функциональной системе имеется блок принятия решения, в котором на основе информации о текущих потребностях организма и о путях их реализации в прошлом опыте индивида (память) принимается решение о том, что делать в данный конкретный момент времени. Далее происходит реализация принятого решения с участием других блоков функциональной системы. Таким образом, **П.д.** определяет формирование главенствующего (активирующего) возбуждающего нервного центра в соответствии с ведущими потребностями организма в конкретный момент времени.

Принцип иррадиации (или дивергенции) возбуждения – это принцип координационной деятельности ЦНС, согласно которому каждый нейрон за счет многочисленных ветвлений (дивергенции), заканчивающихся синапсами, и большого числа вставочных нейронов связан с множеством других нейронов. Поэтому нервные импульсы от одного нейрона могут быть направлены к тысяче других нейронов. **П.и.в.** открыт Ф. Гольцем и Ч. Шеррингтоном. См. *Иррадиация возбуждения*.

Принцип конвергенции возбуждения (или принцип общего конечного пути, или принцип воронки Шеррингтона) – это принцип интегративной деятельности ЦНС, согласно которому потоки импульсов от различных нейронов могут сходиться на одном и том же нейроне. В частности, Ч. Шеррингтоном было обнаружено схождение к одним и тем же промежуточным или эфферентным нейронам многих афферентов от разных участков общего рецептивного поля (в спинном и продолговатом мозге) или даже от разных рецептивных полей (в высших отделах головного мозга). Так, на мотонейронах спинного мозга, кроме первичных афферентных волокон, конвергируют волокна различных нисходящих трактов от супраспинальных и собственно спинальных центров, а также от возбуждающих и тормозных вставочных промежуточных нейронов. В результате мотонейроны спинного мозга выполняют функцию общего конечного пути для многочисленных нервных образований, включая и надсегментный аппарат головного мозга, имеющий отношение к регуляции двигательной функции. См. *Конвергенция возбуждения*.

Принцип обратной связи (или обратной афферентации) – это принцип интегративной деятельности ЦНС, согласно которому для точной координации деятельности различных нейронных объединений (нервных центров, рефлекторных дуг) необходима информация о результатах действия, которая поступа-

ет в мозг по сенсорным каналам. Отсутствие такой информации приводит к дезинтеграции деятельности мозга. Особенно наглядна роль обратной афферентации при реализации двигательной активности – нарушение проприорецептивной чувствительности, как правило, препятствует выполнению точных движений, а также нарушает возможность формирования и сохранения адекватной для данного движения позы.

В теории *функциональных систем* П.К. Анохина **П.о.с.** реализуется в таком понятии, как *акцептор результата действия*. В этом блоке на основании информации, поступающей от рецепторов работающих органов, происходит сличение модели будущего результата действия с реальными результатами, на основании чего принимаются дополнительные решения, направленные на приближение реального результата действия к запланированному. Одновременно П.К. Анохин обосновал идею о важности и необходимости для процессов управления наличия **копий афферентаций**, т.е. команд, которые посылаются к исполнительным органам. Такая ситуация имеет место в двигательных системах мозга, где каждый нижерасположенный отдел, посылая сигнал управления к работающей мышце, одновременно представляет информацию (копию афферентации) об этом в вышележащий отдел двигательной системы мозга.

Принцип общего конечного пути – то же, что и *принцип конвергенции возбуждения*.

Принцип реципрокности (или сопряжения) возбуждения и торможения – это принцип интегративной деятельности ЦНС, согласно которому в ЦНС существует врожденный механизм, обеспечивающий согласованную деятельность мышц, выполняющих разную функцию в отношении одного и того же сустава. Этот принцип был сформулирован Ч. Шеррингтоном при изучении взаимоотношений между процессами возбуждения и торможения в спинном мозге, благодаря которым осуществляется координация работы мышц-антагонистов (подобные явления рассматривались Н.Е. Введенским для двигательной коры). **П.р.** на уровне спинного мозга реализуется с участием *реципрокного торможения*, благодаря которому возникают безусловные двигательные реципрокные рефлексы. Такие взаимотормозящие влияния рефлексов обуславливают состояние *одновременной отрицательной индукции*, а последовательные смены возбуждения и торможения – состояние *последовательной положительной* (возбуждение вслед за торможением) и *последовательной отрицательной* (торможение вслед за возбуждением) *индукции* (И.М. Сеченов, Ч. Шеррингтон). Эта смена возбуждения и торможения в нервных центрах лежит в основе феномена «отдачи» (Ч. Шеррингтон) и ритмических цепных рефлексов, обеспечивающих акты шагания, чесания и др.

Открытие **П.р.** позволило более глубоко понять реализацию принципа общего конечного пути или «воронки Шеррингтона». В частности, стало понятно, что именно благодаря наличию реципрокных отношений, рефлексы, имеющие общий конечный путь, в одних случаях могут усиливать друг друга (союзные

рефлексы), а в других – наоборот, ослаблять (антагонистические, или конкурентные рефлексы). См. *Реципрокное торможение, Индукция, Принцип конвергенции возбуждения.*

Принцип субординации (или соподчинения) – это принцип интегративной деятельности ЦНС, согласно которому деятельность нижележащих отделов мозга контролируется и управляется вышележащими отделами ЦНС. *П.с.* постулирует наличие в ЦНС строгих иерархических взаимоотношений между «низшими» и «высшими» (в эволюционном аспекте) отделами мозга.

Проводимость – это способность возбудимых тканей проводить возбуждение (ПД). Основными проводниками нервных импульсов (ПД) являются нервные волокна (аксоны нейронов), нервы и мышечные волокна.

Проводимость мышечного волокна – это способность мышечного волокна, как разновидности возбудимых структур, к проведению возбуждения (ПД) вдоль сарколеммы и по Т-системе саркоплазмы, что обеспечивает синхронность вовлечения в процесс сокращения всех саркомеров данного мышечного волокна, а также всех мышечных волокон, входящих в соответствующую *двигательную единицу*. У большинства скелетных мышц нервно-мышечные синапсы расположены в середине мышечного волокна, поэтому возбуждение распространяется в обе стороны и, быстро охватывая всю мышцу, вызывает одновременное сокращение всех ее частей. Распространение возбуждения вдоль мышечного волокна происходит по такому же принципу, как и в нервных безмиелиновых волокнах, т.е. в соответствии с теорией малых токов Германа. Процесс распространения деполяризации в глубь мышечного волокна по Т-системе составляет сущность *электромеханического сопряжения*.

Проводимость нервных волокон – это способность нервных волокон, как разновидности возбудимых структур, к проведению возбуждения. Согласно *«кабельной» теории* (А. Герман, А. Ходжкин, 1950 г.) возбуждение проводится непрерывно по безмиелиновым и прерывно (сальтаторно, скачкообразно) по миелиновым волокнам. Нервные волокна характеризуются общими, присущими всем возбудимым тканям, свойствами – порогом возбуждения, лабильностью, циклическими изменениями возбудимости, подчинятся закону «сила–время», способностью к аккомодации. Вместе с тем *нервные волокна* имеют ряд присущих только им особенностей:

- возбуждение распространяется в обе стороны от места нанесения раздражения, т.к. неповрежденное *нервные волокна* в любом из своих участков на всем протяжении имеет одинаковые кабельные свойства;

- в норме возбуждение всегда распространяется ортодромно – от тела нервной клетки по аксону до его конечных разветвлений; в эксперименте – при искусственной стимуляции участка *нервного волокна* – возбуждение может направляться антидромно, т.е. в направлении, противоположном естественному;

- *нервные волокна* практически неустойчивы, т.к. проведение возбуждения связано только с их электрическими свойствами и не затрагивает сложных нейрохимических процессов;

- скорость проведения возбуждения различна и определяется типом *нервного волокна*: в безмиелиновых волокнах она составляет от 2 до 15 м/с, а в миелиновых – до 120 м/с;

- из всех возбудимых образований *н.в.* обладают самой высокой лабильностью, т.е. проводят очень высокие частоты импульсации без трансформации ритма, если частота импульсации превышает лабильность *нервного волокна*, возникает явление пессимума.

Проводимость целого нерва – это способность нервов проводить возбуждение от рецепторов в ЦНС и от ЦНС к рабочим органам (эффекторам). Проведение возбуждения по **нервным стволам – нервам** (совокупности *нервных волокон*, различающихся по диаметру и степени миелинизации) имеет ряд особенностей, установленных в опытах Гассера-Эрлангера (1934 г.) на седалищном нерве лягушки-быка:

- ПД в нерве возникает при действии порогового стимула;

- по мере увеличения интенсивности раздражения ПД нерва увеличивается градуально, достигая некоторого максимума. Такой ответ является результатом суммации ПД отдельных нервных волокон, каждое из которых возбуждается по закону «все или ничего»;

- дальнейшее увеличение силы раздражения приводит не к увеличению амплитуды ответа, а к изменению его формы – возникает сложный ПД. Нисходящая фаза ПД затягивается; на ней появляются дополнительные колебания, отражающие возбуждение новых групп нервных волокон А (α , β , γ , δ);

- при еще большем раздражении к ПД добавляются волны В (только в вегетативных нервах) и С.

Проведение возбуждения – это передача возбуждения (ПД) по нервным и мышечным волокнам без заметного ослабления (декремента); осуществляется с использованием как физиологического (электротонического), так и физиологического механизма. Обязательным условием **П.в.** является наличие на всем протяжении или в ограниченных, но повторяющихся участках волокна потенциалзависимых ионных каналов, ответственных за формирование ПД. В распространении ПД можно выделить два этапа: 1) этап электротонического проведения, обусловленный физическими свойствами нервного волокна, и 2) этап генерации ПД в новом участке на пути его движения, обусловленный реакцией ионных каналов. В зависимости от расположения и концентрации ионных каналов в мембране волокна возможно два типа проведения ПД: *непрерывный* и *сальтаторный* (скачкообразный). Выделяют следующие законы **П.в.** по нервным волокнам:

- *нервные волокна* могут проводить возбуждение в двух направлениях;

- возбуждение проводится изолированно в каждом нервном волокне;

- нервный импульс распространяется с большой скоростью (до 120 м/с);
- для нервных волокон характерна малая утомляемость;
- существует возможность функционального блока проведения возбуждения при морфологической целостности волокна (Н.Е. Введенский).

Пространственная суммация нервных процессов – это суммирование на аксонном холмике нейрона постсинаптических потенциалов, которые возникают одновременно в различных точках этого нейрона, в ответ на приходящие от различных нейронов ПД. Даже если каждый отдельный стимул вызывает лишь подпороговые ВПСП, синхронное их воздействие способно довести МП нейрона до критического уровня деполяризации и тем самым вызвать возбуждение нейрона.

Проторение – это эффект «проторения пути», наблюдаемый при явлениях суммации в ЦНС. *П.* проявляется в усилении процесса возбуждения в нервном центре под влиянием повторного раздражения или благодаря раздражению другого центра. *См. Суммация нервных процессов, Суммационный рефлекс.*

Прямое взаимное торможение – это вариант организации тормозных процессов в ЦНС, отражающий тормозное взаимодействие двух (или большего числа) командных нейронов, осуществляющееся без специальных вставочных клеток. *П.в.т.* в паре клеток функционирует по принципу «или – или». Такая «метастабильная» нейронная сеть разрешает работу либо одной клетке, либо другой в силу того, что активная клетка прямо тормозит конкурента, чем освобождает себя от торможения с его стороны. Предполагают, что подобные межклеточные отношения существуют между командными нейронами мозга высших животных и человека, обеспечивающими поведенческие и эмоциональные установки по принципу доминанты. *См. Торможение в ЦНС, Принцип доминанты.*

Ретикулярная (или сетчатая) формация – это совокупность нервных структур, расположенных в центральных отделах стволовой части мозга, связана с различными отделами головного и спинного мозга системами входящих и нисходящих путей. *Р.ф.* участвует в регуляции возбудимости и тонууса всех отделов ЦНС, деятельности внутренних органов. От *Р.ф.* в значительной степени зависит состояние сна или бодрствования, эмоциональное состояние, выраженность реакции напряжения (стресса).

Ретроградный транспорт – это направление транспорта веществ по нейрону (из аксона в тело нейрона). *См. Аксонный транспорт, Антероградный транспорт.*

Рефлекс (*от лат. reflexus – отраженный*) – это ответная реакция организма на действие раздражителя, осуществляющаяся при участии центральной нервной системы. Рефлекторная деятельность обеспечивает гомеостаз (постоянство внутренней среды организма), функциональное единство организма и его взаимодействие с внешней средой – поведение. Многочисленные исследо-

вания проявления рефлекторных реакций показали, что для осуществления любого **Р.** необходима реализация четырех основных операций:

- 1) прием информации от рецептора;
- 2) расшифровка поступившей информации и программирование адекватного ответа;
- 3) реализация ответа путем передачи сигнала к исполнительным органам (мышцам, железам);
- 4) контроль за правильностью осуществления программы ответных действий.

Последний этап замыкает круг непрерывной циркуляции нервных импульсов, формируя *рефлекторное кольцо*. Рецепторный контроль за ходом реализации запрограммированного ответа позволяет ЦНС своевременно зарегистрировать отклонения от намеченного плана и внести нужные поправки. Таким образом, ответная реакция организма на раздражение, ее адекватность воздействию и соответствие «замыслу» определяются работой рецепторного звена.

Рефлексогенная зона – то же, что и *рецептивное поле рефлекса*.

Рефлекторная дуга – это структурная основа рефлекса. **Р.д.** состоит из последовательно соединенной цепи нейронов. **Р.д.** безусловного рефлекса состоит из совокупности пяти элементов, участвующих в осуществлении рефлекса:

- рецепторов,
- центростремительных (афферентных) нервных волокон,
- нервного центра,
- центробежных (эфферентных) нервных волокон,
- эффектора (мышцы, железы и др.).

Для реализации условных рефлексов создаются новые более сложные **Р.д.** на базе дуг безусловных рефлексов. Иначе говоря, генетически запрограммированная цепь нейронов является лишь компонентом вновь создаваемой цепи нейронов. В зависимости от сложности **Р.д.** (о чем можно судить по величине *центрального времени рефлекса*) различают *моно-* и *полисинаптические* рефлекторные дуги. Самая простая **Р.д.** – моносинаптическая – состоит из двух нейронов: афферентного и эфферентного. Латентный период достигает в таком случае 50–100 мс, а центральное время рефлекса – 3,5 мс. На основе моносинаптических **Р.д.** реализуется ограниченный круг рефлексов, например, спинальные миостатические рефлексы, возникающие в ответ на растяжение мышцы (коленный рефлекс). Дуги полисинаптических рефлексов представлены тремя и более последовательно соединенными нейронами – афферентным, вставочным и эфферентным. Центральное время рефлекса у них превышает 3,5 мс. Полисинаптические рефлексы – широко распространенные виды рефлексов, например, сгибательные рефлексы, возникающие при раздражении рецепторов кожи. Все дуги условных рефлексов являются полисинаптическими, причем часть нейронов, входящих в состав дуги, обязательно находится в коре большого мозга.

Рефлекторное кольцо (или рефлекторный путь) – это рефлекторная дуга, дополненная еще одним звеном – обратной связью (обратной афферентацией), призванной установить связь между эффектором и нервным центром, который выдает исполнительные команды. Обратная связь превращает открытую рефлекторную дугу в замкнутое **Р.к.** Такая структура рефлекторного пути формирует самонастраивающийся нервный контур регуляции физиологической функции, что совершенствует рефлекторную регуляцию и, в целом, оптимизирует поведение организма. Представление о **Р.к.** является дальнейшим развитием представлений о рефлекторной дуге. В то же время это понятие более простое, чем «функциональная система».

Рефлекторный (или отражательный) принцип гласит, что любые проявления работы мозга, по существу, можно рассматривать как ответные реакции на те или иные внешние и внутренние воздействия; лежит в основе функционирования ЦНС.

Рецептивное поле рефлекса (или рефлексогенная зона) – это определенный участок воспринимающей чувствительной поверхности организма, раздражение рецепторных клеток которого вызывает рефлекторную реакцию. Рецептивные поля различных рефлексов имеют строго определенную локализацию, а рецепторные клетки – соответствующую специализацию для оптимального восприятия адекватных раздражителей.

Рецепторы – это специализированные нервные окончания или клетки, воспринимающие раздражители внешней и внутренней среды организма и трансформирующие энергию раздражения в нервный импульс; обладают высокой избирательной чувствительностью к воздействиям определенных агентов внешней и внутренней среды. Основное физиологическое значение сенсорных рецепторов состоит в обеспечении поступления в ЦНС информации о состоянии внешней и внутренней среды, что обеспечивает регуляцию функций внутренних органов и взаимодействие организма и окружающей среды. Свойствами рецепторов являются высокая возбудимость, адаптация и спонтанная активность. Существуют различные классификации рецепторов.

1. По структурно-функциональной организации различают:
 - *первичные* рецепторы (тактильные, болевые, обонятельные),
 - *вторичные* рецепторы (фоторецепторы, вкусовые, слуховые).
2. В зависимости от вида воспринимаемого раздражителя выделяют пять типов рецепторов:
 - механорецепторы,
 - хеморецепторы,
 - терморецепторы,
 - фоторецепторы,
 - болевые рецепторы (ноцицепторы).

3. По числу воспринимаемых адекватных раздражителей:

- *мономодальные* рецепторы,
- *полиmodalные* рецепторы.

4. Согласно скорости адаптации, рецепторы делят на три группы:

- *быстро адаптирующиеся*, или фазные (рецепторы вибрации тельца Пачини, рецепторы прикосновения тельца Мейснера),
- *медленно адаптирующиеся*, или тонические (вестибулорецепторы, проприорецепторы, рецепторы растяжения легких, часть болевых рецепторов),
- *смешанные*, или фазнотонические, адаптирующиеся со средней скоростью (терморецепторы кожи, фоторецепторы сетчатки).

Реципрокное (или сопряженное) торможение (от лат. *reciprocus* – взаимный) – это вариант организации тормозных процессов в ЦНС, при котором одни и те же афферентные пути, через которые осуществляется возбуждение одной группы нейронов, обеспечивают через вставочные нейроны торможение других групп нервных клеток. Иначе говоря, ***P.m.*** отражает взаимное (сопряженное) торможение центров антагонистических рефлексов, обеспечивающее координацию этих рефлексов.

Экспериментально доказано, что нормальное выполнение любого естественного двигательного акта основано на использовании ***P.m.*** Например, при болевом раздражении нижней кожи конечности сигнал от ноцицепторов по афферентному нейрону поступает в спинной мозг, где переключается на альфа-мотонейрон мышц-сгибателей и одновременно на тормозный нейрон, который тормозит активность альфа-мотонейронов мышц-разгибателей. Более того, на контралатеральной стороне (на другой конечности) возникают противоположные процессы – возбуждение мышц-разгибателей и торможение мышц-сгибателей, т.е. реализуется перекрестный разгибательный рефлекс, который способствует сохранению исходной позы.

Сальтаторное (или скачкообразное) проведение возбуждения – это проведение возбуждения по миелинизированному нервному волокну скачками, при котором оно возникает лишь в очень узких, непокрытых миелином, участках – перехватах Ранвье (ширина около 1 мкм). Таким образом, возбуждение как бы перескакивает межперехватные участки (ширина около 2 мм), распространяясь от одного перехвата Ранвье к следующему, обеспечивая высокую скорость проведения возбуждения.

Сальтаторный тип проведения нервного импульса осуществляется в миелиновых волокнах типа А и В, для которых характерно концентрирование потенциалзависимых ионных каналов только в небольших участках мембраны (перехваты Ранвье). В области миелиновых муфт (межузловые сегменты длиной 1–2 мм) мембрана осевого цилиндра практически невозбудима. В этих условиях ПД, возникающий в одном перехвате Ранвье, электротонически (без участия ионных каналов) распространяется до соседнего перехвата, деполяри-

зую мембрану до критического уровня, что приводит к возникновению нового ПД, т.е. возбуждение проводится скачкообразно.

Сальтаторное проведение ПД по миелиновым волокнам является эволюционно более поздним механизмом, возникшим впервые у позвоночных животных. Оно имеет два важных преимущества по сравнению с непрерывным проведением возбуждения. Во-первых, оно более экономично в энергетическом плане, так как возбуждаются только перехваты Ранвье, площадь которых составляет менее 1% поверхности мембраны, и, следовательно, надо меньше энергии для восстановления трансмембранных градиентов Na⁺ и K⁺, уменьшающихся в процессе формирования ПД. Во-вторых, возбуждение проводится с большей скоростью, чем в безмиелиновых волокнах, так как возникший ПД на протяжении миелиновых муфт распространяется электротонически, что в 107 раз быстрее, чем скорость физиологического проведения ПД.

Сенсорные зоны (или сенсорные поля) КБП – это совокупности клеток коры (кортикальные поля), представляющие собой центральную часть соответствующего анализатора, в которую проецируются рецепторные отделы сенсорных систем. Например, зрительная система включает поля затылочной коры (17, 18), так называемую *стриарную кору*. Помимо этих полей, куда пространственно упорядоченно проецируются части сетчатки ретинотопическим образом, вокруг существует *парастриарная кора*, также связанная с сетчаткой, но имеющая менее выраженную топику проекций.

Сетчатая формация – то же, что и **ретикулярная формация**.

Спонтанная (или фоновая) активность рецепторов – это свойство рецепторов, состоящее в способности возбуждаться без действия раздражителя; присуща проприорецепторам, фоно-, фото-, вестибуло-, термо- и хеморецепторам. Эта способность рецепторов связана со спонтанным колебанием проницаемости клеточной мембраны, перемещением ионов и периодической деполяризацией рецептора, которая, достигая критического уровня, приводит к генерации потенциалов действия в афферентном нейроне. **С.а.р.** участвует в поддержании тонуса ЦНС.

Суммация нервных процессов (возбуждения/торможения) – это одновременная генерация ВПСП/ТПСП в отдельных участках мембраны нейрона (где локализованы возбуждающие/тормозные синапсы) либо последовательное увеличение амплитуды ВПСП/ТПСП в одной точке нейрона, что приводит к выраженному повышению мембранного потенциала в области аксонного холмика и снижению возбудимости нервной клетки. Таким образом, исходя из механизма реализации, принято выделять два вида **С.н.п.** – *пространственную* и *временную суммацию*. Учитывая, что нейроны ЦНС имеют огромное число возбуждающих и тормозных синаптических входов (до 10 000), можно полагать, что суммация ВПСП и ТПСП является тем важнейшим процессом, который в конечном итоге определяет функциональное состояние нейрона (покой, возбуждение, торможение).

Тоническое торможение – это вариант организации тормозных процессов в ЦНС, отражающий постоянное тормозное влияние одной структуры на другую. Примером являются тормозные нейроны КБП, которые угнетают нейроны ретикулярной формации ствола мозга, нейроны таламуса и лимбической системы.

Тонус нервных центров – это свойство нервных центров, проявляющееся в фоновой активности, т.е. генерации нервных импульсов с определенной частотой на протяжении длительного времени. Такая активность нервных центров обусловлена не наличием в составе нейронного объединения нейронапейсмекера, а постоянным возбуждением афферентного нейрона благодаря непрерывному раздражению сенсорных рецепторов. Например, тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприорецепторов мышц. В целом, **Т.н.ц.** обеспечивает постоянную (но разной интенсивности в зависимости от периферической рецепторной активности) эфферентную импульсацию к соответствующим периферическим системам, а также постоянное межцентральное взаимодействие.

Торможение в ЦНС (или центральное торможение) – это местный нервный процесс, развивающийся в нейронах центральной нервной системы, результатом которого является прекращение или ослабление процесса возбуждения. Торможение вторично относительно процесса возбуждения, так как всегда возникает как его следствие, и не способно к активному распространению по нервным структурам. Торможение в ЦНС открыто И.М. Сеченовым в 1863 г. Важность тормозных процессов в деятельности ЦНС, в том числе и для выполнения координационной деятельности, доказывают последствия нарушения процессов центрального торможения, например, при столбняке. С точки зрения физиологических механизмов, лежащих в основе торможения в ЦНС, в настоящее время принято различать *первичное* и *вторичное* торможение.

Торможение вслед за возбуждением – это вариант *вторичного центрального торможения*; развивается на фоне следовой *гиперполяризации* мембраны нейрона после очередного его возбуждения. Для этого вида центрального торможения характерен сравнительно кратковременный период существования, так как он определяется *лабильностью* нейрона, т.е. скоростью восстановления исходного уровня мембранного потенциала после генерации очередного ПД.

Тормозные нейроны – это специализированные вставочные нейроны (интернейроны), с участием которых осуществляется любой вид первичного торможения. Например, клетки Реншоу спинного мозга, клетки Уилкинсона, грушевидные клетки Пуркинье мозжечка, звездчатые клетки КБП и др. Аксоны этих клеток образуют синаптические контакты (аксодендритические, аксосоматические) непосредственно с тормозимой клеткой либо с аксонами возбуждающего нейрона, который направляется к тормозимому нейрону (аксо-аксональный синапс), что блокирует проведение возбуждающего сигнала.

Т.н. имеются во всех отделах ЦНС, но особенно их много в спинном мозге, мозжечке, базальных ядрах и КБП. Широко распространены в ЦНС, особенно в коре больших полушарий, ГАМК-ергические **Т.н.** Факторами, повышающими эффективность тормозного действия ГАМК, являются позитивные модуляторы ГАМК_A-рецепторов – барбитураты, бензодиазепины и этанол. Поэтому применение указанных веществ приводит к развитию сна. Глицинергические тормозные нейроны в основном представлены в стволе мозга и спинном мозге. Специфическим блокатором глициновых рецепторов является стрихнин, а также столбнячный токсин. Вот почему при столбняке происходит выраженная иррадиация возбуждения по ЦНС, которой в норме препятствуют глицинергические нейроны.

Трансформация ритма возбуждения – это свойство нервных центров, заключающееся в способности нейронов изменять ритм приходящих нервных импульсов. Особенно четко это свойство проявляется при раздражении афферентного волокна одиночными стимулами, при этом нейроны способны отвечать пачкой импульсов. **Т.р.в.** может быть обусловлена несколькими причинами:

1) возникновением длительного ВПСП, на фоне которого генерируется подряд несколько спайков (подобное явление характерно, например, для тормозных клеток Реншоу);

2) следовыми колебаниями МП, которые могут возникнуть в ответ на приходящий импульс – если величина этих колебаний всякий раз достигает критического уровня деполяризации, то каждому такому колебанию будет соответствовать возникновение вторичного ПД.

Т.р.в. проявляется и в противоположном феномене – частота приходящих к нейрону импульсов выше, чем частота генерации ПД при ответе нейрона на эти стимулы. В этом случае урежение импульсации связано с более низкой *лабильностью* нейрона-приемника, которая, в свою очередь, обусловлена большой длительностью *фазы следовой гиперполяризации* этого нейрона.

Триггерная зона нейрона – это то же, что и *аксонный холмик*.

Утомляемость нервных центров – это свойство нервных центров, которое проявляется в высокой скорости развития утомления. Утомление – постепенное снижение (вплоть до полного прекращения) рефлекторного ответа при продолжительном раздражении афферентных нейронов, характерно для мозговых систем (нейронных цепей, рефлекторных дуг) и является результатом нарушения передачи возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при длительном возбуждении уменьшаются запасы медиатора в окончаниях аксона, падает чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны, понижаются энергетические ресурсы нервной клетки.

Высокая (в сравнении с мышцами и, особенно, с нервными волокнами) утомляемость нейронных объединений коррелирует с низкой лабильностью данных структур. Если нервное волокно, являясь периферическим отростком нейрона, способно генерировать до 1000 ПД в 1 с, то для нейрона предельный

ритм возбуждения составляет не более 50–100 Гц, а для нейронных объединений – не более 50 Гц. Скорее всего, низкая лабильность нейронов и их сетей обусловлена наличием длительной *следовой гиперполяризации*.

Фильтрационное торможение – то же, что и *пресинаптическое торможение*.

Фоновая активность нейронов (или автоматия нейронов) – это спонтанное (автоматическое) активное состояние некоторых нейронов, проявляющееся периодической генерацией серии импульсов. Существует как минимум три вида **Ф.а.н.** – непрерывно-аритмичный, пачечный и групповой.

Непрерывно-аритмичный вид активности проявляется в том, что фоново-активные нейроны генерируют импульсы непрерывно с некоторым замедлением или увеличением частоты разрядов. Такие нейроны обеспечивают *тонус нервных центров*. *Пачечный* тип активности заключается в том, что нейроны выдают группу импульсов с короткими межимпульсным интервалом, после этого наступает период молчания, а затем вновь генерируется пачка импульсов. Обычно межимпульсные интервалы в пачке равны приблизительно 1–3 мс, а интервал между пачками ПД составляет 15–120 мс. Считается, что такой тип активности создает условия для проведения сигналов при снижении функциональных возможностей проводящих или воспринимающих структур мозга. *Групповая* форма активности характеризуется аperiodическим появлением группы импульсов (межимпульсные интервалы составляют от 3 до 30 мс), сменяющихся периодом молчания. См. *Фоновоактивные нейроны, Функциональные состояния нейронов*.

Фоновая активность нервных центров – то же, что и *спонтанная активность нервных центров*.

Фоновоактивные нейроны (или нейроны-пейсмекеры, или водители ритма) – это нейроны, способные к спонтанной (автоматической) активации, т.е. возбуждению, что проявляется периодической генерацией серии импульсов. Примером таких нейронов являются нейроны дыхательного центра продолговатого мозга. **Ф.н.** имеют большое значение в поддержании уровня возбуждения коры и других структур мозга. Число **Ф.н.** увеличивается в состоянии бодрствования организма. По характеру реакции на приходящие импульсы **Ф.н.** делятся на тормозные и возбуждающиеся. *Тормозные Ф.н.* урежают свою фоновую частоту разрядов в ответ на внешний сигнал, в *возбуждающиеся* – увеличивают. См. *Фоновая активность нейронов, Функциональные состояния нейронов*.

Функциональные состояния нейрона – с функциональной точки зрения нейрон может находиться в трех основных состояниях: 1) в состоянии покоя, 2) в состоянии активности (или возбуждения), 3) в состоянии торможения. В состоянии *покоя* нейрон имеет стабильный уровень МП и в любой момент времени может возбудиться, т.е. генерировать ПД или перейти в состояние торможения. В состоянии *активности* (или *возбуждения*) нейрон генерирует ПД или

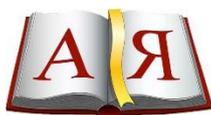
чаще – группу ПД (серию ПД или пачку ПД). Частота следования ПД внутри данной серии импульсов, длительность этой серии, а также скважность (интервалы) между последовательными сериями – все эти параметры широко варьируют и являются составляющей кода нейронов. Важную роль в регуляции частоты импульсации играют ионы Ca^{2+} и K^+ . Состояние активности нейрона, как правило, индуцируется поступлением импульсов от других нейронов. Однако для некоторых нейронов активное состояние возникает спонтанно, т.е. автоматически и проявляется периодической генерацией серии импульсов. Примером таких нейронов-пейсмекеров (*водители ритма*) являются нейроны дыхательного центра продолговатого мозга.

Состояние *торможения* проявляется в том, что фоновоактивный нейрон или нейрон, получающий возбуждающее воздействие извне, прекращает свою импульсную активность. В состоянии торможения нейрон может переходить и из состояния покоя. Во всех случаях в основе торможения лежит явление гиперполяризации нейрона (характерно для постсинаптического торможения) или активное прекращение поступающей импульсации от других нейронов, что наблюдается в условиях пресинаптического торможения. См. *Фоновая активность нейронов, Фоновоактивные нейроны*.

Центральная задержка – это замедление проведения возбуждения по нервным центрам, что обусловлено медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так как затрачивается время на следующие процессы: выделение медиатора из пресинапса, трансфузию его через синаптическую щель к постсинаптической мембране и генерацию ВПСП/ТПСП. При этом истинная синаптическая задержка (до начала генерации ВПСП/ТПСП) составляет 0,5 мс, а вместе со временем генерации ВПСП/ТПСП она достигает 1,5–2,5 мс.

Центральное торможение – то же, что и *торможение в ЦНС*.

Эфферентный нейрон – это нейрон, передающий информацию в нижележащие структуры ЦНС, в нервные узлы, лежащие за ее пределами, и в органы организма.



2.3.4. Раздел IV. Физиология висцеральных систем. Физиология эндокринной системы

Автоматия – это свойство ряда возбудимых тканей, величина мембранного потенциала (МП) которых по времени не постоянна – периодически она снижается (возникает спонтанная деполяризация) и самостоятельно достигает критического уровня деполяризации (КУД), в результате чего возникает спонтанное возбуждение, после которого МП восстанавливается до исходного уровня, а затем цикл повторяется. Способность к **А.** характерна для р-клеток сино-

атриального узла – основного водителя ритма сердца, для ряда нейронов ЦНС, а также для некоторых гладких мышц, например, миоцитов матки.

Агглютинация (от лат. *agglutination* – *склеивание*) – это склеивание и выпадение в осадок форменных элементов крови: эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов. **А.** развивается под действием антител плазмы, направленных против имеющихся на поверхности клеток антигенов. См. *Антитела, Антигены*.

Агглютинины – это антитела, агглютинирующие взвешенные форменные элементы крови или частицы инертного носителя после взаимодействия с антигенами, находящимися на их поверхности. См. *Антигены*.

Агглютиногены – это антигены, с которыми взаимодействуют агглютинины. См. *Агглютинация, Агглютинины*.

Альвеолярный воздух – это часть выдыхаемого воздуха, достигшая полости перфузируемых альвеол. Парциальное давление кислорода в **А.в.** взрослого человека варьирует от 130 до 150 гПа (100–110 мм рт.ст.), парциальное давление углекислого газа – от 45 до 54 гПа (34–40 мм рт.ст.).

Брадикардия – это урежение частоты сокращений сердца (ЧСС) до 60 ударов в минуту и менее. **Б.** может наблюдаться в норме, в частности у тренированных лиц (в этом случае **Б.** обусловлена высоким тонусом блуждающих нервов), а также при нарушениях ритма сердца, что может сопровождаться тяжелыми расстройствами гемодинамики. См. *Тахикардия*.

Внутренняя среда – это совокупность жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость), принимающих непосредственное участие в процессах обмена веществ и поддержании гомеостаза.

Гемоглобин – это содержащийся в эритроцитах белок, осуществляющий транспорт кислорода из легких в ткани и участвующий в переносе углекислого газа из тканей в легкие.

Гемолиз – это процесс разрушения эритроцитов, при котором гемоглобин выходит в плазму крови. Нарушение целостности эритроцитов при **Г.** необязательно, процесс может быть ограничен лишь функциональными изменениями эритроцитов с растяжением мембраны клетки и изменением ее проницаемости. Кровь после **Г.** эритроцитов представляет собой прозрачную жидкость красного цвета («лаковая кровь»).

Гемофилия – это наследственное заболевание, проявляющееся длительными кровотечениями из поврежденных сосудов, склонностью к образованию гематом при травмах и характеризующееся нарушением первой фазы свертывания крови вследствие дефицита VIII или IX плазменных факторов свертывания крови.

Гипоксия – это состояние, возникающее при недостаточном снабжении тканей организма кислородом или нарушении его утилизации в процессе биологического окисления.

Гормоны (от греч. *hormao* – *привожу в движение, возбуждаю*) – это биологически высокоактивные вещества, образующиеся в железах внутренней сек-

реции (*эндокринных желез*), поступающие в кровь и оказывающие регулирующее влияние на функции удаленных от места их секреции органов и систем организма. *Г.* имеют дистантный характер действия, обладают строгой специфичностью, высокой биологической активностью и длительно сохраняющимся эффектом; оказывают свое физиологическое действие в чрезвычайно малых дозах. *См. Тканевые гормоны.*

Давление крови – это уровень кровяного давления, выражаемый в миллиметрах ртутного столба (мм рт.ст.), определяется совокупностью ряда факторов, таких как нагнетающая сила сердца, периферическое сопротивление сосудов, объем крови.

Депрессорный (*от лат. deprimo, depressum – понижать*) – это значит приводящий к снижению артериального давления (депрессорная реакция, депрессорные рефлексы, депрессорный нерв). Депрессорные реакции сердечно-сосудистой системы характеризуются брадикардией, уменьшением ударного объема сердца, снижением общего периферического сопротивления за счет расширения сосудов (преимущественно артериол) и уменьшения вязкости крови, снижением скорости кровотока и объема циркулирующей крови.

Диастола – это фаза расслабления мускулатуры сердца, в ходе которой полости сердца расширяются и наполняются кровью. Различают *Д.* предсердий и желудочков. Расслабление сердца во время *Д.* наступает в результате активного откачивания Ca^{2+} из цитоплазмы в саркоплазматический ретикулум, а также выведения этого иона во внеклеточную среду через сарколемму. При этом перестают образовываться актино-миозиновые мостики, мышечное сокращение прекращается, и камеры сердца под действием эластических сил и притока крови расширяются. *См. Систола.*

Диурез – это мочеотделение, различают: 1) *водный Д.*, когда выделяются большие объемы гипотонической по отношению к крови мочи из-за уменьшения проницаемости стенки почечных канальцев для воды; 2) *осмотический Д.*, при котором увеличение мочевыделения обусловлено сниженной реабсорбцией осмотически активных веществ, и 3) *антидиурез*, при котором резко ограничено выделение мочи, например, при обезвоживании организма или избыточной секреции антидиуретического гормона.

Донор – это лицо, предоставляющее часть своей крови, других тканей или орган для переливания или пересадки реципиенту. *См. Реципиент.*

Дыхательный коэффициент – это соотношение объема выдыхаемого углекислого газа к объему потребляемого кислорода. Величина *Д.к.* в зависимости от состава пищевых продуктов варьирует от 0,70 до 1,00. При исключительно жировом питании *Д.к.* равен 0,70; при углеводном – 1,00; при смешанном – от 0,75 до 0,95. При окислении белков *Д.к.* составляет 0,82.

Дыхательный объем (ДО) – это величина, характеризующая потенциальные возможности дыхания, объем вдоха (и выдоха) при спокойном состоянии, у взрослого человека составляет около 0,5 л.

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) – это объем максимального выдоха, произведенного после максимального вдоха, представляет собой сумму из ДО, РОвдоха и РОвыдоха.

Карбоксигемоглобин – это гемоглобин, химически связанный с CO₂.

Кислородная емкость крови – это количество кислорода, которое может быть связано кровью до полного насыщения гемоглобина. **К.е.к.** в норме составляет 0,19 мл кислорода в 1 мл крови (при содержании гемоглобина 8,7 ммоль/л, или 14 г%) при температуре 0°С и барометрическом давлении 760 мм.рт.ст. В основном величину **К.е.к.** определяет количество гемоглобина (1 г гемоглобина связывает 1,36–1,34 мл кислорода). Уменьшение **К.е.к.** снижает устойчивость организма к действию экстремальных факторов (гипоксии, перегрузкам, физической работе) и приводит к понижению общей резистентности.

Кислородный долг – это разность между общим количеством O₂, требуемым для покрытия всех энергозатрат (кислородного запроса), и того его количества, которое было фактически потреблено за время работы.

Кислородный запрос – это общий запрос всех тканей тела в кислороде за определенный отрезок времени (обычно за 1 мин). **К.з.** характеризует общую интенсивность жизнедеятельности организма и определяется по формуле: $KЗ = (VO_2 \text{ раб} - VO_2 \text{ покоя}) + КД$, где $VO_2 \text{ раб}$ – потребление кислорода за период работы (деятельности), $VO_2 \text{ покоя}$ – потребление кислорода в покое за период, равный длительности работы (деятельности); КД – кислородный долг. Аналогично **К.з.** целого организма можно определить **К.з.** отдельных органов, выражающий интенсивность их активности. См. *Кислородный долг*.

Компенсаторная пауза – это пауза после желудочковой экстрасистолы, обусловленная выпадением очередного сердечного сокращения. **К.п.** наблюдается в том случае, если первый постэкстрасистолический импульс ведущего водителя ритма приходит к желудочкам в тот момент, когда они еще пребывают в состоянии рефрактерности, вызванной экстрасистолическим возбуждением. Длительность **К.п.** такова, что интервал между последним нормальным сокращением и первым постэкстрасистолическим сокращением равен удвоенному интервалу между нормальными сокращениями.

Кровообращение – это непрерывное движение крови по системе полостей сердца и кровеносных сосудов, обусловленное сокращениями сердца или пульсирующих сосудов.

Легочная вентиляция – это процесс обновления газового состава альвеолярного воздуха, обеспечивающий поступление кислорода и выведение избыточного количества углекислого газа из организма. Интенсивность **Л.в.** определяется глубиной вдоха и частотой дыхательных движений.

Лейкопоэз – это процесс образования лейкоцитов в красном костном мозге.

Линейная скорость движения крови – это показатель, характеризующий скорость движения крови при ламинарном потоке. Средняя по сечению сосуда **Л.с.д.к.** определяется как отношение объемной скорости кровотока к площади

поперечного сечения сосуда. Наибольшая **Л.с.д.к.** наблюдается в аорте, наименьшая – в капиллярах. *См. Объемная скорость движения.*

Минутный объем крови (МОК) – это количество крови, выбрасываемое левым (правым) желудочком в 1 мин. В норме МОК составляет 4–5 л/мин. При максимальных физических нагрузках у тренированных людей МОК может достичь 35 л/мин. *См. Систолический объем крови.*

Миоглобин – это пигмент красного цвета, содержащийся в волокнах поперечнополосатой скелетной мускулатуры и в кардиомиоцитах; состоит из белковой части – глобина и небелковой группы – гемма, идентичного гемму гемоглобина; выполняет функцию переносчика кислорода и обеспечивает депонирование кислорода в мышцах. *См. Гемоглобин.*

Нефрон – это морфофункциональная единица почки позвоночных. Нефрон начинается капсулой Шумлянского-Боумена, покрывающей клубочек капилляров в мальпигиевом тельце. Профильтовавшаяся через стенки капсулы Шумлянского-Боумена жидкость поступает в просвет канальца нефрона, в почечных канальцах реабсорбируются различные неорганические и органические вещества, вода, происходит секреция некоторых веществ (калия, протонов и др.); образующаяся в **Н.** вторичная моча выделяется по мочеточнику в мочевой пузырь.

Объемная скорость движения крови – это показатель, характеризующий количество крови, протекающее через поперечное сечение сосуда в единицу времени. **О.с.д.к.** крови через сосуд прямо пропорциональна перепаду давления в сосуде и обратно пропорциональна его сопротивлению току крови. Размерность **О.с.д.к.** крови составляет миллилитр в 1 мин. *См. Линейная скорость движения.*

Оксигемоглобин – это соединение гемоглобина с кислородом, обеспечивающее перенос последнего кровью от легких к тканям. *См. Гемоглобин.*

Осмотическое давление – это сила движения растворителя через полупроницаемую мембрану из менее концентрированного раствора в более концентрированный. **О.д.** во всех живых клетках и биологических жидкостях зависит от концентрации растворенных веществ, солевой состав поддерживается за счет механизмов избирательной проницаемости биологических мембран (активного транспорта ионов). **О.д.** играет значительную роль в поддержании концентрации различных веществ, растворенных в жидкостях организма, на физиологически необходимом уровне, следовательно, **О.д.** определяет распределение воды между тканями и клетками. Растворы с **О.д.** более высоким, чем **О.д.** содержимого клеток (*гипертонические растворы*), вызывают сморщивание клеток вследствие перехода воды из клетки в раствор. Напротив, растворы с более низким, чем в клетках, **О.д.** (*гипотонические растворы*) вызывают увеличение объема клеток в результате перехода воды из раствора в клетку. Растворы с **О.д.**, которое равно **О.д.** содержимого клеток (*изотонические растворы*), не вызывают изменения объема клеток. **О.д.** крови имеет важное зна-

чение для распределения в тканях воды и растворенных веществ и определяется концентрацией различных ионов в плазме.

О.д. крови млекопитающих всегда находится на относительно постоянном – оптимальном для обмена веществ уровне и составляет 7,3 атм. (5600 мм рт.ст.), для его поддержания существует совокупность специальных осморегуляторных механизмов, но прежде всего способностью к нормализации осмотического давления обладает сама кровь. Кровь может выполнять роль осмотического буфера при различных сдвигах в сторону осмотической гипертонии, либо гипотонии, что связано с перераспределением ионов между плазмой и эритроцитами, а также со способностью белков плазмы крови связывать и отдавать ионы. Кроме различных ионов на величину осмотического давления влияют и другие вещества, например, белки. **О.д.**, зависящее от содержания белков в плазме, называется *онкотическим давлением*.

Парциальное давление – это давление газа, входящего в состав газовой смеси, которое он оказывал бы при той же температуре, занимая один весь объем. **П.д.** выражают в паскалях или миллиметрах ртутного столба (1 мм рт.ст. = 0,1333 кПа). В атмосферном воздухе на уровне моря **П.д.** кислорода (PO_2) составляет 0,23 мм рт.ст., углекислого газа (PCO_2) – 0,23 мм рт.ст., азота (PN_2) – 595 мм рт.ст., воды (PH_2O) – 6 мм рт.ст. Поддержание нормального **П.д.** кислорода и углекислого газа в альвеолярном воздухе, крови и тканях – условие эффективного газообмена.

Пищеварение – это начальный этап ассимиляции пищи, т.е. превращения исходных пищевых структур в компоненты, лишенные видовой специфичности и пригодные к всасыванию и участию в промежуточном обмене. Расщепление пищевых веществ обеспечивается системой механических, физико-химических (например, действие соляной кислоты в желудке или поверхностно-активных веществ, в частности желчных кислот, в кишечнике) и химических, главным образом, ферментативных процессов. Последовательная обработка пищи осуществляется в результате ее постепенного перемещения по пищеварительному каналу, структура и функции отделов которого специализированы.

Пищевой центр – это комплекс функционально взаимосвязанных структур ЦНС, регулирующих пищевое поведение и координирующих деятельность пищеварительного тракта. **П.ц.** обеспечивает психические, чувствительные и двигательные процессы, связанные с актом еды и переваривания пищи, включая секреторную функцию желез пищеварительного тракта, а также моторные акты (жевание, глотание, дальнейшее транспортирование пищевого комка). Важная роль в возникновении субъективных состояний, связанных с развитием целенаправленного пищевого поведения, принадлежит гипоталамусу, в его латеральных ядрах находится *центр голода*, а в вентромедиальных – *центр насыщения*. В формировании пищевой мотивации участвуют также ретикулярная формация ствола мозга, лимбическая система и кора головного мозга. К **П.ц.** относятся группы клеток в разных отделах ЦНС, посылающие эфферентные импульсы к исполнительным органам, железам и мышцам, участвующим в пище-

варении. Возбудимость **П.ц.** зависит от поступления нервных импульсов с периферии от разных рецепторов, в том числе рецепторов пищеварительного тракта, а также от состава крови, в частности от концентрации глюкозы, некоторых аминокислот, олигопептидов, свободных жирных кислот и ряда гормонов, например, инсулина.

Пульс – это толчкообразные колебания стенок кровеносных сосудов, сердца и прилегающих к ним тканей, вызываемые сокращениями сердца. Различают артериальный, венный пульс и сердечный толчок, которые имеют большую диагностическую ценность в медицине.

Пульсовое давление (ПД) – это разность между систолическим и диастолическим артериальным давлением крови. У здорового человека ПД равняется 40–50 мм рт.ст., у животных колеблется в более широких пределах. ПД является важным показателем оценки общей гемодинамики в медицине и эксперименте.

Реабсорбция – это обратное всасывание растворенных веществ и воды в почках и железах. В этих органах в начальные отделы канальцев и протоков поступает ультрафильтрат плазмы крови или первичный секрет, из которого в зависимости от специфики образующейся жидкости клетки канальцев и протоков извлекают обратно различные органические и неорганические вещества. В почках **Р.** подвергаются электролиты, аминокислоты, глюкоза, вода и многие др., в слюнных трубках и протоках потовых желез – натрий, хлор и некоторые другие вещества. Основное количество вырабатываемой в почке энергии расходуется на **Р.** натрия и ряда других веществ. Количество реабсорбируемых ионов и воды в почках человека колеблется в широких пределах, благодаря чему достигается эффективная регуляция состава жидкостей внутренней среды. В регуляции **Р.** участвуют гормоны (альдостерон, вазопрессин, паратгормон и др.) и эфферентные нервы почки. **Р.** имеет значение для сохранения в организме биологически ценных веществ и регуляции состава экскретируемых или секреторируемых жидкостей.

Реакция крови (рН крови) – это соотношение концентрацией водородных (H^+) и гидроксильных (OH^-) ионов в плазме крови. Для оценки активной **Р.к.** применяют *водородный показатель, или рН*, являющийся отрицательным логарифмом концентрации водородных ионов. Активная **Р.к.** имеет исключительное значение, поскольку абсолютное большинство обменных реакций могут нормально протекать только при определенных значениях рН среды. Кровь млекопитающих и человека имеет слабощелочную реакцию: рН артериальной крови составляет 7,35–7,47, венозной – на 0,02 единицы ниже. Содержимое эритроцитов обычно на 0,1–0,2 единицы рН более кислое, чем плазма.

Резервный объем вдоха (РО вдоха) – это максимальный объем воздуха, который человек может вдохнуть после обычного вдоха.

Резервный объем выдоха (РО выдоха) – это максимальный объем воздуха, который человек может выдохнуть после обычного выдоха.

Резус-фактор (*синоним антиген системы резус, или изоантиген системы резус*) – это система изоантигенов эритроцитов человека, обуславливающих их фенотипические различия. *См. Антигены.*

Ретракция (*от лат. retraction – стягивание, сокращение*) – это уменьшение объема клетки, ткани или другого морфологического образования за счет сокращения некоторых элементов его структуры.

Реципиент – это субъект, которому производится переливание донорской крови, ее компонентов, а также трансплантация органа или тканей от донора. *См. Донор.*

Свертывание крови (*или гемостаз*) – это физиологический механизм, обеспечивающий образование кровяного сгустка.

Свертывающая система крови – это система, обеспечивающая остановку кровотечения путем формирования тромбиновых и фибриновых тромбов, поддержание целостности кровеносных сосудов и жидкого состояния крови.

Систола – это сокращение какого-либо отдела сердца или сердца в целом. **С.** начинается с возбуждения соответствующего отдела сердца; благодаря синцитиальным свойствам сердца возбуждение, возникнув в каком-либо участке, охватывает полностью тот или иной отдел и сокращение сердца подчиняется закону «все или ничего». В ходе **С.** кровь выбрасывается в венозно-артериальном направлении. Обратному току крови препятствуют атриовентрикулярные клапаны (при *систоле желудочков*) или сфинктеры устьев магистральных вен (при *систоле предсердий*). Мощность **С.** регулируется путем изменения кинетики актино-миозиновых взаимодействий в кардиомиоцитах, поскольку иные пути регуляции сократимости, действующие в скелетных мышцах (тетанус и вовлечение) в сердце реализовываться не могут.

Систолический объем крови (СОК) – это количество крови, поступающее в аорту при каждом сокращении сердца. В норме СОК составляет 60–70 мл. *См. Минутный объем крови.*

Сыворотка крови – это жидкая часть плазмы, отделяющаяся от сгустка крови после его ретракции. *См. Плазма крови.*

Тахикардия – это увеличение частоты сердечных сокращений (ЧСС) до 100 и более в 1 мин. В зависимости от местоположения очага возбуждения, выполняющего роль водителя ритма при **T.**, различают *синусовую (или наджелудочковую) T.*, при которой водитель ритма располагается в области атриовентрикулярного соединения, и *желудочковую T.*, когда водителем ритма становится одна из ножек пучка Гиса. Физиологическая **T.** наблюдается при увеличении температуры тела, физической нагрузке, эмоциях, раздражении экстракардиальных нервов или воздействии на сердце некоторых биологически активных веществ. *См. Брадикардия.*

Тканевые гормоны – это биологически активные вещества, обладающие специфическим локальным (паракринным и аутокринным) действием, т.е. когда клетка-продуцент гормона и клетка-мишень расположены рядом (в одном ор-

гане или ткани) и гормоны распространяются диффузно по межклеточному матриксу. К *Т.э.* относят различные по химической природе вещества: амины (гистамин), пептиды (брадикинин), гликопептиды (цитокины, интерфероны, кровяные колониестимулирующие факторы), продукты обмена арахидоновой кислоты (простагландины, тромбоксан А, лейкотриены). См. *Гормоны*.

Тромбоцитопоз – это процесс образования тромбоцитов в красном костном мозге.

Тропные гормоны – это гормоны, главной отличительной особенностью которых является способность стимулировать секрецию *гормонов* различных *эндокринных желез* и опосредованно через них оказывать влияние на метаболизм организма. К пусковым *Т.э.* (активаторам деятельности других желез) относятся нейрогормоны гипоталамуса и тропные гормоны гипофиза. См. *Гормоны*.

Фистула – это канал между соседними полыми органами, отсутствующий в норме, а также между органом или патологическим очагом и внешней средой. Различают **Ф.** врожденные и приобретенные; среди последних – спонтанные, послеоперационные, посттравматические и экспериментальные. *Экспериментальная Ф.* – созданное при помощи специальной операции каналобразное соединение полости органа (желудка, кишки и др.) или выводного протока железы (слюнной, поджелудочной) с поверхностью тела. При наложении **Ф.** используются металлические или пластмассовые трубки различной конструкции. И.П. Павлов с сотрудниками разработали способы наложения **Ф.** всех желез и отделов пищеварительного тракта, **Ф.** слюнной железы собаки была использована им для изучения высшей нервной деятельности методом условных рефлексов.

Электрокардиограмма (ЭКГ) – это кривая, отражающая биоэлектрическую активность сердца.

Электрокардиография – это метод исследования биоэлектрической активности сердца, заключающийся в записи изменений во времени разности потенциалов, создаваемой электрическим полем сердца во время его возбуждения. **Э.** дает информацию о ритме сердца и его нарушениях (блокадах, экстрасистолах и т.д.), локализации патологического очага в миокарде, гипертрофиях и перегрузках тех или иных камер сердца и т.д. См. *Электрокардиограмма*.

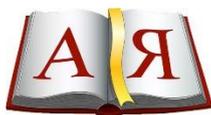
Эндокринные железы – это специализированные органы, имеющие железистое строение. В отличие от *желез внешней секреции Э.ж.* не имеют выводных протоков и выделяют продуцируемые гормоны непосредственно в кровь и лимфу.

Эндокринная система – это система *эндокринных желез*, регулирующая гуморальным способом работу органов, обменные процессы, а также поддерживающая состояние равновесия (гомеостаз) в организме. См. *Эндокринные железы*.

Эндокринология (от греч. *endon* – внутри, *krino* – выделять, *logos* – учение) – наука о железах внутренней секреции и выделяемых ими непосредственно в кровь *гормонах*. См. *Эндокринные железы, Гормоны*.

Эритропоэз – это процесс образования ретикулоцитов в красном костном мозге и их последующего созревания в эритроциты в кровеносном русле.

Эритропоэтин – это гормон (гликопротеин), вырабатываемый в юктагломерулярном аппарате почек в ответ на гипоксию. **Э.** стимулирует эритропоэз в красном костном мозге.



2.3.5. Раздел V. Физиология обмена веществ и энергии. Физиология питания. Терморегуляция

Азотистый баланс – это соотношение количества азота, поступившего с пищей (белки) и выделенного из организма (мочевина, мочевая кислота, креатинин и др.). Т.к. 1 г азота содержится в 6,25 г белка, то, зная количество выделенного азота с мочой, можно определить количество усвоенного белка. *Азотистое равновесие* (нейтральный баланс азота) наблюдается у взрослого человека при адекватном питании; *положительный азотистый баланс* (синтез белка преобладает над распадом) – происходит при увеличении массы тела, во время беременности, в период роста организма, при усиленных тренировках в связи с наращиванием мышечной массы; *отрицательный азотистый баланс* (выделяется азота больше, чем поступает в организм) – в условиях белкового голодания, питания неполноценными белками, при различных заболеваниях. См. *Питание, Метаболизм*.

Анаболизм – это совокупность процессов синтеза тканевых и клеточных структур, а также необходимых для жизнедеятельности соединений. **А.** – это ферментативный синтез сравнительно крупных клеточных компонентов (полисахаридов, нуклеиновых кислот, белков, жиров) из простых предшественников, связанный с потреблением свободной энергии, которая поставляется в форме макроэргических химических связей АТФ. См. *Катаболизм*.

Ассимиляция (от лат. *assimilation* – уподобление, усвоение) – это совокупность процессов создания живой материи, состоящая из: 1) поступления из внешней среды необходимых для организма веществ; 2) превращения веществ в соединения, приемлемые для тканей и клеток данного организма; 3) синтеза структурных единиц клеток, ферментов и других регуляторных соединений и замены устаревших новыми; 4) синтеза более сложных соединений из более простых; 5) запасание синтезированных веществ. См. *Диссимиляция*.

Гипотермия – понижение температуры тела гомойотермного животного более чем на одно стандартное отклонение видоспецифической нормы для состоя-

ния покоя в термонеutralных условиях. Прогрессирующая **Г.** приводит к гибели от переохлаждения, когда достигается нижняя летальная температура тела.

Глюкоза – это моносахарид из группы альдогексоз, входящий в состав полисахаридов и гликопротеидов и являющийся одним из основных источников энергии в животном организме.

Гомойотермия (или теплокровность) – это способность человека, высших позвоночных и птиц к изотермии – поддержанию постоянной температуры «ядра» тела при значительных колебаниях температуры окружающей среды, что обеспечивается эффективными механизмами теплопродукции и теплоотдачи. Значение **Г.** определяется ее влиянием на: скорость ферментативных реакций и метаболизм в целом, скорость образования и стабильность связей в комплексах «гормон-рецептор», «медиатор-рецептор», «антиген-антитело», активность ионных каналов, возбудимость ЦНС, сократимость скелетных мышц и миокарда. Цена теплокровия определяется повышенными затратами организма на поддержание интенсивного обмена веществ, который у теплокровных в 10 и более раз выше, чем у холоднокровных животных.

Диета – это рацион питания, который предусматривает определенное количественное и качественное соотношение пищевых веществ, способы кулинарной обработки, интервалы в приеме пищи. *См. Питание.*

Диссимиляция – это совокупность процессов распада живой материи, состоящая из: 1) мобилизации запасов организма; 2) расщепления более сложных соединений до более простых; 3) распада устаревших тканевых и клеточных элементов; 4) расщепления энергетически богатых соединений вместе с освобождением энергии; 5) устранения продуктов распада из организма. *См. Ассимиляция.*

Излучение – это способ теплоотдачи с поверхности тела, осуществляемый без непосредственного контакта между телами; в покое обеспечивает до 60% теплоотдачи. Величина и направление переноса тепла зависят от разницы абсолютных температур кожи и окружающей среды, а также площади излучения. *См. теплоотдача.*

Испарение – это способ теплоотдачи с поверхности тела с помощью *неощутимого испарения* с кожи вне потовых желез и слизистых воздухоносных путей потоотделения (в сутки испаряется до 700 и 400 мл воды соответственно, для испарения 1 л воды требуется 580 ккал), а также *ощутимого испарения* (потоотделения); в покое обеспечивает 19% теплоотдачи. При температуре окружающей среды, превышающей 33 °С, потоотделение является единственным путем отдачи тепла организмом. Эффективность **И.** зависит от температуры окружающей среды и влажности воздуха (при напряжении водных паров более 40 мм рт.ст. **И.** прекращается). Ограниченность теплоотдачи путем **И.** связана с обезвоживанием организма, так некомпенсированная потеря воды в 10–20% от массы тела смертельна для всех млекопитающих.

Катаболизм – это совокупность процессов распада тканевых и клеточных структур, а также расщепления сложных соединений для энергетического или пластического обеспечения процессов жизнедеятельности. Катаболические процессы заключаются в ферментативном расщеплении сравнительно крупных молекул углеводов, жиров и белков, осуществляемом преимущественно за счет реакций окисления, а также в расщеплении макроэргических фосфорных соединений. Как правило, *К.* сопровождается выделением свободной энергии. При расщеплении АТФ энергия превращается в другие формы энергии. При расщеплении крупных органических молекул освобождаемая энергия запасается в форме макроэргических химических связей АТФ. *См. Анаболизм.*

Конвекция – это способ теплоотдачи, заключающийся в переносе тепла движущимися частицами среды (воздухом, водой, кровью), обеспечивает в покое около 16% теплоотдачи. *Естественная конвекция* заключается в переносе тепла кровью от внутренних органов к коже и слизистым и удалении теплого слоя воздуха или воды с поверхности тела. Переносу тепла препятствуют теплоизолирующие свойства «оболочки» тела, которые определяются толщиной слоя подкожной жировой клетчатки. *Принудительная конвекция* состоит в ускорении смены нагретой около кожи среды с помощью вентилятора, веера и др. *См. Теплоотдача.*

Коэффициент полезного действия (КПД) – это величина, показывающая, какая часть затрачиваемой энергии превращается в полезную для работы энергию. КПД выражается в процентах от общего расхода энергии. КПД в отношении накопления энергии фосфатных связей АТФ в дыхательной цепи митохондрий составляет около 40%. В организме при различных формах мышечной деятельности КПД варьирует в пределах от 3 до 30%.

Метаболизм (или обмен веществ) – это совокупность химических и физических превращений, происходящих в живом организме и обеспечивающих его жизнедеятельность во взаимосвязи с внешней средой. *М.* состоит из процессов *ассимиляции* и *диссимиляции*. Суть *М.* заключается в поступлении в организм из внешней среды различных веществ, усвоении и использовании их в процессе жизнедеятельности как источников энергии и материала для построения структур организма, и последующем выделении образующихся продуктов обмена во внешнюю среду. В этой связи выявляются четыре специфических функции *М.:* 1) извлечение энергии из окружающей среды в форме химической энергии органических веществ; 2) превращение экзогенных веществ в «строительные блоки», т.е. предшественники макромолекулярных компонентов клетки; 3) сборка белков, нуклеиновых кислот, жиров и других клеточных компонентов из этих строительных белков; 4) синтез и разрушение тех биомолекул, которые необходимы для выполнения различных специфических функций данной клетки, ткани и организма в целом.

Неполноценные белки – это белки, которые не содержат полного набора незаменимых аминокислот (валин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, трип-

тофан, треонин, фенилаланин). Например, белки пшеницы (глиадин), ячменя (гордеин) и кукурузы (зеин) содержат малонезаменимой аминокислоты лизина, желатина – мало цистеина и триптофана. *См. Полноценные белки.*

Несократительный термогенез – это источник образования тепла в организме, исключая сократимость скелетных мышц. *Первичная теплота* обусловлена рассеиванием энергии при окислительном фосфорилировании в митохондриях (КПД при синтезе АТФ не превышает 45%, остальная энергия окисляемых субстратов превращается в тепло); вторичная теплота образуется в результате освобождения тепловой энергии (более 50%) при использовании АТФ для деятельности органов (биосинтез, работа ионных насосов, секреция и др.). *См. Сократительный термогенез.*

Общий обмен – это вся энергия, которую тратит человек в процессе обычной жизнедеятельности в течение суток. **О.о.** складывается из расходов энергии на: 1) *основной обмен*, 2) *специфическое динамическое действие* пищи – усвоение пищи, 3) *рабочую прибавку* – физическую (нервно-мышечную) деятельность организма. *См. Специфическое динамическое действие пищи, Рабочая прибавка.*

Основной обмен – это количество энергии, затрачиваемое организмом в условиях полного покоя для обеспечения минимального уровня *обмена веществ* и функциональной активности с целью поддержания жизни. **О.о.** определяется при стандартных условиях: утром, в состоянии мышечного покоя (в положении лежа), натощак (через 12–16 ч после приема пищи), при температуре комфорта (18–20 °С). Часть **О.о.** связана с продукцией тепла в объеме, поддерживающем постоянство температуры тела, площадь поверхности тела определяет общий уровень теплоотдачи организма. **О.о.** выражается в кДж (или ккал) на единицу массы тела (или на единицу поверхности тела) за 1 ч или за 1 сутки. В среднем здоровый человек среднего возраста расходует примерно 1 ккал на 1 кг массы тела в 1 час. Факторы, определяющие величину **О.о.:** 1) пол (у женщин на 10% ниже, чем у мужчин), 2) возраст (у детей относительно выше, чем у взрослых, в пожилом возрасте снижается), 3) уровень гормонов в крови (при избытке тироксина и адреналина увеличен). Например, у мужчин в среднем величина **О.о.** составляет 4,19 кДж, или 1 ккал на 1 кг массы тела в 1 ч. *См. Общий обмен.*

Питательные вещества – это органические и неорганические вещества, входящие в состав пищевых продуктов и используемые организмом для обеспечения своей жизнедеятельности: белки, жиры, углеводы и их производные; витамины, вода и минеральные вещества, пищевые волокна. **П.в.** в энергетическом аспекте могут заменять друг друга в соответствии с их калорическими коэффициентами (правило Рубнера).

Полноценные белки – это белки, содержащие весь необходимый набор незаменимых аминокислот в соотношениях, обеспечивающих нормальные процессы биосинтеза белка в организме. К **П.б.** относятся преимущественно белки

животного происхождения – мяса, яиц, молока, рыбы, которые должны составлять не менее 30% суточного рациона.

Проведение – это способ теплоотдачи, заключающийся в прямой передаче кинетической энергии молекул от более нагретого тела к менее нагретому; составляет в покое около 15% теплоотдачи. Величина теплоотдачи путем *П.* зависит от разницы абсолютных температур кожи и окружающей среды и от величины поверхности теплоотдачи, а также от плотности окружающей среды и ее влажности.

Рабочая прибавка – это расход энергии на двигательную и трудовую деятельность, которая определяется преимущественно интенсивностью и длительностью мышечной работы. *См. общий обмен.*

Специфическое динамическое действие (СДД) пищи – это компонент *общего обмена*, заключающийся в расходах энергии организма на прием и усвоение пищи. Наибольший расход энергии происходит при усвоении белков и в меньшей степени – углеводов и жиров. При смешанном питании уровень СДД пищи составляет 10–15% от уровня основного обмена. *См. Основной обмен, Общий обмен.*

Сократительный термогенез – это источник образования тепла в организме, связанный с сокращениями скелетных мышц. *Непроизвольные мышечные сокращения* (производятся преимущественно медленными двигательными единицами) могут повысить теплопродукцию в 3 раза, например, холодовая мышечная дрожь. *Произвольные мышечные сокращения* (производятся быстрыми двигательными единицами, около 2/3 энергии АТФ при этом превращается в тепло) происходят при физической работе, когда теплопродукция может повышаться в 15 раз. *См. Несократительный термогенез, Двигательные единицы.*

Температура комфорта – это температура, при которой минимальна нагрузка на физиологические системы терморегуляции: для легко одетого человека *Т.к.* составляет 25 °С (при относительной влажности воздуха 50%), для обнаженного человека (бассейны, операционные) – 28 °С, в воде – около 35–36 °С.

Температура «оболочки» тела – это температура слоя тканей от поверхности тела до глубины порядка 2 см, занимающего до 1/2 массы тела. *Т.о.т.* изменяется в зависимости от температуры внешней среды. *См. Температура «ядра» тела.*

Температура «ядра» тела – это температура тканей тела, расположенных под «оболочкой» тела. *Т.я.т.* имеет узкие диапазоны колебаний температуры, например, в прямой кишке $37,3 \pm 0,5$ °С. Размеры *Т.я.т.* зависят от температуры окружающей среды: при высокой температуре среды объем «ядра» тела увеличивается, а объем «оболочки» тела, наоборот, уменьшается. Жизнеспособность организма сохраняется при изменении температуры «ядра» тела в диапазоне от 24 до 42 °С, при температуре 20 °С происходит остановка дыха-

ния и работы сердца, при температуре 42 °С происходит тепловой удар. См. *Температура «оболочки» тела.*

Теплообразование (или теплопродукция) – это химические процессы образования тепла, обеспечивающие защиту организма от холода. В условиях покоя тепло выделяют: органы брюшной полости (особенно печень) – 34%, мозг – 16%, мышцы – 16%, сердце – 11%, почки – 8%. Чем больше поверхность и меньше масса, приходящаяся на единицу поверхности, тем больше должны быть интенсивность обмена веществ и теплопродукция для поддержания гомеотермии – теплокровия (правило М. Рубнера). См. *Несократительный термогенез, Сократительный термогенез.*

Теплоотдача – это процессы терморегуляции, обеспечивающие защиту организма как от холода, так и от жары; в онто- и филогенезе формируются позднее механизмы химической терморегуляции, т.е. теплопродукции. К механизмам *T.* относят: перенос тепла от внутренних органов («ядра») к поверхности тела, излучение, проведение тепла, конвекцию и испарение. См. *Теплопродукция, Излучение, Проведение, Конвекция, Испарение.*

Терморегуляция – это функциональная система организма, системообразующим фактором которой является температура крови («ядра» тела). Центром *T.* является гипоталамус. *Центр теплоотдачи* (передний гипоталамус) отвечает за увеличение теплоотдачи в результате расширения сосудов кожи и повышения температуры кожи, потоотделения и тепловой одышки. Центр теплопродукции (задний гипоталамус) отвечает за повышение температуры тела в результате усиления окисления глюкозы и жирных кислот, мышечной дрожи и сужения сосудов кожи. Раздражителями для центра *T.* являются: афферентация от терморцепторов, гуморальные факторы – «тканевые гормоны» (прежде всего, цитокины и простагландины), гормоны (щитовидной железы, надпочечников, гипофиза и др.), пирогены – экзогенные (бактериальные и вирусные) и эндогенные (цитокины – ИЛ-1, ИЛ-6, ФНО α , простагландины E $_1$), действующие на центр теплопродукции. См. *Теплопродукция, Теплоотдача.*



2.3.6. Раздел VI. Физиология высшей нервной деятельности (ВНД)

Ассоциации – это условно-рефлекторные связи, которые образуются при сочетании индифферентных раздражителей в отсутствии безусловно-рефлекторного подкрепления, на базе ориентировочных реакций, вызванных этими раздражениями.

Безусловные рефлексy – это врожденные, видоспецифические реакции организма, возникающие в ответ на воздействие адекватного значимого раз-

дражителя. **Б.р.** осуществляются в пределах генетически детерминированной рефлекторной дуги и связаны с жизненно важными биологическими потребностями организма. Таким образом, **Б.р.** отражают филогенетический опыт приспособления к условиям существования и служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов. К **Б.р.** относят, например, выделение желудочного сока при попадании пищи в ротовую полость, отдергивание руки при болевом раздражении, мигание при попадании струи воздуха в глаз и т.д.

По предложенной П.В. Симоновым классификации **Б.р.** могут быть разделены на следующие три группы: витальные, ролевые, или зоосоциальные, и рефлексы саморазвития. См. *Рефлексы, Условные рефлексы, Рефлекторная дуга, Рефлекторное кольцо, Витальные безусловные рефлексы, Ролевые (или зоосоциальные) безусловные рефлексы, Безусловные рефлексы саморазвития.*

Безусловные рефлексы саморазвития – это рефлексы, посредством которых достигается приспособление особи к каким-то новым для нее формам существования. К группе **Б.р.с.** относятся разнообразные проявления ориентировочно-исследовательского поведения (например, ориентировочный рефлекс), рефлекс свободы (или рефлекс рабства), а также подражательные (имитационные) и игровые рефлексы. Подражательный и игровой рефлексы направлены на удовлетворение потребности в постоянном вооружении знаниями и навыками, что обеспечивает передачу опыта от поколения к поколению негенетическим путем. Эти рефлексы на ранних этапах онтогенеза формируют зоосоциальные потребности у животных и социальные потребности у человека.

Вегетативные условные рефлексы – это рефлексы, которые вырабатываются в ответ на деятельность всех внутренних органов, на базе всех обменных процессов, протекающих в организме.

Витальные безусловные рефлексы – это рефлексы, которые обеспечивают выживание особи. К ним относятся питьевые и пищевые рефлексы, рефлексы сна, оборонительные рефлексы (активные и пассивные), рефлекс экономии сил, который демонстрирует стремление (потребность) в достижении поведенческого акта наиболее экономным путем.

Висцеральные рефлексы – это рефлексы, которые начинаются или заканчиваются на внутренних органах.

Внешнее (или безусловное) торможение – это торможение условных рефлексов, возникающее под влиянием внешних, посторонних для данного условного рефлекса раздражений. См. *Гаснущий тормоз, Постоянный тормоз, Запредельное торможение.*

Внимание – это избирательная направленность познавательной деятельности человека на определенный объект (предмет, событие, образ, суждение). **В.** направляет психическую деятельность на отбор и дробление информации, что определяет последовательность анализа информации.

Внутреннее (или условное) торможение – это специфическое корковое торможение, возникающее внутри дуги условного рефлекса вследствие не под-

крепления условного раздражителя. **В.т.** нуждается в выработке. См. *Угасательное торможение, Дифференцировочное торможение, Запоздывающее торможение и Условный тормоз.*

Восприятие – это психофизиологический процесс, формирующий целостный чувственный образ предметов, явлений объективного мира и осознание его значимости. Наряду с ощущениями и представлениями **В.** формирует конкретно-чувственное отражение действительности.

Временная связь – связь между структурами нервной системы, образуемая как результат взаимодействия двух очагов возбуждения в коре больших полушарий мозга, т.е. пространственно-временная организация межнейронных отношений. В основе *условного рефлекса* лежит одна из форм временной связи, при образовании которой раздражителю, вызывающему биологически существенную для организма деятельность, предшествует стимул, не имевший ранее отношения к ней. **В.с.** формируется в индивидуальной жизни животных и человека. Возможность образования и время сохранения **В.с.** зависит от многих условий, наиважнейшим из которых является соотношение между биологической значимостью сочетаемых раздражителей. У человека с помощью **В.с.** формируется речь и фундамент знаний, индивидуально приобретенный им с помощью *первой и второй сигнальных систем.* Термины «временная связь», «условная связь» и «условный рефлекс» часто употребляются как синонимы. См. *Условный рефлекс.*

Вторая сигнальная система – это система раздражителей, состоящая из слов, обозначающих воздействие непосредственных раздражителей, т.е. когда слово является сигналом сигнала. Такой принцип сигнализации сделал возможным отвлечение и обобщение огромного количества сигналов первой сигнальной системы. Свойственная только человеку **В.с.с.** – это речевая система в широком смысле слова, охватывающая все виды символизации, включая и все те производные от речи или тесно с ней связанные реакции организма человека, как, например, мимико-жестикulatoryные реакции, нечленораздельные, с эмоциональной окраской голосовые реакции, обобщенные образы, возникающие на основе абстрактных понятий и т.д. Первая и вторая сигнальные системы находятся в неразрывном единстве и вместе с их безусловно-рефлекторной базой составляют высшую нервную деятельность человека. См. *Высшая нервная деятельность, Первая сигнальная система.*

Высшая нервная деятельность (ВНД) – это деятельность высших корковых и подкорковых отделов ЦНС, формирующая поведение, направленное на приспособление организма к постоянно меняющейся среде обитания. Согласно И.П. Павлову, понятие «ВНД» призвано заменить прежний термин «психическая деятельность» человека и животных. Проявления **ВНД** присущи всем организмам, обладающим нервной системой. В основе **ВНД** лежит взаимодействие врожденных безусловных и приобретаемых в процессе онтогенеза условных рефлексов, к которым у человека добавляется вторая сигнальная система в

виде слов, математических символов, образов художественных произведений, составляющих содержание специально человеческого сознания. В современном понимании **ВНД** предстает как диалектическое единство активности и реактивности. Присущие живым существам потребности придают психическому отражению и поведению в целом изначальную активность, а их рефлекторная природа делает поведение целенаправленным, соответствующим объективным условиям окружающей внешней среды.

Высшие (или интегративные) психические функции – это функции ЦНС, не связанные непосредственно с обработкой сенсорной информации, управлением движениями или работой внутренних органов. Материальным субстратом **В.п.ф.** является кора головного мозга. **В.п.ф.** можно разделить на 4 группы: активация мозга, мотивации и эмоции, познавательные (когнитивные) функции, исполнительные функции.

Гаснущий тормоз – это разновидность внешнего (безусловно-рефлекторного) торможения; возникает при действии нового раздражителя, вызывающего ориентировочный рефлекс, тормозящий условно-рефлекторную деятельность в результате отрицательной индукции. При неоднократном применении нового раздражителя тормозная реакция угасает.

Гипноз – это состояние ограниченного сознания, вызванное внушением извне. *См. Сознание.*

Динамический стереотип – это зафиксированная система из условных и безусловных рефлексов, объединенных в единый функциональный комплекс, образующийся под влиянием стереотипно повторяющихся изменений и воздействий внешней и внутренней среды организма. Внешнему стереотипу раздражителей соответствует такая же стереотипная, протекающая в определенной последовательности смена функциональных состояний НС, смена реакций. При многократных повторениях системы раздражителей такая последовательная смена состояний фиксируется, синтезируется в единую цепь рефлексов, которая легко воспроизводится не только данной системой раздражителей, но и одним из раздражителей этой системы. Воспроизведение **Д.с.** носит, как правило, автоматический характер. Рабочий **Д.с.** – это система рефлексов, сформировавшаяся в процессе обучения в ответ на постоянно повторяющиеся действия одних и тех же раздражителей; в этом случае становится достаточно одного начального раздражителя (словесного, светового, звукового и др.) для того, чтобы запустить всю закрепленную программу действий. При этом нервные процессы становятся более концентрированными, рефлекторные реакции достигают стадии автоматизма. Благодаря этому совершаемые профессиональные действия оказываются наиболее экономичными и наименее утомительными, менее подвержены влиянию сторонних раздражителей, не требуют постоянного внимания.

Дифференцировочное торможение – это разновидность внутреннего (условно-рефлекторного) торможения условных рефлексов; связано с тормо-

жением реакции на раздражители, неподкрепляемые безусловным или ранее выработанным условным рефлексом. Обеспечивает различие близких по природе сигналов, т.е. более тонкое приспособление организма к условиям окружающей среды.

Запаздывающее торможение (или рефлекс на время) – это разновидность внутреннего (условно-рефлекторного) торможения условных рефлексов; позволяет включить ответную условно-рефлекторную реакцию не сразу после действия условного сигнала, а с некоторой задержкой.

Запредельное (или охранительное) торможение – это разновидность внешнего (безусловно-рефлекторного) торможения условных рефлексов; развивается при действии сверхсильных или обычных, но длительно продолжающихся раздражений (пессимум силы и частоты раздражения) и имеет охранительное значение, т.е. предохраняет нервные клетки от истощения.

Индукция – в ВНД обозначает возникновение нервного процесса противоположного по знаку нервному процессу, вызванному условным раздражителем. **И.** возникает при действии как положительного, так и тормозного условного раздражителя. В зависимости от того, какой процесс возникает, различают *положительную* или *отрицательную индукцию*. **И.** бывает одновременной и последовательной: в первом случае нервный процесс вызывает в другом участке процесс, противоположный по знаку (раздражительный процесс вызывает тормозный, и наоборот); во втором случае, при последовательной индукции, происходит смена противоположных нервных процессов в одном и том же участке НС.

Инстинкты (*от лат. instinctus – побуждение*) – это жизненно важная целенаправленная адаптивная форма поведения, обусловленная врожденными механизмами, которая реализуется в ходе онтогенетического развития и характеризуется строгим постоянством (стереотипностью) своего внешнего проявления у данного вида организмов и возникающая на специфические раздражители внешней и внутренней среды организма. Иногда **И.** трактуются как комплекс безусловных рефлексов. Важно подчеркнуть, что все **И.** представляют собой врожденную и строго координированную форму поведения, осуществляемую под влиянием основных биологических потребностей, отражающую полезный опыт предыдущих поколений данного биологического вида и направленную на достижение полезного результата. Необходимо отметить, что инстинктивная деятельность человека в силу социальных законов общества значительно преобразована и находится под контролем сознания. Однако, в ряде случаев, когда контроль со стороны КБП головного мозга за нижележащими подкорковыми структурами ослабевает (например, в состоянии сна, опьянения, при действии наркотиков и т.д.), инстинктивная деятельность людей проявляется намного ярче (например, в форме повышенной сексуальности, агрессивности и т.д.). В целом, в эволюционном аспекте, **И.** следует рассматривать как переход от безусловно-рефлекторной деятельности к условно-рефлекторной. *См. Рефлекс, Безусловный рефлекс.*

Интуиция (или сверхсознание) – это научное или художественное творчество, не контролируемое сознанием. *См. Сознание.*

Мотивация – это обусловленное потребностью возбуждение структур головного мозга, определяющее поведение, направленное на удовлетворение потребности.

Мышление – это процесс познавательной деятельности, обобщенное и опосредованное отражение действительности (внешнего мира и внутренних переживаний).

Научение – это стойкое целесообразное изменение поведения. Выделяют три вида научения: реактивное, оперативное и когнитивное.

Нейрологическая (или нервная) память – это способность нейронных сетей мозга фиксировать, хранить и воспроизводить информацию, что обеспечивает формирование адаптивного поведения с учетом прошлого опыта.

Первая сигнальная система – это система конкретных, чувственно непосредственных образов действительности, фиксируемых мозгом человека и животных. Предполагается, что в основе образа лежит формирование в процессе онтогенеза условных нервных связей между следами отдельных свойств внешнего объекта: его формы, цвета и т.д. («местный условный рефлекс» по Э.А. Асратяну). Благодаря тесному взаимодействию со *второй сигнальной системой П.с.с.* человека качественно отлична от *П.с.с.* животных и несет на себе отпечаток культурно-исторических влияний. *См. Высшая нервная деятельность, вторая сигнальная система.*

Поведение – это целесообразное активное взаимодействие организма с окружающей средой. Для низших животных характерны простейшие формы *П.*, например рефлексy. Более совершенные формы *П.* базируются на функциональной системе, которая позволяет: 1) выбирать наиболее значимую мотивацию, 2) постоянно проводить одновременную обработку информации о ведущей потребности, состоянии организма, условиях среды и информации, хранящейся в памяти о результатах ранее выполненных действий, 3) познавать закономерности окружающего мира, 4) строить сложные программы поведения с целью достижения полезного результата.

Подсознание – это автоматизированные навыки, усвоенные нормы поведения, мотивационные конфликты, вытесненные из сферы сознания, а также неосознанное восприятие, в том числе и от интерорецепторов. *П.* является средством защиты личности от стрессовых нагрузок. *См. Сознание, Восприятие.*

Постоянный тормоз – это разновидность внешнего (безусловно-рефлекторного) торможения условных рефлексов; возникает на повреждающие воздействия (например, болевые) и реализуется как индукционное торможение условно-рефлекторной деятельности.

Растормаживание – это восстановление угасшего условного рефлекса, когда к условному раздражителю присоединяется какое-либо постороннее раздражение, вызывающее слабый ориентировочный рефлекс.

Рефлекс – это отраженная реакция организма на действие внешних или внутренних раздражителей при участии ЦНС. **Р.** являются основным принципом деятельности нервной системы. Материальной основой **Р.** является рефлексорная дуга. *См. Рефлекторная дуга.*

Рефлекторная дуга – это морфофункциональная основа рефлекторной деятельности – нейронная цепочка, обеспечивающая направленную передачу информации от рецепторов через ЦНС к эффекторам. **Р.д.** включает три элемента: афферентное звено (рецептор, чувствительный нерв), центральное звено (нервный центр) и эфферентное звено (двигательный нерв и эффектор). **Р.д.** является компонентом системной организации поведенческого акта.

Рефлекторное кольцо – это «замкнутая рефлекторная дуга», которая наряду с тремя звеньями рефлекторной дуги включает и четвертое звено – афферентную сигнализацию, поступающую в ЦНС от эффекторов. *См. Рефлекторная дуга.*

Речь – это форма общения с помощью звуковых и зрительных сигналов – слов, являющихся «сигналом сигналов» (сигналами второй сигнальной системы). **Р.** выполняет коммуникативную, регулирующую и понятийную функции и обеспечивает передачу опыта в ряду поколений. Центральные механизмы воспроизведения **Р.** локализованы в речеслуховом центре (центре Вернике) и речезрительном (оптическом) центре, а центральные механизмы воспроизведения речи – в двигательном центре устной речи (центре Брока) и двигательном центре письменной речи. *См. Вторая сигнальная система.*

Ролевые (или зоосоциальные) безусловные рефлексы – это рефлексы, осуществляемые только в кругу себе подобных: половые и родительские рефлексы, рефлексы лидера в стае и подчиненного самца, рефлекс хозяина занимаемой территории и рефлекс пришельца, рефлекс эмоционального резонанса. У стадных и стайных животных проявление этих рефлексов зависит от иерархического положения конкретной особи.

Сознание – это форма отражения действительности, которая с помощью слов, математических символов, художественных образов может быть передана другим людям. **С.** является высшим уровнем психического отражения действительности, присущим исключительно человеку. *См. Подсознание.*

Сон – это жизненно необходимое периодически наступающее функциональное состояние, занимающее у человека примерно около одной трети жизни. Состояние **С.** характеризуется специфическими соматовегетативными проявлениями, отсутствием целенаправленной деятельности и ослаблением сенсорной связи с внешней средой. Центром **С.** является сомногенная или «синхронизирующая» система ствола мозга (ядра шва, солитарного тракта, преоптической области мозга). Выделяют восстановительную, антистрессовую и адаптивную функции **С.**

Тип высшей нервной деятельности – это совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы, определяющих характер взаимодей-

ствия организма с окружающей средой и находящих свое отражение во всех функциях организма. Различные комбинации трех основных свойств нервной системы – силы процессов возбуждения и торможения, их уравновешенности и подвижности – позволили выделить четыре типа ВНД, отличающихся по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим агентам: сильный неуравновешенный (холерический), сильный уравновешенный инертный (флегматический), сильный уравновешенный подвижный (сангвинический), слабый (меланхолический).

Угасательное торможение – это разновидность внутреннего (условно-рефлекторного торможения), развивается при отмене подкрепления условного сигнала.

Условный рефлекс – это индивидуально приобретенная в процессе онтогенеза или специального обучения системная приспособительная реакция, возникающая на основе образования временной связи между условным (сигнальным) раздражителем и безусловным раздражителем. Термин «условный рефлекс» был предложен И.П. Павловым (1903). **У.р.** обеспечивают прогностическую функцию мозга (предвидение событий) и позволяют заблаговременно подготовиться к наступлению важного для организма события. *См. Рефлекс, Безусловный рефлекс.*

Условный тормоз – это разновидность внутреннего (условно-рефлекторного торможения), развивается в ответ на добавочный раздражитель, предшествующий условному сигналу, служит тормозом для основного условного сигнала и отменяет условно-рефлекторную реакцию на основной сигнал.

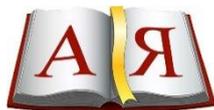
Условные рефлексы II порядка – это условные рефлексы, вызванные условным сигнальным раздражителем, сочетавшимся с ранее выработанным условным рефлексом.

Эмоции – это субъективные реакции на внешние и внутренние раздражители, на результаты собственной деятельности, проявляющиеся в виде радости, страха, гнева, удовольствия или неудовольствия. В формировании **Э.** принимают участие различные структуры головного мозга: гипоталамус, миндалина, гиппокамп, лобная и височная кора больших полушарий. **Э.** выполняют оценочную, побуждающую, подкрепляющую, компенсаторную, переключающую и коммуникативную функции. Согласно *биологической теории* (П.К. Анохин, 1948) **Э.** являются результатом рассогласования или совпадения реального результата деятельности с прогнозируемым в акцепторе результата действия. *См. Функциональные системы.*

Электроэнцефалограмма (ЭЭГ) – это активность коры головного мозга, регистрируемая с поверхности черепа (головы). На **ЭЭГ** выделяют 4 основных электроэнцефалографических ритма, различающихся по амплитуде и частоте: бета-ритм (>13 Гц), альфа-ритм (8–13 Гц), тета-ритм (4–8 Гц) и дельта-ритм (<4 Гц). Чем меньше активность мозга, тем большее число участков коры вовлечены в общий ритм (синхронизированы), поэтому тем крупнее волны,

т.е. ритм медленнее и больше его амплитуда. Происхождение электроэнцефалографических ритмов до конца не выяснено. Полагают, что источником альфа-ритма является таламус, а бета-ритма – сама кора больших полушарий («собственный ритм коры»).

Электроэнцефалография – это метод регистрации общей электрической активности мозга. В коре головного мозга всегда присутствует электрическая активность, обусловленная либо специфической деятельностью различных отделов коры, либо навязанная ритмическая активность. См. *Электроэнцефалограмма (ЭЭГ)*.



2.3.7. Раздел VII. Физиология сенсорных систем (анализаторов)

Аберрация глаза – искажение изображений на сетчатой оболочке глаза в результате несовершенств его оптической системы. **А.** глаза может быть обусловлена неправильной формой поверхностей роговицы и хрусталика, неоднородностью глазных сфер (особенно хрусталика).

Адаптация – приспособление организма, выработанное в процессе эволюции, к изменившимся условиям существования; в физиологии и медицине обозначает – привыкание, снижение возбудимости.

Адаптация рецепторов – это свойство рецепторов, состоящее в уменьшении возбудимости рецепторов при длительном действии раздражителя; исключение составляет темновая адаптация фоторецепторов, при которой происходит повышение их возбудимости. **А.р.** выражается в снижении амплитуды рецепторного потенциала и, как следствие, в уменьшении частоты импульсации в афферентном волокне. См. *Рецепторный потенциал*.

Адекватные (или естественные) раздражители – это раздражители, для восприятия которых в ходе эволюции сформировались специфические рецепторы, обладающие избирательной чувствительностью. В естественных условиях существования для сетчатки глаза **А.р.** является видимая часть спектра света, для проприорецепторов мышц – растяжение, для барорецепторов – изменение давления и т.д. **А.р.** может вызвать конформационные изменения воспринимающих структур (активацию рецепторного белка), формируя рецепторный потенциал (РП). См. *Раздражитель*.

Аккомодация глаза – это приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов. При **А.г.** происходит изменение кривизны хрусталика и, следовательно, его преломляющей способности.

Анализаторы – тоже что и *сенсорные системы*.

Антиноцицептивная (или противоболевая) система – это система, подавляющая болевую чувствительность при стрессе. Основными факторами **А.с.** являются эндогенные опиоиды (эндорфины и энкефалины) и соответствующие им опиатные рецепторы. См. *Ноцицепция*.

Астигматизм – это неодинаковое преломление лучей в разных направлениях (по горизонтали и вертикали), которое не дает на сетчатке точечного фокусного изображения. **А.** глаза чаще всего обуславливается неравномерной кривизной роговицы, которая в норме должна иметь правильную сферическую форму. При «правильном» астигматизме фокусирование лучей на сетчатке может быть достигнуто астигматической (сфероцилиндрической) линзой, при «неправильном» астигматизме невозможно фокусирование лучей на сетчатке с помощью сферической или астигматической линзы.

Ассоциативные зоны – это сенсорные зоны коры больших полушарий, представленные полимодальными нейронами; осуществляют взаимодействие анализаторов, сложную переработку сенсорной информации с целью формирования психофизиологических процессов (восприятия, эмоций, мышления и др.). Например, таламотеменная **А.з.** коры больших полушарий создает целостные образы окружающей среды и самого организма («схему тела»), а таламолобная **А.з.** оценивает сенсорную информацию и использует ее для построения программ поведения.

Бинауральный слух – это восприятие звукового раздражителя двумя ушами, которое дает ощущение объемности звуковой волны и помогает оценить расстояние до источника звука.

Бинокулярное зрение – это зрение, в процессе которого при формировании видимого образа используется зрительная информация, поступающая от обоих глаз, что обеспечивает объемное восприятие предметов и рельефа, а также оценку расстояния до них.

Близорукость (или миопия) – это состояние, когда лучи света, попадающие в глаз, фокусируются перед сетчаткой; для исправления этого дефекта используют вогнутые (рассеивающие) линзы. *См. Дальнозоркость.*

Воздушная проводимость – это передача звуковых колебаний к внутреннему уху по системе слуховых косточек. *См. Костную проводимость.*

Вторичные рецепторы – это специализированные рецепторные клетки, синаптически связанные с нервными окончаниями, например, фоторецепторы сетчатки глаза. При раздражении **В.р.** возникает рецепторный потенциал, который вызывает генерацию ВПСП, а впоследствии и ПД в нервном окончании опосредованно – через химический медиатор. *См. Первичные рецепторы.*

Дальнозоркость (или гиперметропия) – это состояние, когда лучи света, попадающие в глаз, фокусируются за сетчаткой; для исправления этого дефекта используют выпуклые (фокусирующие) линзы. *См. Близорукость.*

Дальтонизм (или цветовая слепота) – это отсутствие различения отдельных цветов – частичная цветовая слепота, описанная в конце XVIII века физиком Д. Дальтоном.

Двигательный анализатор (или кинестетический анализатор, или проприоцептивный анализатор) – это система, передающая возбуждение от рецепторов костно-мышечного аппарата в ЦНС и участвующая в организации и осуществлении координированных движений.

Желтое пятно – это место наилучшего видения сетчатки (пятно диаметром 1,5 мм), где находится наибольшее количество фоторецепторов. Окраска **Ж.п.** обусловлена присутствием каротиноидов. В центре пятна находится углубление, называемое *центральной ямкой*, которая содержит только колбочки, что обеспечивает наивысшую остроту зрения. Именно в центральной ямке **Ж.п.** проецируются объекты, на которые в данный момент направлено внимание наблюдателя.

Закон Вебера – это закон между силой раздражения и интенсивностью ощущений: прирост раздражения, чтобы он стал ощутимым, должен превышать на определенную долю действовавшее ранее раздражение.

Зрачковый рефлекс – это рефлекс на изменение освещенности, выражающийся в сужении или расширении зрачка под воздействием света, что обусловлено парасимпатическими влияниями на сфинктер зрачка. Симпатическая иннервация мышцы – дилататора зрачка обуславливает расширение зрачка при боли, стрессе и т.п.

Зрительный анализатор – это сложная система оптических и глазодвигательных центров и их связей, обеспечивающая восприятие, проведение, анализ и синтез зрительных раздражений. Зрительный анализатор состоит из рецепторного аппарата – сетчатки глаза, проводникового – зрительного нерва и зрительного тракта, и центрального (мозгового) отдела, включающего подкорковые, ствольные центры, а также зрительную область коры больших полушарий головного мозга в затылочной доле КБП.

Иллюзии – это ошибочное восприятие реально существующих объектов.

Йодопсин – это зрительный пигмент колбочек сетчатки глаза, определяющий цветовое зрение; состоит из белка опсина и светочувствительного хромофора ретиналя. *См. Родопсин, Опсин.*

Кодирование – это трансформация рецепторами поступившей информации в форме кода. Существует несколько видов физиологического **К.** информации: частотное, интервальное, режимное и пространственное кодирование.

Колбочки – это фоторецепторы глаза, расположенные в центре сетчатки (в области фовеа или центральной ямки), функционируют в условиях яркой освещенности и воспринимают цвета. Количество **К.** достигает 6–7 млн. *См. Палочки.*

Костная проводимость – это передача звуковых колебаний к внутреннему уху по костям черепа. **К.п.** не может обеспечить слышимость даже громких звуков и потому используется лишь в диагностике нарушений слуха или в слуховых аппаратах. *См. Воздушная проводимость.*

Куриная слепота – это нарушение *сумеречного зрения* – способности видеть при слабом свете, – в результате уменьшения количества родопсина в палочках сетчатки при недостатке витамина А. *См. Родопсин.*

Механорецепторы – это многочисленная группа рецепторов, в которых процессы восприятия и трансформации раздражения происходят при условии

механического смещения или деформации рецепторного участка мембраны. **М.** обеспечивают рецепцию различных воздействий – механических, термических, акустических. Возникновение рецепторного потенциала в **М.** происходит вследствие деформации рецепторной мембраны афферентного окончания или стереоцилий волосковых рецепторных клеток.

Мигательный рефлекс – это защитный рефлекс, происходящий при раздражении роговой или конъюнктивальной оболочек глаза, иннервируемых волокнами тройничного нерва (V ЧМН), и направленный на распределение слезной жидкости по поверхности роговицы и склеры. Поступающие в ЦНС афферентные импульсы в продолговатом мозге переключаются на двигательное ядро лицевого нерва (VII ЧМН), волокна которого иннервируют мышцу глаза, в результате происходит закрытие век.

Микрофонный эффект – это звуковой эффект, наблюдаемый при соединении полости улитки с усилителем и громкоговорителем в случае предъявления звукового раздражителя. В основе **М.э.** лежит микрофонный потенциал, возникающий при деформации с последующим возбуждением волосковых клеток.

Миопия – тоже что и *близорукость*.

Модальность – это качество ощущения, обусловленное активацией определенной сенсорной системы. Один и тот же раздражитель, действуя на разные рецепторы, может вызвать различные ощущения (ощущения различных модальностей) – например, под действием механических раздражителей возникают слуховые, тактильные и вестибулярные ощущения, активируются проприорецепторы и барорецепторы и пр. Примеры **М.** – зрительная, слуховая, вкусовая, обонятельная, осморецепторная и др.

Нистагм вестибулярный (или нистагм вращательный) – это медленное ритмическое движение глаз при вращении сначала в сторону, противоположную направлению вращения, а затем быстро – в сторону, совпадающую с этим направлением, что обеспечивает широкий обзор пространства при движении в нем наблюдателя.

Ноцицепторы (или болевые рецепторы) – это рецепторы кожи, суставов, связок и внутренних органов, реагирующие на повреждающие раздражители. **Н.** бывают двух видов: *механорецепторы*, активирующиеся при смещении биомембраны, и *хеморецепторы*, активирующиеся при действии веществ, которые нарушают окислительные процессы в тканях.

Опсин – это светочувствительный белок, входящий в состав родопсина палочек и йодопсина колбочек. Длина волны поглощенного пигментом света зависит от аминокислотного состава **О.**: в палочках **О.** имеет максимум поглощения при 500 нм, в колбочках присутствуют три вида **О.** – синий, зеленый и красный с максимумами поглощения соответственно 430 нм, 530 нм и 560 нм. См. *Родопсин, Йодопсин*.

Острота зрения – это наименьшее расстояние между двумя точками, которое глаз может различить. **О.з.** определяется углом, дуга которого соответ-

ствует расстоянию между колбочками, отдельно возбуждаемыми двумя точками рассматриваемого предмета; у большинства людей **О.з.** составляет 30–40 угловых единиц. **О.з.** максимальна в зоне желтого пятна и резко падает на периферии сетчатки, составляя величину в 20 раз меньшую, чем для центральной зоны; **О.з.** зависит от освещенности, физического контраста, места изображения на сетчатке и свойств наблюдаемого объекта. **О.з.** на практике измеряется с помощью таблиц буквенного шрифта и колец Ландольта, или по исчезновению нистагма, который возникает непроизвольно при движении в поле зрения объектов.

Ощущения – это конкретно-чувственное отражение свойств внешнего мира и состояния самого организма, т.е. сенсорный образ. Физиологической основой **О.** у животных, обладающих нервной системой, является возбуждение рецепторов, проведение нервных импульсов к нервным центрам и возбуждение последних.

Палочки – это фоторецепторы сетчатки глаза, расположенные ближе к ее периферии, обеспечивают восприятие световых лучей в условиях сумеречного зрения. Количество **П.** достигает 120 млн. *См. Колбочки, Сетчатка.*

Первичные рецепторы – это окончания чувствительных нейронов, например, тактильные, болевые и обонятельные рецепторы. Возникающий в **П.р.** рецепторный потенциал является одновременно и генераторным потенциалом, т.е. **П.р.** генерирует распространяющийся ПД. *См. Вторичные рецепторы.*

Пигменты светочувствительные – это пигменты палочек и колбочек сетчатки глаза: родопсин и йодопсин, способные поглощать лучи света определенной длины. *См. Родопсин, Йодопсин.*

Поле зрения – это пространство, различимое глазом при фиксации взгляда в одной точке. **П.з.** для различных цветов неодинаково, больше всего **П.з.** для бесцветных предметов, меньше – для синего и желтого цветов, еще меньше – для красного, для зеленого простирается только на 40°С.

Порог ощущения – это минимальное значение раздражителя, которое воспринимается человеком.

Рецептивное поле сетчатки – это область сетчатки, в которой зрительный стимул вызывает возбуждение или торможение ганглиозных клеток. Основой **Р.п.** являются процессы конвергенции и дивергенции среди нейронов сетчатки.

Рецепторный потенциал – это деполяризация поверхностной мембраны рецептора при действии внешнего стимула. **Р.п.**, как и все *локальные (местные) потенциалы*, не подчиняется закону «все или ничего», зависит от силы раздражителя, способен суммироваться при применении быстро следующих друг за другом раздражителей и не распространяется вдоль нервного волокна.

Родопсин (или зрительный пурпур) – это высокомолекулярное соединение, состоящее из белка опсина и производного витамина А – 11-цис-ретинала.

При действии кванта света происходит цикл фотофизических и фотохимических превращений этого вещества. Под действием света *P.* теряет цвет. См. *Йодопсин*.

Сенсорные системы (или анализаторы) – это совокупность возбудимых структур периферической и центральной нервной системы, обеспечивающая восприятие и анализ информации о внешней и внутренней среде организма и формирующая специфические (для каждого анализатора) ощущения и восприятия. Все основные **С.с.** организованы по общему принципу – включают рецептор (периферическое звено анализаторов), проводниковый отдел (афферентные нейроны и проводящие пути), центральное звено (кора больших полушарий). *Периферические отделы С.с.* осуществляют анализ и дискриминацию стимулов по их физическим качествам (интенсивности, частоте, длительности и т.п.). *Проводниковые отделы С.с.* представляют собой цепи афферентных нейронов (от 3 до 6), соединяющих рецепторный отдел с ЦНС и осуществляющих проведения сенсорного сигнала, а также его переработку в центрах переключения. *Центральные отделы С.с.* включают несколько уровней, последний из которых – кора больших полушарий (КБП). Центральные отделы анализируют и синтезируют стимулы не только по физическим параметрам, но и по сигнальному значению. Максимальной сложности процессы анализа и переработки информации достигают в коре больших полушарий. **С.с.** характеризуются иерархическим принципом строения, при этом нейронная организация их уровней различна. Биологическая роль **С.с.** состоит в сенсорной «подпитке» ЦНС, сенсорной афферентации с целью регуляции гомеостаза, поведения и процессов познания.

Сетчатка глаза – это внутренняя оболочка глаза, имеющая сложную многослойную структуру; содержит два вида различных по функциональному значению фоторецепторов – палочки и колбочки, которые обеспечивают преобразование световой энергии в нервный импульс.

Слепое пятно – это место входа зрительного нерва в глазное яблоко, не содержит фоторецепторов, поэтому нечувствительно к свету. См. *Желтое пятно*.

Тактильные ощущения – это ощущения прикосновения (осязания) и давления, возникающие при раздражении тактильных рецепторов. См. *Тактильные рецепторы*.

Тактильные рецепторы – это специализированные окончания чувствительных нервных волокон (механорецепторы), воспринимающие прикосновение и давление; расположены на поверхности кожи и некоторых слизистых оболочек.

Температурная рецепция – это восприятие рецепторами (терморецепторами) изменений температуры внешней и внутренней среды.

Теория резонаторная Гельмгольца – это теория, объяснявшая механизм восприятия звуков различной высоты (разной частоты колебаний): предполагается, что короткие коллагеновые волокна основной мембраны кортиева органа, расположенные ближе к овальному окну, резонируют в ответ на высокочастотные тоны, а длинные волокна, расположенные ближе к геликотреме, резонируют в ответ на низкочастотные тоны.

Теории цветоощущения – это теории, объясняющая восприятие цветов: трехкомпонентная теория цветного зрения (М.В. Ломоносов, 1756; Т. Юнг, 1802; Г. Гельмгольц, 1859), теория оппонентных цветов (Э. Геринг, 1886).

Фонорецепторы (или слуховые рецепторы) – это специализированные чувствительные нервные образования (рецепторы), возбуждающиеся при действии на них звуковых колебаний.

Фуцин – это пигмент наружного слоя сетчатки, способный поглощать свет, препятствует отражению и рассеиванию света, тем самым способствуя четкости зрительного восприятия. *См. Сетчатка.*

Хеморецепторы – это рецепторы, избирательно активируемые различными химическими веществами и опосредующие процесс хеморецепции. В зависимости от локализации выделяют центральные, интеро- и экстерорецепторы **Х.**, последние адаптированы к восприятию изменений химического состава внешней среды (рецепторы общей химической чувствительности наземных и водных позвоночных, гигрорецепторы беспозвоночных) или появлению в ней специфических химических стимулов (обонятельные и вкусовые **Х.**). Адекватным раздражителем интеро-**Х.** является изменение химического состава внутренней среды организма (осморецепторы, рецепторы каротидного клубочка). Морфологически **Х.** представлены как первичночувствующими элементами (обонятельные **Х.**), так и вторичночувствующими (рецепторы каротидного клубочка, вкусовые **Х.**).

Хрусталик – это часть оптической системы глаза, способен изменять свою кривизну, что играет существенную роль в механизме аккомодации глаза. *См. Аккомодация глаза.*

Цветовая слепота (или дальтонизм) – это отсутствие различения отдельных цветов, что обусловлено мутациями генов, кодирующих разные виды опсина в колбочках. *См. Опсины.*

Цветовое зрение – это восприятие и различие отдельных цветов, что обеспечивается колбочками сетчатки глаза. *См. Колбочки.*

Чувства – это виды чувствительности, которые несут информацию в ЦНС об окружающей среде, т.е. позволяют познавать мир. Выделяют пять видов **Ч.:** зрение, слух, осязание, вкус и обоняние.

Чувство равновесия – это ощущение, которое создается комплексной деятельностью вестибулярного аппарата, афферентацией от проприорецепторов мышц, связок, суставов, работой тактильных рецепторов кожи и информацией, поступающей от фоторецепторов глаза. *См. Вестибулярный аппарат.*

Эстезиометр Вебера – это прибор в виде циркуля, с помощью которого определяют наименьшее расстояние между точками кожи, при раздражении которых возникает ощущение двух прикосновений (*пространственный порог*).

Список используемой литературы:

1. Алипов Н.Н. Основы медицинской физиологии: Учебное пособие / Н.Н. Алипов. – М.: «Практика», 2012. – 496 с.
2. Казаков В.Н. Физиология в задачах: учебное пособие / В.Н. Казаков, В.А. Леках, Н.И. Тарапата. – Ростов-на-Дону: «Феникс», 1996. – 410 с.
3. Леках В.А. Ключ к пониманию физиологии: учебное пособие / В.А. Леках. – М.: Едиториал УРСС, 2002. – 360 с.
4. Нормальная физиология: Учебные модули для самостоятельной работы студентов: учебное пособие / под ред. В.Н. Яковлева. – Воронеж: Издательство Воронежского государственного университета, 2001. – 625 с.
5. Нормальная физиология человека: учебник для высших учебных заведений / под ред. академика РАМН Б.И. Ткаченко. – М.: ОАО «Издательство «Медицина», 2005. – 928 с.
6. Шибкова Д.З. Практикум по физиологии человека и животных / Д.З. Шибкова, О.Г. Андреева. – Челябинск: Изд-во ЧГПУ, 2010. – 279 с. (Гриф УМО)
7. Шибкова Д.З. Практикум по физиологии человека и животных: учеб. пособие / Д.З. Шибкова. – Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2015. – 243 с.
8. Шибкова Д.З. Физиология человека и животных: учебно-методическое пособие для самостоятельной работы студентов по специальности 050102 – Биология с дополнительной специальностью / Д.З. Шибкова. – Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2009. – 186 с.

Учебное издание

**Шибкова Дарья Захаровна
Ефимова Наталья Владимировна**

**САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»**

Учебное пособие

ISBN 978-5-906908-28-5

Работа рекомендована РИСом ЮУрГГПУ
Протокол № 12 (п. 13) от 14.06.2016 г.

Издательство ЮУрГГПУ
454080 г. Челябинск, пр. Ленина, 69

Редактор Л.Г. Шибакова
Технический редактор Т.Н. Никитенко
Эксперт Ю.Г. Ламехов

Подписано в печать 2.12.2016
Формат 60×84 / 8. Бумага типографская
Объем 13,7 уч.-изд.л. Тираж 100 экз.
Заказ №

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ЮУрГГПУ
454080 г. Челябинск, пр. Ленина, 69