

ТОМ  
**I**

# НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Учебник для студентов медицинских университетов и других  
высших медицинских учебных заведений по специальности «Лечебное дело»

*Под редакцией директора Института физиологии, заведующего  
кафедрой физиологии Института физиологии  
ФГАОУ ВО «Российский национальный исследовательский  
медицинский университет имени Н.И. Пирогова»  
Министерства здравоохранения Российской Федерации  
**А.Г. Камкина***

*в двух томах*

*Учебник рекомендован ЦКМС ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова Минздрава России  
(Пироговский Университет) для использования в образовательном процессе  
образовательных организаций, реализующих программы высшего образования  
по специальности «Лечебное дело»*



МЕДИЦИНСКОЕ ИНФОРМАЦИОННОЕ АГЕНТСТВО  
МОСКВА  
2025

УДК 821.133.1

ББК 612

Н83

**Рецензенты:**

*Чехонин Владимир Павлович* — профессор, академик РАН.

*Латанов Александр Васильевич* — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

**Н83      Нормальная физиология** : учебник для студентов высших учебных заведений в двух томах : Т. I / А.Г. Камкин [и др.]; под ред. А.Г. Камкина. — Москва : ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2025. — xviii + 786 с.

ISBN 978-5-9986-0556-7

ISBN (Т. I) 978-5-9986-0554-3

Учебник под редакцией ученого-физиолога с мировым именем А.Г. Камкина написан на основании новейших достижений в области фундаментальных, медико-биологических и медицинских наук. В издании детально освещены основные разделы нормальной физиологии и как науки, и как дисциплины, рассматриваются отдельные звенья физиологических процессов, на уровне которых могут происходить патологические изменения. На конкретных примерах показаны принципы фармакологической коррекции нарушения функций организма.

Первый том посвящен вопросам общей физиологии возбудимых тканей, синапсам, вторичным посредникам, физиологии мышц и нервной системы. Авторы подробно останавливаются на описании сенсорных и эндокринной систем, физиологии высшей нервной деятельности.

Второй том знакомит читателя с особенностями пищеварения, обмена веществ и энергии. Несколько важнейших глав посвящены физиологии сердца, крови, дыхания, почек, репродуктивной системы, помогают понять, как устроена и функционирует сосудистая система, что такое кислотно-щелочное равновесие.

Для студентов высших медицинских учебных заведений. Может быть рекомендован для аспирантов, ординаторов, врачей и научных сотрудников медико-биологического профиля, повышающих уровень теоретической подготовки в области физиологии.

**УДК 821.133.1**

**ББК 612**

ISBN 978-5-9986-0556-7

ISBN (Т. I) 978-5-9986-0554-3

© Камкин А.Г. и др., 2025

© Оформление. ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2025

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

## Краткое оглавление

### ТОМ 1

Авторы

Рецензенты

Научные редакторы

Научные консультанты

Ответственный за выпуск

Предисловие

- Глава 1.       Общая физиология возбудимых тканей
- Глава 2.       Проведение возбуждения между клетками. Синапсы
- Глава 3.       Вторичные посредники
- Глава 4.       Физиология мышц
- Глава 5.       Физиология нервной системы
- Глава 6.       Сенсорные системы
- Глава 7.       Физиология высшей нервной деятельности
- Глава 8.       Эндокринная система

Список литературы

Предметный указатель

### ТОМ 2

- Глава 1.       Пищеварение
- Глава 2.       Обмен веществ и энергии
- Глава 3.       Физиология сердца
- Глава 4.       Строение и функции сосудистой системы
- Глава 5.       Физиология крови
- Глава 6.       Физиология дыхания
- Глава 7.       Физиология почек
- Глава 8.       Кислотно-щелочное равновесие
- Глава 9.       Физиология репродуктивной системы

Список литературы

Указатель

## АВТОРЫ

**Авдеев Сергей Николаевич**, доктор медицинских наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой пульмонологии лечебного факультета ФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова (Сеченовский Университет) МЗ РФ.

**Айсанов Заурбек Рамазанович**, доктор медицинских наук, профессор кафедры пульмонологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ, зам. директора ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Алипов Николай Николаевич**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Горбачева Любовь Руфельевна**, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Дьяконова Ирина Николаевна**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Каменская Марина Александровна**, доктор биологических наук, профессор.

**Каменский Андрей Александрович**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии человека и животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Камкин Андрей Глебович**, доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии и лабораторией электрофизиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Камкина Ольга Васильевна**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Кузьмин Владислав Стефанович**, доцент кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник НИЛ электрофизиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Кузнецова Татьяна Евгеньевна**, кандидат медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Макаренко Екатерина Юрьевна**, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Наточин Юрий Викторович**, доктор биологических наук, профессор, академик РАН, почетный профессор Санкт-Петербургского государственного университета.

**Науменко Жанна Константиновна**, кандидат медицинских наук, старший научный сотрудник лаборатории функциональных и ультразвуковых методов исследования ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Неклюдова Галина Васильевна**, доктор медицинских наук, доцент кафедры пульмонологии лечебного факультета ФGAOY BO Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова (Сеченовский Университет) МЗ РФ, ведущий научный сотрудник ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Раевская Ольга Сергеевна**, кандидат медицинских наук, доцент кафедры физиологии ФGAOY BO Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Струкова Светлана Михайловна**, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Тарасова Ольга Сергеевна**, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Черняк Александр Владимирович**, кандидат медицинских наук, заведующий лабораторией функциональных и ультразвуковых методов исследования ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Чучалин Александр Григорьевич**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, заведующий кафедрой госпитальной терапии ФGAOY BO Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Шишелова Анна Юрьевна**, кандидат медицинских наук, доцент кафедры физиологии ФGAOY BO Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

## РЕЦЕНЗЕНТЫ

**Чехонин Владимир Павлович**, профессор, академик РАН.

**Латанов Александр Васильевич**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

**Титов Сергей Алексеевич**, доктор биологических наук, профессор кафедры дифференциальной психологии и психофизиологии Российского государственного гуманитарного университета.

## НАУЧНЫЕ РЕДАКТОРЫ

**Дьяконова Ирина Николаевна**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФGAOY BO Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Кузнецов Дмитрий Анатольевич**, доктор медицинских наук, профессор кафедры медицинских нанобиотехнологий ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Орлова Марина Алексеевна**, доктор химических наук, профессор, ведущий научный сотрудник кафедры радиохимии МГУ им. М.В. Ломоносова.

**Шостак Надежда Александровна**, доктор медицинских наук, профессор, заведующая кафедрой факультетской терапии имени академика А.И. Нестерова лечебного факультета ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

## НАУЧНЫЕ КОНСУЛЬТАНТЫ

**Гусев Евгений Иванович**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, заведующий кафедрой неврологии, нейрохирургии и медицинской генетики ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Савельева Галина Михайловна**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, почетный заведующий кафедрой акушерства и гинекологии педиатрического факультета ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Фаворова Ольга Олеговна**, доктор медицинских наук, профессор, заведующая кафедрой молекулярной биологии и медицинской биотехнологии медико-биологического факультета ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

## ОТВЕТСТВЕННЫЙ ЗА ВЫПУСК

**Митрохин Вадим Михайлович**, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

Доктор медицинских наук, профессор, широко известный в России и за рубежом крупный ученый — физиолог и биофизик в области молекулярной физиологии, занимающийся исследованием ионных каналов клеток сердца и их регуляцией и, прежде всего, механоуправляемых каналов. Автор 32 учебников и монографий, из которых 7 монографий опубликовано за рубежом издательством Springer, 11 патентов на изобретения и более 300 научных работ, опубликованных как в нашей стране, так и в ведущих зарубежных журналах. Воспитал большую плеяду учеников. Подготовленные им кандидаты и доктора наук работают в ведущих отечественных и зарубежных университетах.

Создал три новых научных направления в физиологии (кардиологии). Впрямую доказал наличие в сердце механоэлектрической обратной связи в норме и патологии и изучил органнне, тканевые, клеточные, мембранные, внутриклеточные и молекулярные механизмы этого явления. Под его руководством и при его непосредственном участии было предположено и затем доказано, что сердечные фибробласты играют роль механоэлектрических преобразователей в сердце, показано наличие у них механоуправляемых ионных каналов, изучены их токи. Он впервые зарегистрировал токи через механоуправляемые ионные каналы, возникающие при растяжении и сжатии кардиомиоцитов, и связал функции кардиомиоцитов и фибробластов сердца воедино. Вместе с коллегами выявил регуляторные механизмы механоуправляемых каналов посредством вторичных мессенджеров и, прежде всего, оксида азота. Возглавляемый им коллектив показал роль интерлейкинов в возникновении аритмий вплоть до фибрилляции. С учетом механоэлектрической обратной связи в сердце предложил и доказал новую теорию работы сердца, которая в том числе объясняет причины ряда сердечных аритмий. Возглавляемая им лаборатория одной из первых выявила один из механизмов связи онкологических заболеваний и аритмий. Под его руководством и при его непосредственном участии на клеточном уровне были показаны механизмы, лежащие в основе действия перегрузок разной степени и невесомости, связанные с механоуправляемыми ионными каналами клеток.

Прошел весь путь от студента ФГАОУ ВО «Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н. И. Пирогова» (ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова (ранее 2-й МОЛГМИ им. Н.И. Пирогова)) до его ректора (2012–2015 гг.). В 1980 г. закончил отделение биофизики медико-биологического факультета ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова, в 1983 г. закончил аспирантуру того же университета. Прошел годовые стажировки в Институте биологической физики АН СССР в г. Пущино на Оке (Россия), Johannes-Müller-Institut für Physiologie,

Medizinische Fakultät Charité der Humboldt-Universität zu Berlin (Berlin, Deutschland) и в Institut für Veterinär-Physiologie und -Biochemie, Justus-Liebig-Universität (Gießen, Deutschland). В 1992 г. закончил Göthe-Institut в Берлине.

В 1984 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата медицинских наук (от ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова), в 1992 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора медицинских наук (от Берлинского университета им. Гумбольдта и ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова).

С 1984 г. ассистент, с 1989 г. доцент, с 1995 г. профессор физиологии, а с 1992 г. — заведующий кафедрой фундаментальной и прикладной физиологии (с 2011 г. в связи с изменением названия — кафедрой физиологии) и лабораторией электрофизиологии ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова. С 2024 г. — директор Института физиологии и заведующий кафедрой физиологии Института физиологии ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова.

С 1985 по 2010 г. рецензент ведущих зарубежных журналов (например, European Journal of Physiology, Cardiovascular Research) в области физиологии. С 2005 по 2013 г. рецензент РФФИ. С 2005 по 2013 г. один из главных редакторов международного концерна Springer и шеф-редактор ежегодной книжной серии Mechanosensitivity in Cells and Tissues. С 2012 по 2013 г. член экспертной группы дирекции научно-технических программ России по направлениям «Биология, Медицина», «Науки о жизни (Живые системы)», «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России». С 2012 г. по 2016 г. член ВАК, член президиума ВАК. С 2012 г. член президиума Научного совета МЗ РФ. С 2016 г. член Экспертного совета РАН. Член физиологических обществ и международных научных ассоциаций многих стран. Длительное время работал профессором в университетах Оксфорда и Лондона (Великобритания) и в университетах Берлина, Халле и Гисена (ФРГ).

*Профессор, доктор медицинских наук И.Н. Дьяконова*



# Оглавление

Предисловие .....	xvii
-------------------	------

<b>Глава 1. Общая физиология возбудимых тканей .....</b>	<b>1</b>
1.1. Биологические реакции клетки или ткани. ....	2
1.1.1. Раздражимость и раздражители .....	2
1.1.2. Возбудимость и возбуждение .....	4
1.2. Пассивные электрические свойства мембраны клетки .....	6
1.2.1. Общая характеристика пассивных электрических свойств мембраны .....	6
1.2.2. Сопротивление мембраны клетки .....	8
1.2.3. Емкость мембраны .....	10
1.2.4. Постоянные времени и длины .....	12
1.3. Ответ клетки при раздражении электрическим током. ....	15
1.4. Пути перемещения веществ через мембрану .....	20
1.4.1. Виды транспорта веществ. ....	20
1.4.2. Диффузия .....	22
1.4.2.1. Основные представления о простой диффузии в среде .....	22
1.4.2.2. Описание диффузии .....	24
1.4.2.3. Диффузия через мембрану клетки. ....	25
1.4.2.4. Диффузия через липидный бислой .....	25
1.4.2.5. Диффузия через ионные каналы мембраны клетки .....	26
1.4.2.6. Нарушения диффузии. Клиническое значение .....	29
1.4.3. Осмос .....	29
1.4.3.1. Основные представления об осмосе .....	29
1.4.3.1.1. Переход воды через липидный бислой .....	29
1.4.3.1.2. Переход воды через искусственную полупроницаемую мембрану. .	30
1.4.3.1.3. Аквапорины — основа водного канала .....	30
1.4.3.2. Механизм осмоса .....	30
1.4.3.2.1. Химический потенциал. ....	31
1.4.3.2.2. Химический потенциал воды. ....	31
1.4.3.3. Описание осмоса .....	32
1.4.3.4. Биологическое значение осмоса. ....	37
1.4.3.5. Изоосмия и ее роль в норме и патологии .....	38
1.4.3.6. Аномальный осмос. ....	39
1.4.4. Пути перемещения веществ при помощи специфического переносчика .....	40
1.4.4.1. Общая характеристика переносчиков .....	40
1.4.4.2. Облегченная диффузия .....	43
1.4.4.3. Активный транспорт. ....	44
1.5. Общие представления о молекулярной организации ионных каналов .....	58
1.5.1. Принципы классификации ионных каналов. ....	58
1.5.2. Потенциал-управляемые ионные каналы .....	60
1.5.3. Активация и инаktivация потенциал-управляемых ионных каналов. ....	61
1.5.4. Сенсор напряжения. ....	64
1.5.5. Механизм проведения ионов через пору канала .....	65
1.5.6. Потенциал-управляемый натриевый канал .....	67
1.5.6.1. Общие представления. ....	67
1.5.6.2. Молекулярная организация натриевого канала .....	67
1.5.6.3. Участки связывания потенциал-управляемых $\text{Na}^+$ -каналов .....	70
1.5.6.4. Классификация натриевых каналов. ....	71
1.5.7. Потенциал-управляемый кальциевый канал .....	72
1.5.7.1. Молекулярная организация кальциевого канала. ....	72
1.5.7.2. Классификация .....	75
1.5.7.3. Механизм проведения ионов через пору канала. ....	76

1.5.8. Калиевые каналы	77
1.5.8.1. Потенциал-управляемые $K^+$ -каналы — $K_V$	77
1.5.8.2. $K^+$ -каналы аномального выпрямления с током входящего направления ( $K_{ir}$ )	79
1.5.8.2.1. АТФ-управляемые $K^+$ -каналы — ATP-sensitive $K^+$ ( $K_{ATP}$ -каналы)	80
1.5.8.2.2. G-белок-управляемые $K^+$ -каналы (GIRK-каналы)	81
1.5.8.3. $K^+$ -каналы с двумя петлями в домене ( <i>two-P potassium channels: <math>K_{2P}</math></i> ) — каналы утечки	82
1.5.8.4. $Ca^{2+}$ -активируемые $K^+$ -каналы ( $K_{Ca}$ )	84
1.5.9. Хлорный канал	85
1.5.10. Водный канал	85
1.5.11. Механоуправляемые ионные каналы	86
1.5.11.1. Общие представления о механочувствительности и механоуправляемых ионных каналах	86
1.5.11.2. Молекулярная организация механоуправляемого канала	87
1.5.11.3. Роль бислоя в работе механоуправляемых каналов	88
1.5.11.4. Роль цитоскелета в регуляции воротного механизма MGCh	90
1.5.11.5. Активация механоуправляемых каналов	92
1.6. Пассивный ионный транспорт через ионные каналы мембраны	94
1.6.1. Размещение ионов относительно мембраны	94
1.6.2. Ионное равновесие	95
1.6.2.1. Мембранный потенциал при простом ионном равновесии	96
1.6.2.2. Доннановское равновесие	98
1.6.3. Роль пассивного ионного транспорта в формировании потенциала покоя	98
1.6.3.1. Поток ионов через мембрану	99
1.6.3.2. Диффузионный потенциал	100
1.6.3.3. Равновесный потенциал ионов	101
1.6.3.4. Потенциал покоя. Уравнение Гольдмана	103
1.6.3.5. Электродвижущая сила для ионов и ионные токи	104
1.7. Потенциалы клетки, определяемые пассивным ионным транспортом	105
1.7.1. Методы измерения потенциала мембраны	105
1.7.2. Потенциал покоя клетки	105
1.7.3. Потенциалы клетки, возникающие при деполяризации ее мембраны, и принцип искусственного смещения потенциала	107
1.7.4. Пассивный электротонический потенциал	109
1.7.5. Локальный ответ	114
1.7.6. Потенциал действия	117
1.7.7. Фазы потенциала действия	118
1.7.8. Типы биоэлектрической активности на примере нервных клеток	122
1.7.9. Влияние коротко длящейся поляризации на биоэлектрическую активность клеток	123
1.7.10. Влияние долго длящейся поляризации на биоэлектрическую активность клеток	127
1.7.11. Фазовые изменения возбудимости	129
1.8. Ионные токи	131
1.8.1. Фиксация потенциала у аксонов	131
1.8.2. Фиксация потенциала у клеток	139
1.8.3. Фиксация потенциала при диализе клеток	140
1.8.4. Метод <i>patch-clamp</i>	140
1.8.4.1. Конфигурации <i>patch</i> -пипетка — мембрана	142
1.8.4.2. Принципы измерений тока в конфигурации <i>whole-cell</i>	144
1.8.5. Ионные токи в конфигурации <i>whole-cell</i>	145
1.8.5.1. $Na^+$ -токи	145
1.8.5.2. $Ca^{2+}$ -токи	147
1.8.5.3. $K^+$ -токи	149
1.8.5.3.1. Токи через потенциал-управляемые $K^+$ -каналы ( $K_V$ )	149
1.8.5.3.2. Токи через $K^+$ -каналы аномального выпрямления ( $K_{ir}$ )	150
1.8.5.3.3. Токи через $K^+$ -каналы с двумя петлями в домене ( $K_{2P}$ )	152
1.8.5.3.4. Токи через $Ca^{2+}$ -активируемые $K^+$ -каналы ( $K_{Ca}$ )	152
1.8.6. Принципы измерений тока, протекающего через одиночные каналы	153

1.9. Связь различных потенциалов действия с ионными токами. . . . .	154
1.9.1. Потенциалы действия нервных клеток и формирующие их ионные токи . . . . .	154
1.9.2. Основные типы потенциалов действия клеток сердца и их связь с ионными токами. . . . .	156
1.9.2.1. Связь потенциала действия клеток рабочего миокарда (клеток с быстрым ответом) с ионными токами . . . . .	158
1.9.2.2. Связь потенциала действия клеток миокарда (клеток с медленным ответом) с ионными токами . . . . .	159
1.10. Ионные токи через механоправляемые каналы и их связь с потенциалами. . . . .	162
1.10.1. Токи через одиночные механоправляемые каналы . . . . .	162
1.10.2. Регистрация тока через механоправляемые каналы целой клетки. . . . .	164
1.11. Проведение возбуждения по нервному волокну . . . . .	165
1.11.1. Миелинизация нервного волокна . . . . .	165
1.11.2. Распространение потенциала по нервному волокну. . . . .	169
1.11.3. Немиелинизированные волокна . . . . .	169
1.11.3.1. Распространение пассивного электротонического потенциала . . . . .	169
1.11.3.2. Распространение потенциала действия . . . . .	172
1.11.4. Миелинизированные волокна. Распространение потенциала действия . . . . .	176
1.11.5. Регистрация потенциалов нервного волокна. . . . .	180
1.11.6. Составной характер потенциала действия нервного ствола . . . . .	183
1.11.7. Классификация нервных волокон . . . . .	183
1.11.8. Законы проведения возбуждения по нервному волокну . . . . .	185
Контрольные вопросы . . . . .	187
Список сокращений. . . . .	191
Список рекомендованной литературы . . . . .	192
<b>Глава 2. Проведение возбуждения между клетками. Синапсы . . . . .</b>	<b>193</b>
2.1. Электрические синапсы . . . . .	194
2.1.1. Классификация межклеточных контактов . . . . .	194
2.1.2. Щелевой контакт ( <i>gap junction</i> ), его структура и физиологические свойства . . . . .	195
2.1.3. Электрические модели контактов клеток . . . . .	197
2.1.4. Принципы выявления <i>gap junction</i> . . . . .	199
2.1.5. Общие представления о роли <i>gap junction</i> в проведении возбуждения в ткани . . . . .	202
2.1.6. Транспорт веществ через <i>gap junction</i> . . . . .	204
2.1.7. Электрический синапс . . . . .	204
2.1.8. Роль <i>gap junction</i> в сердце. . . . .	206
2.2. Химические синапсы . . . . .	207
2.2.1. Представления о лиганд-рецепторном взаимодействии . . . . .	207
2.2.2. Основные функции химических синапсов . . . . .	213
2.2.3. Принцип работы химического синапса. . . . .	214
2.2.4. Трансмисмиттеры (медиаторы). . . . .	216
2.2.5. Синтез трансмиттеров . . . . .	216
2.2.6. Аксональный транспорт. . . . .	218
2.2.7. Освобождение трансмиттеров . . . . .	220
2.2.8. Эффекты трансмиттеров на постсинаптической мембране. . . . .	224
2.2.8.1. Типы рецепторов в химических синапсах . . . . .	224
2.2.8.2. Синапсы с ионотропными и метаботропными рецепторами . . . . .	226
2.2.8.3. Ионотропные рецепторы. . . . .	226
2.2.8.4. Метаботропные рецепторы . . . . .	229
2.2.9. Возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) . . . . .	232
2.2.10. Тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП). . . . .	234
2.2.11. Агонисты и антагонисты . . . . .	234
2.2.12. Взаимное влияние друг на друга ВПСП и ТПСП на мембране клетки. . . . .	235
2.2.13. Десенситизация . . . . .	237
2.2.14. Ионные токи через лиганд-управляемые каналы . . . . .	237
2.2.15. Преобразование трансмиттеров . . . . .	241
2.2.16. Другие соединения, используемые как трансмиттеры. . . . .	242

2.2.17. Пресинаптические связи и торможение . . . . .	248
Контрольные вопросы . . . . .	249
Список сокращений . . . . .	250
<b>Глава 3. Вторичные посредники . . . . .</b>	<b>251</b>
3.1. Пути сигнальной трансдукции с участием вторичных посредников . . . . .	251
3.1.1. Регуляция активности систем вторичных посредников, опосредованная G-белками . . . . .	256
3.1.1.1. Гетеротримерные G-белки . . . . .	257
3.1.2. Мономерные G-белки . . . . .	259
3.1.3. Система вторичных посредников «аденилатциклаза–цАМФ» . . . . .	262
3.1.3.1. Регуляция активности аденилатциклазы . . . . .	262
3.1.3.2. Протеинкиназы, зависимые от цАМФ . . . . .	266
3.1.3.3. Механизмы внутриклеточных эффектов цАМФ, не связанные с активацией протеинкиназы А. . . . .	269
3.1.4. Система вторичных посредников «гуанилатциклаза–цГМФ» . . . . .	269
3.1.5. Система вторичных посредников «фосфолипаза С–инозитолтрифосфат (ИФ3) и диацилглицерол (ДАГ)» . . . . .	273
3.1.5.1. Протеинкиназа С . . . . .	274
3.1.6. Система вторичных посредников «Ca <sup>2+</sup> –кальмодулин» . . . . .	275
3.1.6.1. Кальмодулин-зависимые протеинкиназы . . . . .	278
3.1.7. Ионные каналы, зависимые от вторичных посредников . . . . .	279
3.1.7.1. Механизм трансдукции в зрительных рецепторах . . . . .	279
3.1.7.2. Механизм трансдукции в обонятельных рецепторах . . . . .	280
3.1.8. Участие вторичных посредников в трансдукции сигнала при действии на клетку окиси азота (NO) . . . . .	280
3.2. Пути сигнальной трансдукции, связанные с активацией каталитических мембранных рецепторов . . . . .	283
3.2.1. Рецепторы тирозин-протеинкиназы . . . . .	283
3.2.1.1. Участие Ras-подобных мономерных G-белков в путях сигнальной трансдукции, связанных с активацией рецепторных тирозин-протеинкиназ . . . . .	285
3.2.2. Рецепторы, связанные с тирозинкиназами . . . . .	287
3.3. Протеиновые фосфатазы и их модуляция . . . . .	287
3.3.1. Серин-треонин-протеинфосфатазы . . . . .	288
3.3.2. Тирозин-протеинфосфатазы . . . . .	290
Контрольные вопросы . . . . .	291
Список сокращений . . . . .	291
Список рекомендованной литературы . . . . .	293
<b>Глава 4. Физиология мышц . . . . .</b>	<b>295</b>
4.1. Мышечная ткань. общие представления . . . . .	295
4.2. Скелетные мышцы . . . . .	299
4.2.1. Структура скелетных мышц . . . . .	299
4.2.2. Механизмы сокращения скелетной мышцы . . . . .	303
4.2.2.1. Модель скользящих нитей . . . . .	303
4.2.2.2. Молекулярные механизмы сокращения . . . . .	304
4.2.3. Электромеханическое сопряжение . . . . .	315
4.2.4. Энергетическое обеспечение скелетной мышцы . . . . .	320
4.2.5. Передача возбуждения с нерва на мышцу . . . . .	322
4.2.5.1. Двигательные единицы . . . . .	322
4.2.5.2. Нервно-мышечный синапс . . . . .	322
4.2.5.3. Блокада нервно-мышечного синапса . . . . .	326
4.2.6. Механика мышечного сокращения . . . . .	328
4.2.6.1. Типы мышечного сокращения . . . . .	328
4.2.6.2. Характеристика одиночного мышечного сокращения . . . . .	329
4.2.6.3. Взаимосвязь между нагрузкой и скоростью укорочения . . . . .	330

4.2.6.4. Зависимость напряжения мышечного волокна от частоты раздражения . . . . .	331
4.2.6.5. Зависимость мышечного напряжения от длины мышечного волокна . . . . .	333
4.2.7. Типы волокон скелетных мышц . . . . .	335
4.2.8. Мышечное сокращение . . . . .	336
4.2.8.1. Сокращение целой мышцы и ее функциональные характеристики. . . . .	336
4.2.8.2. Регуляция мышечного напряжения целой мышцы. . . . .	339
4.2.8.3. Регуляция скорости укорочения целой мышцы. . . . .	341
4.2.9. Мышечное утомление . . . . .	341
4.2.10. Влияние вида тренировки на показатели мышечной активности . . . . .	344
4.2.11. Рабочая гипертрофия мышц и атрофия от бездеятельности . . . . .	345
4.2.12. Возрастные изменения. . . . .	346
4.2.13. Мышечно-суставное взаимодействие. . . . .	346
4.2.14. Нарушения работы скелетных мышц . . . . .	349
4.3. Гладкие мышцы. . . . .	350
4.3.1. Краткая характеристика. . . . .	350
4.3.2. Структура . . . . .	351
4.3.3. Типы гладких мышц . . . . .	352
4.3.3.1. Унитарные гладкие мышцы . . . . .	353
4.3.3.2. Мультиунитарные гладкие мышцы . . . . .	354
4.3.4. Физиологические свойства гладких мышц . . . . .	354
4.3.4.1. Электрическая активность плазматической мембраны. . . . .	354
4.3.4.2. Пластичность. . . . .	356
4.3.4.3. Химическая чувствительность . . . . .	358
4.3.4.4. Характеристика процесса сокращения . . . . .	358
4.3.5. Механизм сокращения гладкой мышцы . . . . .	359
4.3.5.1. Активация плазматической мембраны. . . . .	359
4.3.5.2. Источники поступления кальция в цитоплазму. . . . .	359
4.3.5.3. Молекулярный механизм сокращения. . . . .	361
4.3.6. Регуляция активности гладких мышц . . . . .	364
Контрольные вопросы. . . . .	365
Список сокращений. . . . .	366
Список рекомендованной литературы . . . . .	366

## Глава 5. Физиология нервной системы . . . . . 367

5.1. Общая организация нервной системы . . . . .	367
5.1.1. Нервная ткань . . . . .	367
5.1.1.1. Нейроны. . . . .	368
5.1.1.2. Глия . . . . .	375
5.1.1.3. Нейросекреторные клетки. . . . .	378
5.1.2. Организация нервной системы на макроуровне . . . . .	379
5.1.2.1. Структура нервной системы. . . . .	380
5.1.2.2. Оболочки и полости центральной нервной системы . . . . .	383
5.1.3. Строение и функции спинного и головного мозга. . . . .	386
5.1.3.1. Спинной мозг ( <i>medulla spinalis</i> ) . . . . .	386
5.1.3.2. Головной мозг ( <i>encephalon</i> ) . . . . .	396
5.1.3.2.1. Обзор строения головного мозга . . . . .	396
5.1.3.2.2. Продолговатый мозг ( <i>medulla oblongata</i> ) . . . . .	398
5.1.3.2.3. Варолиев мост ( <i>pons Varolii</i> ) . . . . .	400
5.1.3.2.4. Средний мозг ( <i>mesencephalon</i> ) . . . . .	402
5.1.3.2.5. Мозжечок ( <i>cerebellum</i> ) . . . . .	404
5.1.3.2.6. Промежуточный мозг ( <i>diencephalon</i> ) . . . . .	406
5.1.3.2.7. Конечный мозг ( <i>telencephalon</i> ) . . . . .	410
5.2. Общие принципы функционирования нервной системы . . . . .	426
5.2.1. Торможение в нервной системе . . . . .	426
5.2.1.1. Первичное торможение . . . . .	427
5.2.1.2. Вторичное торможение. . . . .	430
5.2.2. Рефлекторный принцип деятельности ЦНС. . . . .	430

5.2.3. Эффекторные системы . . . . .	433
5.2.4. Иерархическая организация нервной системы . . . . .	436
5.2.5. Координация функций в ЦНС . . . . .	442
5.2.6. Теория функциональных систем . . . . .	445
5.3. Соматическая нервная система: регуляция опорно-двигательного аппарата . . . . .	446
5.3.1. Исполнительные органы и основные категории движений . . . . .	446
5.3.2. Рефлексы и автоматические программы . . . . .	447
5.3.2.1. Рефлекторные движения . . . . .	447
5.3.2.2. Запрограммированные (автоматические) движения . . . . .	447
5.3.2.3. Клеточные механизмы центральных программ . . . . .	448
5.3.2.4. Влияние сенсорных обратных связей на реализацию центральных программ . . . . .	448
5.3.3. Общая организация двигательного управления . . . . .	449
5.3.4. Двигательные системы спинного мозга . . . . .	450
5.3.4.1. Основные элементы. Общий конечный путь . . . . .	450
5.3.4.2. Спинальные рефлексы . . . . .	451
5.3.4.3. Нисходящие двигательные пути . . . . .	458
5.3.4.4. Восходящие пути спинного мозга . . . . .	461
5.3.5. Роль стволовых структур мозга в управлении позой и движениями . . . . .	462
5.3.6. Двигательные области коры больших полушарий . . . . .	464
5.3.7. Мозжечок . . . . .	466
5.3.7.1. Нейронная организация коры мозжечка . . . . .	467
5.3.7.2. Входы в кору мозжечка . . . . .	468
5.3.7.3. Выходы из мозжечка . . . . .	470
5.3.8. Базальные ганглии . . . . .	472
5.4. Автономная (вегетативная) нервная система . . . . .	474
5.4.1. Структура автономной нервной системы . . . . .	474
5.4.2. Рефлекторные дуги автономной нервной системы . . . . .	477
5.4.2.1. Вегетативные (автономные) ганглии . . . . .	479
5.4.2.2. Передача сигналов от постганглионарных нейронов к эффекторам . . . . .	479
5.4.3. Представительства вегетативной нервной системы в головном мозге . . . . .	482
5.4.4. Соотношение влияний симпатической и парасимпатической систем на эффекторы . . . . .	482
5.4.5. Энтеральная и другие внутриорганные системы . . . . .	483
Контрольные вопросы . . . . .	485
Список сокращений . . . . .	486
Список рекомендованной литературы . . . . .	486

## **Глава 6. Сенсорные системы . . . . . 487**

6.1. Общие свойства сенсорных систем . . . . .	487
6.1.1. Введение . . . . .	487
6.1.2. Характеристика рецепторного отдела сенсорных систем . . . . .	490
6.1.3. Характеристика проводникового отдела сенсорных систем . . . . .	497
6.1.4. Характеристика коркового отдела сенсорных систем . . . . .	501
6.1.5. Общие свойства сенсорных систем, наиболее значимые для обеспечения целенаправленного поведения . . . . .	504
6.2. Частная физиология сенсорных систем . . . . .	510
6.2.1. Зрительная сенсорная система . . . . .	510
6.2.1.1. Диоптрический аппарат глаза . . . . .	512
6.2.1.2. Строение сетчатки . . . . .	519
6.2.1.3. Фототрансдукция (преобразование сигнала в фоторецепторах) . . . . .	523
6.2.1.4. Нейронные сети сетчатки . . . . .	526
6.2.1.5. Проводниковый путь зрительной сенсорной системы . . . . .	528
6.2.1.6. Зрительная кора и высший анализ зрительной информации . . . . .	530
6.2.1.7. Характеристики и особенности зрения . . . . .	532
6.2.2. Слуховая и вестибулярная сенсорные системы . . . . .	538
6.2.2.1. Слуховая сенсорная система . . . . .	538

6.2.2.2. Вестибулярная сенсорная система . . . . .	553
6.2.3. Соматосенсорная система . . . . .	561
6.2.3.1. Тактильная сенсорная система . . . . .	562
6.2.3.2. Температурная сенсорная система . . . . .	567
6.2.3.3. Сенсорная система движения (кинестетическая) . . . . .	570
6.2.4. Внутренние (висцеральные) сенсорные системы . . . . .	583
6.2.5. Болевая (ноцицептивная) сенсорная система . . . . .	584
6.2.5.1. Классификация боли . . . . .	585
6.2.5.2. Рецепторы болевой сенсорной системы . . . . .	587
6.2.5.3. Сегментарные проекции и восходящие пути болевой чувствительности. . . . .	590
6.2.5.4. Центральные механизмы интеграции боли . . . . .	591
6.2.5.5. Антиноцицептивная система . . . . .	594
6.2.6. Хеморецепторные сенсорные системы . . . . .	598
6.2.6.1. Вкусовая сенсорная система . . . . .	598
6.2.6.2. Обонятельная сенсорная система . . . . .	606
Контрольные вопросы . . . . .	613
Список рекомендованной литературы . . . . .	614
<b>Глава 7. Физиология высшей нервной деятельности . . . . .</b>	<b>615</b>
7.1. Безусловные и условные рефлексы . . . . .	616
7.2. Торможение высшей нервной деятельности . . . . .	619
7.3. Потребности, мотивации и эмоции . . . . .	622
7.4. Внимание . . . . .	626
7.5. Память . . . . .	627
7.6. Обучение . . . . .	632
7.7. Вторая сигнальная система. Речь . . . . .	644
7.8. Поведение и мышление . . . . .	646
7.9. Нейрофизиология сна . . . . .	650
Контрольные вопросы . . . . .	653
Список сокращений . . . . .	654
Список рекомендованной литературы . . . . .	654
<b>Глава 8. Эндокринная система. . . . .</b>	<b>655</b>
8.1. Общая эндокринология . . . . .	656
8.1.1. Принципы осуществления гуморальной регуляции . . . . .	660
8.1.2. Функции гормонов . . . . .	662
8.1.3. Классификации гормонов . . . . .	663
8.1.4. Синтез, хранение и механизмы секреции гормонов . . . . .	664
8.1.5. Транспорт гормонов кровью, метаболизм и экскреция . . . . .	667
8.1.6. Гормональные рецепторы и внутриклеточные сигнальные пути . . . . .	668
8.1.7. Регуляция секреции гормонов . . . . .	674
8.1.8. Нарушения в гормональной системе . . . . .	679
8.1.9. Методы исследования эндокринной функции . . . . .	681
8.2. Гипоталамус как центр нейроэндокринной регуляции . . . . .	683
8.2.1. Гипоталамус и аденогипофиз . . . . .	687
8.2.2. Влияние гормонов гипоталамуса на функции аденогипофиза . . . . .	703
8.2.3. Гипоталамус и нейрогипофиз . . . . .	707
8.3. Эпифиз (шишковидная, или pineальная, железа) . . . . .	711
8.4. Надпочечники . . . . .	713
8.4.1. Кора надпочечников. Основные характеристики . . . . .	714
8.4.2. Мозговое вещество надпочечников . . . . .	714
8.4.3. Система «гипоталамус–гипофиз–кора надпочечников» . . . . .	717
8.4.4. Регуляция уровня гормонов коры надпочечников . . . . .	731
8.4.5. Клиническая диагностика функции коры надпочечников . . . . .	732
8.5. Щитовидная железа . . . . .	733
8.5.1. Система «гипоталамус–гипофиз–щитовидная железа» . . . . .	735
8.5.2. Регуляция функции щитовидной железы . . . . .	746

8.5.3. Нарушения функции щитовидной железы . . . . .	747
8.6. Нейроэндокринная регуляция функции половых желез . . . . .	748
8.6.1. Половые стероиды . . . . .	748
8.6.2. Система «гипоталамус–гипофиз–гонады» . . . . .	750
8.7. Эндокринная функция поджелудочной железы . . . . .	754
8.7.1. Гормоны поджелудочной железы . . . . .	756
8.7.2. Факторы, регулирующие уровень глюкозы в крови . . . . .	765
8.7.3. Причины развития сахарного диабета . . . . .	765
8.8. Гормональная регуляция кальций-фосфорного обмена . . . . .	767
8.8.1. Паращитовидные железы . . . . .	767
8.8.2. Кальцитриол (активная форма витамина D <sub>3</sub> ) . . . . .	776
8.8.3. Кальцитонин . . . . .	776
Контрольные вопросы . . . . .	779
Список сокращений . . . . .	780
Список рекомендованной литературы . . . . .	783



ТОМ  
**II**

# НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Учебник для студентов медицинских университетов и других  
высших медицинских учебных заведений по специальности «Лечебное дело»

*Под редакцией директора Института физиологии,  
заведующего кафедрой физиологии Института физиологии  
ФГАОУ ВО «Российский национальный исследовательский  
медицинский университет имени Н.И. Пирогова»*

*Министерства здравоохранения Российской Федерации*

**А.Г. Камкина**

*в двух томах*

*Учебник рекомендован ЦКМС ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова Минздрава России  
(Пироговский Университет) для использования в образовательном процессе  
образовательных организаций, реализующих программы высшего образования  
по специальности «Лечебное дело»*



МЕДИЦИНСКОЕ ИНФОРМАЦИОННОЕ АГЕНТСТВО  
МОСКВА  
2025

УДК 821.133.1

ББК 612

Н83

**Рецензенты:**

*Чехонин Владимир Павлович* — профессор, академик РАН.

*Латанов Александр Васильевич* — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

**Н83      Нормальная физиология** : учебник для студентов высших учебных заведений в двух томах : Т. II / А.Г. Камкин [и др.]; под ред. А.Г. Камкина. — Москва : ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2025. — xxii + 770 с.

ISBN 978-5-9986-0556-7

ISBN (Т. II) 978-5-9986-0555-0

Учебник под редакцией ученого-физиолога с мировым именем А.Г. Камкина написан на основании новейших достижений в области фундаментальных, медико-биологических и медицинских наук. В издании детально освещены основные разделы нормальной физиологии и как науки, и как дисциплины, рассматриваются отдельные звенья физиологических процессов, на уровне которых могут происходить патологические изменения. На конкретных примерах показаны принципы фармакологической коррекции нарушения функций организма.

Первый том посвящен вопросам общей физиологии возбудимых тканей, синапсам, вторичным посредникам, физиологии мышц и нервной системы. Авторы подробно останавливаются на описании сенсорных и эндокринной систем, физиологии высшей нервной деятельности.

Второй том знакомит читателя с особенностями пищеварения, обмена веществ и энергии. Несколько важнейших глав посвящены физиологии сердца, крови, дыхания, почек, репродуктивной системы, помогают понять, как устроена и функционирует сосудистая система, что такое кислотно-щелочное равновесие.

Для студентов высших медицинских учебных заведений. Может быть рекомендован для аспирантов, ординаторов, врачей и научных сотрудников медико-биологического профиля, повышающих уровень теоретической подготовки в области физиологии.

**УДК 821.133.1**

**ББК 612**

ISBN 978-5-9986-0556-7

ISBN (Т. II) 978-5-9986-0555-0

© Камкин А.Г. и др., 2025

© Оформление. ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2025

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

## Краткое оглавление

### ТОМ 1

Авторы

Рецензенты

Научные редакторы

Научные консультанты

Ответственный за выпуск

Предисловие

- Глава 1.       Общая физиология возбудимых тканей
- Глава 2.       Проведение возбуждения между клетками. Синапсы
- Глава 3.       Вторичные посредники
- Глава 4.       Физиология мышц
- Глава 5.       Физиология нервной системы
- Глава 6.       Сенсорные системы
- Глава 7.       Физиология высшей нервной деятельности
- Глава 8.       Эндокринная система

### ТОМ 2

Авторы

Рецензенты

Научные редакторы

Научные консультанты

Ответственный за выпуск

Предисловие

- Глава 9.       Пищеварение
- Глава 10.       Обмен веществ и энергии
- Глава 11.       Физиология сердца
- Глава 12.       Строение и функции сосудистой системы
- Глава 13.       Физиология крови
- Глава 14.       Физиология дыхания
- Глава 15.       Физиология почек
- Глава 16.       Кислотно-щелочное равновесие
- Глава 17.       Физиология репродуктивной системы

## АВТОРЫ

**Авдеев Сергей Николаевич**, доктор медицинских наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой пульмонологии лечебного факультета ФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова (Сеченовский Университет) МЗ РФ.

**Айсанов Заурбек Рамазанович**, доктор медицинских наук, профессор кафедры пульмонологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ, зам. директора ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Алипов Николай Николаевич**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Горбачева Любовь Руфельевна**, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Дьяконова Ирина Николаевна**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Каменская Марина Александровна**, доктор биологических наук, профессор.

**Каменский Андрей Александрович**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии человека и животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Камкин Андрей Глебович**, доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии и лабораторией электрофизиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Камкина Ольга Васильевна**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Кузьмин Владислав Стефанович**, доцент кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник НИЛ электрофизиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Кузнецова Татьяна Евгеньевна**, кандидат медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Макаренко Екатерина Юрьевна**, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Наточин Юрий Викторович**, доктор биологических наук, профессор, академик РАН, почетный профессор Санкт-Петербургского государственного университета.

**Науменко Жанна Константиновна**, кандидат медицинских наук, старший научный сотрудник лаборатории функциональных и ультразвуковых методов исследования ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Неклюдова Галина Васильевна**, доктор медицинских наук, доцент кафедры пульмонологии лечебного факультета ФГАОУ ВО Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова (Сеченовский Университет) МЗ РФ, ведущий научный сотрудник ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Раевская Ольга Сергеевна**, кандидат медицинских наук, доцент кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Струкова Светлана Михайловна**, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Тарасова Ольга Сергеевна**, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Черняк Александр Владимирович**, кандидат медицинских наук, заведующий лабораторией функциональных и ультразвуковых методов исследования ФГБУ НИИ пульмонологии ФМБА России.

**Чучалин Александр Григорьевич**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, заведующий кафедрой госпитальной терапии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Шишелова Анна Юрьевна**, кандидат медицинских наук, доцент кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

## РЕЦЕНЗЕНТЫ

**Чехонин Владимир Павлович**, профессор, академик РАН.

**Латанов Александр Васильевич**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова.

**Титов Сергей Алексеевич**, доктор биологических наук, профессор кафедры дифференциальной психологии и психофизиологии Российского государственного гуманитарного университета.

## НАУЧНЫЕ РЕДАКТОРЫ

**Дьяконова Ирина Николаевна**, доктор медицинских наук, профессор кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Кузнецов Дмитрий Анатольевич**, доктор медицинских наук, профессор кафедры медицинских нанобиотехнологий ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Орлова Марина Алексеевна**, доктор химических наук, профессор, ведущий научный сотрудник кафедры радиохимии МГУ им. М.В. Ломоносова.

**Шостак Надежда Александровна**, доктор медицинских наук, профессор, заведующая кафедрой факультетской терапии имени академика А.И. Нестерова лечебного факультета ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

## НАУЧНЫЕ КОНСУЛЬТАНТЫ

**Гусев Евгений Иванович**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, заведующий кафедрой неврологии, нейрохирургии и медицинской генетики ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Савельева Галина Михайловна**, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, почетный заведующий кафедрой акушерства и гинекологии педиатрического факультета ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

**Фаворова Ольга Олеговна**, доктор медицинских наук, профессор, заведующая кафедрой молекулярной биологии и медицинской биотехнологии медико-биологического факультета ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

## ОТВЕТСТВЕННЫЙ ЗА ВЫПУСК

**Митрохин Вадим Михайлович**, кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии ФГАОУ ВО Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова МЗ РФ.

Доктор медицинских наук, профессор, широко известный в России и за рубежом крупный ученый — физиолог и биофизик в области молекулярной физиологии, занимающийся исследованием ионных каналов клеток сердца и их регуляцией и, прежде всего, механоуправляемых каналов. Автор 32 учебников и монографий, из которых 7 монографий опубликовано за рубежом издательством Springer, 11 патентов на изобретения и более 300 научных работ, опубликованных как в нашей стране, так и в ведущих зарубежных журналах. Воспитал большую плеяду учеников. Подготовленные им кандидаты и доктора наук работают в ведущих отечественных и зарубежных университетах.

Создал три новых научных направления в физиологии (кардиологии). Впервые доказал наличие в сердце механоэлектрической обратной связи в норме и патологии и изучил органные, тканевые, клеточные, мембранные, внутриклеточные и молекулярные механизмы этого явления. Под его руководством и при его непосредственном участии было предположено и затем доказано, что сердечные фибробласты играют роль механоэлектрических преобразователей в сердце, показано наличие у них механоуправляемых ионных каналов, изучены их токи. Он впервые зарегистрировал токи через механоуправляемые ионные каналы, возникающие при растяжении и сжатии кардиомиоцитов, и связал функции кардиомиоцитов и фибробластов сердца воедино. Вместе с коллегами выявил регуляторные механизмы механоуправляемых каналов посредством вторичных мессенджеров и, прежде всего, оксида азота. Возглавляемый им коллектив показал роль интерлейкинов в возникновении аритмий вплоть до фибрилляции. С учетом механоэлектрической обратной связи в сердце предложил и доказал новую теорию работы сердца, которая в том числе объясняет причины ряда сердечных аритмий. Возглавляемая им лаборатория одной из первых выявила один из механизмов связи онкологических заболеваний и аритмий. Под его руководством и при его непосредственном участии на клеточном уровне были показаны механизмы, лежащие в основе действия перегрузок разной степени и невесомости, связанные с механоуправляемыми ионными каналами клеток.

Прошел весь путь от студента ФГАОУ ВО «Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н. И. Пирогова» (ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова (ранее 2-й МОЛГМИ им. Н.И. Пирогова)) до его ректора (2012–2015 гг.). В 1980 г. закончил отделение биофизики медико-биологического факультета ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова, в 1983 г. закончил аспирантуру того же университета. Прошел годовые стажировки в Институте биологической физики АН СССР в г. Пущино на Оке (Россия), Johannes-Müller-Institut für Physiologie,

Medizinische Fakultät Charité der Humboldt-Universität zu Berlin (Berlin, Deutschland) и в Institut für Veterinär-Physiologie und -Biochemie, Justus-Liebig-Universität (Gießen, Deutschland). В 1992 г. закончил Göthe-Institut в Берлине.

В 1984 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата медицинских наук (от ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова), в 1992 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора медицинских наук (от Берлинского университета им. Гумбольдта и ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова).

С 1984 г. ассистент, с 1989 г. доцент, с 1995 г. профессор физиологии, а с 1992 г. — заведующий кафедрой фундаментальной и прикладной физиологии (с 2011 г. в связи с изменением названия — кафедрой физиологии) и лабораторией электрофизиологии ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова. С 2024 г. — директор Института физиологии и заведующий кафедрой физиологии Института физиологии ФГАОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова.

С 1985 по 2010 г. рецензент ведущих зарубежных журналов (например, European Journal of Physiology, Cardiovascular Research) в области физиологии. С 2005 по 2013 г. рецензент РФФИ. С 2005 по 2013 г. один из главных редакторов международного концерна Springer и шеф-редактор ежегодной книжной серии Mechanosensitivity in Cells and Tissues. С 2012 по 2013 г. член экспертной группы дирекции научно-технических программ России по направлениям «Биология, Медицина», «Науки о жизни (Живые системы)», «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России». С 2012 г. по 2016 г. член ВАК, член президиума ВАК. С 2012 г. член президиума Научного совета МЗ РФ. С 2016 г. член Экспертного совета РАН. Член физиологических обществ и международных научных ассоциаций многих стран. Длительное время работал профессором в университетах Оксфорда и Лондона (Великобритания) и в университетах Берлина, Халле и Гисена (ФРГ).

*Профессор, доктор медицинских наук И.Н. Дьяконова*



# Оглавление

<b>Предисловие</b> . . . . .	<b>xxi</b>
<b>Глава 9. Пищеварение</b> . . . . .	<b>1</b>
9.1. Введение . . . . .	2
9.1.1. Виды пищеварения. . . . .	3
9.2. Пищеварение человека. . . . .	3
9.3. Функции желудочно-кишечного тракта . . . . .	7
9.4. Моторная функция. . . . .	8
9.5. Экзокринная секреция в желудочно-кишечном тракте . . . . .	13
9.5.1. Строение секреторных желез. . . . .	14
9.5.2. Основные механизмы секреции . . . . .	15
9.6. Процессы всасывания (реабсорбции) в желудочно-кишечном тракте. . . . .	19
9.6.1. Основные механизмы всасывания . . . . .	20
9.7. Регуляция деятельности желудочно-кишечного тракта . . . . .	22
9.7.1. Принципы регуляции деятельности желудочно-кишечного тракта . . . . .	23
9.7.2. Иннервация желудочно-кишечного тракта. . . . .	24
9.7.3. Взаимосвязь видов регуляции . . . . .	27
9.8. Регуляция процессов секреции . . . . .	29
9.8.1. Механизмы регуляции секреции . . . . .	29
9.8.2. Значение APUD-системы . . . . .	30
9.9. Пищеварение в ротовой полости . . . . .	36
9.9.1. Жевание . . . . .	37
9.9.2. Функции и секреция слюны . . . . .	37
9.9.3. Глотание. Моторная деятельность пищевода . . . . .	42
9.10. Пищеварение в желудке . . . . .	46
9.10.1. Функции желудка . . . . .	47
9.10.2. Рефлекторная и гуморальная регуляция моторики желудка . . . . .	49
9.10.3. Секреторная деятельность желудка . . . . .	51
9.10.4. Регуляция секреции желудочного сока. Фазы регуляции желудочной секреции. . . . .	56
9.10.5. Рвота . . . . .	60
9.11. Пищеварение в кишечнике . . . . .	62
9.11.1. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке . . . . .	62
9.11.2. Функция поджелудочной железы регулируется рефлекторно и гуморально . . . . .	65
9.11.3. Функции печени. . . . .	69
9.11.4. Состав и функции желчи . . . . .	70
9.11.5. Регуляция желчеобразования и желчевыделения . . . . .	77
9.12. Пищеварение в тонком кишечнике . . . . .	78
9.12.1. Моторная деятельность тонкой кишки. . . . .	81
9.12.2. Переваривание и всасывание в тонком кишечнике . . . . .	83
9.13. Функции толстого кишечника. . . . .	92
9.13.1. Двигательная активность толстого кишечника . . . . .	93
9.13.2. Механизм дефекации . . . . .	94
9.14. Микрофлора пищеварительного тракта. . . . .	96
9.14.1. Функции микрофлоры. . . . .	96
9.15. Неспецифические функции желудочно-кишечного тракта . . . . .	98
9.15.1. Защитные механизмы в желудочно-кишечном тракте. . . . .	98
9.15.2. Регуляторная деятельность пищеварительной системы . . . . .	100

9.15.3. Экскреторная функция . . . . .	101
9.16. Системные механизмы пищевого поведения. Физиологические основы голода и насыщения . . . . .	102
9.16.1. Голод и насыщение . . . . .	104
Контрольные вопросы . . . . .	106
Список сокращений . . . . .	106
Список рекомендованной литературы . . . . .	107
<b>Глава 10. Обмен веществ и энергии . . . . .</b>	<b>109</b>
10.1. Введение . . . . .	109
10.2. Субстратное обеспечение энергетического обмена . . . . .	111
10.2.1. Общие принципы . . . . .	111
10.2.1.1. Основы энергообеспечения организма . . . . .	111
10.2.1.2. Общая характеристика энергетических субстратов . . . . .	115
10.2.1.3. Пути превращений энергетических субстратов . . . . .	117
10.2.1.4. Регуляция превращений энергетических субстратов . . . . .	118
10.2.1.4.1. Общие сведения . . . . .	118
10.2.1.4.2. Эндокринная регуляция энергетического обмена . . . . .	119
10.2.2. Углеводы . . . . .	124
10.2.2.1. Классификация углеводов . . . . .	124
10.2.2.2. Характеристика углеводов . . . . .	124
10.2.2.3. Обмен углеводов . . . . .	125
10.2.2.3.1. Пищевые источники . . . . .	125
10.2.2.3.2. Транспорт глюкозы через клеточные мембраны . . . . .	126
10.2.2.3.3. Источники и пути использования глюкозы . . . . .	127
10.2.2.3.3.1. Источники . . . . .	127
10.2.2.3.3.2. Пути использования . . . . .	129
10.2.2.4. Регуляция обмена углеводов . . . . .	130
10.2.2.4.1. Общие принципы . . . . .	130
10.2.2.4.2. Метаболические факторы . . . . .	130
10.2.2.4.3. Гормоны . . . . .	131
10.2.2.4.4. Поддержание уровня глюкозы в крови . . . . .	132
10.2.3. Липиды . . . . .	137
10.2.3.1. Классификация липидов . . . . .	137
10.2.3.2. Характеристика липидов . . . . .	138
10.2.3.3. Обмен липидов . . . . .	139
10.2.3.3.1. Триглицериды . . . . .	139
10.2.3.3.2. Холестерин . . . . .	141
10.2.3.3.3. Фосфолипиды . . . . .	141
10.2.3.4. Перенос липидов . . . . .	142
10.2.3.4.1. Общие принципы . . . . .	142
10.2.3.4.2. Липопротеиды . . . . .	142
10.2.3.4.3. Апопротеины . . . . .	143
10.2.3.4.4. Липазы . . . . .	144
10.2.3.4.5. Рецепторы . . . . .	144
10.2.3.4.6. Системы транспорта липидов . . . . .	144
10.2.3.5. Регуляция обмена липидов . . . . .	147
10.2.3.5.1. Общие принципы . . . . .	147
10.2.3.5.2. Метаболические факторы . . . . .	147
10.2.3.5.3. Гормоны . . . . .	148
10.2.3.5.4. Поддержание массы жировой ткани . . . . .	149
10.2.4. Регуляция пищевого поведения . . . . .	149

10.2.4.1. Цели . . . . .	149
10.2.4.2. Центры . . . . .	149
10.2.4.3. Механизмы . . . . .	150
10.2.4.3.1. Краткосрочная регуляция (регуляция приемов пищи) . . . . .	150
10.2.4.3.2. Среднесрочная регуляция (регуляция уровня глюкозы в крови) . . . . .	151
10.2.4.3.3. Долгосрочная регуляция (регуляция количества жировой ткани). . . . .	151
10.2.5. Белки . . . . .	151
10.2.5.1. Общие положения . . . . .	151
10.2.5.2. Обмен белков и аминокислот . . . . .	153
10.2.5.3. Белковый (азотистый) баланс . . . . .	154
10.2.5.3.1. Общие положения . . . . .	154
10.2.5.3.2. Количественные показатели. . . . .	155
10.2.5.4. Регуляция обмена белков. . . . .	156
10.2.6. Энергетический обмен в различных условиях. . . . .	156
10.2.6.1. Обычная жизнедеятельность . . . . .	156
10.2.6.2. Физическая нагрузка . . . . .	158
10.2.6.2.1. Краткосрочная интенсивная («взрывная») нагрузка . . . . .	158
10.2.6.2.2. Среднесрочная и долгосрочная нагрузка . . . . .	159
10.2.6.3. Особенности питания . . . . .	160
10.2.6.3.1. Нормальное питание . . . . .	160
10.2.6.3.2. Преимущественно жировая диета . . . . .	160
10.2.6.3.3. Голодание . . . . .	161
10.3. Энергетический баланс . . . . .	161
10.3.1. Статьи энергетического баланса . . . . .	161
10.3.1.1. Уравнение энергетического баланса . . . . .	161
10.3.1.2. Приход энергии . . . . .	162
10.3.1.3. Расход энергии (энергозатраты) . . . . .	162
10.3.1.3.1. Статьи расхода энергии . . . . .	162
10.3.2. Методы измерения расхода энергии . . . . .	166
10.3.2.1. Определение валового обмена. . . . .	166
10.3.2.2. Прямая калориметрия . . . . .	166
10.3.2.3. Непрямая калориметрия . . . . .	167
10.3.2.4. Определение основного обмена . . . . .	168
10.3.2.5. Определение энергозатрат на физическую нагрузку . . . . .	169
10.4. Питание . . . . .	169
10.4.1. Общие положения . . . . .	169
10.4.2. Калорийность . . . . .	170
10.4.3. Состав . . . . .	170
10.4.3.1. Питательные вещества . . . . .	171
10.4.3.2. Прочие компоненты . . . . .	173
10.4.3.3. Вегетарианское питание . . . . .	173
10.4.4. Распределение по приемам пищи . . . . .	175
10.5. Терморегуляция. . . . .	175
10.5.1. Значение постоянства температуры тела и стратегии ее поддержания . . . . .	175
10.5.1.1. Температура и теплота. . . . .	175
10.5.1.2. Влияние температуры на биологические системы . . . . .	175
10.5.1.3. Стратегии температурной адаптации у человека и животных. . . . .	176
10.5.1.3.1. Температурные колебания окружающей среды. . . . .	176
10.5.1.3.2. Некоторые термины. . . . .	177
10.5.1.3.3. Основные способы температурной адаптации . . . . .	177
10.5.2. Терморегуляция у человека . . . . .	179
10.5.2.1. Температура тела . . . . .	179

10.5.2.2. Тепловой баланс . . . . .	180
10.5.2.2.1. Теплопродукция . . . . .	180
10.5.2.2.2. Теплоотдача . . . . .	182
10.5.2.3. Терморегуляторные системы . . . . .	188
10.5.2.3.1. Стратегии терморегуляции при различных температурах окружающей среды . . . . .	188
10.5.2.3.2. Центральные терморегуляторные системы . . . . .	189
10.5.2.4. Лихорадка . . . . .	191
Контрольные вопросы . . . . .	192
Список сокращений . . . . .	193
Список рекомендованной литературы . . . . .	194

## Глава 11. Физиология сердца . . . . . 195

11.1. Общее строение кровеносной системы . . . . .	196
11.2. Строение сердца . . . . .	198
11.2.1. Клеточное строение сердца . . . . .	198
11.2.2. Строение сердца как насоса . . . . .	200
11.2.3. Сердечные клапаны . . . . .	201
11.2.4. Перикард . . . . .	202
11.3. Цикл работы сердца . . . . .	203
11.4. Энергетика сокращений сердечной мышцы . . . . .	205
11.5. Работа и коэффициент полезного действия сердца . . . . .	205
11.6. Физиологические свойства сердечной мышцы . . . . .	206
11.6.1. Автоматизм сердца . . . . .	206
11.6.2. Возбудимость сердца . . . . .	207
11.6.3. Проводимость . . . . .	208
11.6.4. Длительная рефрактерность . . . . .	208
11.6.5. Сократимость . . . . .	209
11.6.6. Эластичность и растяжимость . . . . .	209
11.6.7. Чувствительность к химическим веществам . . . . .	209
11.7. Биоэлектрическая гетерогенность клеток миокарда . . . . .	209
11.7.1. Кардиомиоциты с быстрым и медленным ответами . . . . .	209
11.7.2. Ионные механизмы потенциала покоя рабочего кардиомиоцита . . . . .	212
11.7.3. Механизмы потенциалов действия кардиомиоцитов с быстрым ответом . . . . .	214
11.7.4. Рефрактерность кардиомиоцитов с быстрым ответом . . . . .	221
11.7.5. Механизмы потенциалов действия кардиомиоцитов с медленным ответом . . . . .	222
11.7.6. Рефрактерность кардиомиоцитов с медленным ответом . . . . .	224
11.7.7. Реакция сердечной мышцы на дополнительные раздражения . . . . .	224
11.8. Проводящая система сердца человека . . . . .	225
11.8.1. Синоатриальный узел . . . . .	225
11.8.2. Атриовентрикулярный узел . . . . .	226
11.8.3. Пучок Гиса . . . . .	227
11.8.4. Клетки Пуркине . . . . .	227
11.8.5. Нормальная последовательность возбуждения сердца . . . . .	227
11.8.6. Градиент автоматизма, соподчинение узлов автоматизма . . . . .	228
11.8.7. Латентные пейсмекеры . . . . .	231
11.8.8. Ионные механизмы ритмической генерации возбуждения . . . . .	232
11.9. Проведение возбуждения в сердце . . . . .	234
11.9.1. Механизмы проведения возбуждения в сердце . . . . .	234
11.9.2. Структура щелевых контактов . . . . .	235
11.9.3. Электрические свойства щелевых контактов . . . . .	235
11.10. Сократимость клеток сердца . . . . .	237

11.10.1. Механизмы сокращения в сердце . . . . .	237
11.10.2. Сократительные белки в кардиомиоцитах . . . . .	240
11.11. Электромеханическое сопряжение в кардиомиоцитах . . . . .	242
11.12. Механоэлектрическая обратная связь в сердце. . . . .	246
11.13. Внешние проявления работы сердца и оценка его деятельности . . . . .	248
11.13.1. Определение минутного объема крови по А. Фику. . . . .	248
11.13.2. Оценка сократительной способности миокарда . . . . .	248
11.13.2.1. Зондирование полостей сердца как прямой метод оценки работы сердца . . . . .	249
11.13.2.2. Эхокардиография как непрямой метод оценки работы сердца . . . . .	250
11.13.3. Тоны сердца. . . . .	252
11.13.4. Регистрация электрической активности сердца. . . . .	254
11.13.4.1. Физические основы электрокардиографии . . . . .	254
11.13.4.2. Электрокардиография . . . . .	256
11.14. Регуляция деятельности сердца . . . . .	268
11.14.1. Принципы регуляции работы сердца . . . . .	268
11.14.2. Миогенные механизмы регуляции сократительной активности сердца . . . . .	269
11.14.2.1. Закон Франка–Старлинга. . . . .	269
11.14.2.2. Эффект Анрепа . . . . .	272
11.14.2.3. Закон Боудича . . . . .	273
11.14.2.4. Механоэлектрическая обратная связь как способ регуляции электрических процессов в сердце . . . . .	277
11.14.3. Нервные механизмы регуляции . . . . .	281
11.14.3.1. Внутрисердечная нервная система . . . . .	281
11.14.3.2. Экстракардиальная иннервация. . . . .	283
11.14.3.3. Пути влияния экстракардиальных нервов на автоматию, возбудимость, проводимость и сократимость . . . . .	286
11.14.3.4. Изменение сократимости миокарда при раздражении вегетативных нервов . . . . .	289
11.14.4. Нейротрансмиттеры и их эффекты. . . . .	289
11.14.4.1. Адренергические и холинергические влияния и их взаимодействие . . . . .	289
11.14.4.2. Механизмы адренергической регуляции сократительной активности миокарда . . . . .	294
11.14.4.3. Механизмы холинергической регуляции сократительной активности миокарда . . . . .	295
11.14.5. Различия в регуляции сокращения скелетной и сердечной мышц . . . . .	296
11.14.6. Рефлекторная регуляция деятельности сердца . . . . .	298
11.14.6.1. Барорецептивные рефлексы с рецепторных зон крупных сосудов. . . . .	298
11.14.6.2. Сопряженные рефлексы на сердце . . . . .	300
11.14.6.3. Регуляция работы сердца высшими отделами ЦНС . . . . .	301
11.14.7. Гуморальная регуляция деятельности сердца . . . . .	301
Контрольные вопросы . . . . .	305
Список сокращений. . . . .	306
Список рекомендованной литературы . . . . .	307

## **Глава 12. Строение и функции сосудистой системы . . . . . 309**

12.1. Строение сосудистой системы . . . . .	310
12.1.1. Общие представления о системе сосудов. . . . .	310
12.1.2. Строение стенки сосудов. . . . .	311
12.1.3. Основные типы кровеносных сосудов . . . . .	313
12.2. Гемодинамика . . . . .	315
12.2.1. Объем крови . . . . .	316

12.2.2. Давление крови . . . . .	317
12.2.2.1. Системное артериальное давление: изменения в течение сердечного цикла . . . . .	317
12.2.2.2. Измерение системного артериального давления у человека . . . . .	319
12.2.2.3. Изменение давления крови по ходу сосудистого русла. . . . .	320
12.2.3. Скорость движения крови в сосудах . . . . .	321
12.2.3.1. Объемная скорость кровотока . . . . .	321
12.2.3.2. Линейная скорость кровотока . . . . .	322
12.2.4. Сопротивление сосудов . . . . .	325
12.2.4.1. Сопротивление одиночного сосуда . . . . .	325
12.2.4.2. Сопротивление системы сосудов . . . . .	327
12.3. Функции разных участков сосудистого русла . . . . .	330
12.3.1. Крупные артерии эластического типа . . . . .	330
12.3.1.1. Сглаживание колебаний давления крови в крупных артериях . . . . .	330
12.3.1.2. Факторы, влияющие на сглаживание колебаний давления . . . . .	332
12.3.1.3. Распространение пульсовой волны . . . . .	334
12.3.2. Сосуды сопротивления . . . . .	334
12.3.2.1. Влияние сосудов сопротивления на кровоток и давление в капиллярах . . . . .	334
12.3.2.2. Артериальные сосуды микроциркуляторного русла. . . . .	337
12.3.3. Капилляры . . . . .	338
12.3.3.1. Строение эндотелиального монослоя . . . . .	338
12.3.3.2. Строение капилляров в разных органах . . . . .	339
12.3.3.3. Диффузия веществ через стенку капилляра . . . . .	341
12.3.3.4. Фильтрация и реабсорбция в капиллярах. . . . .	343
12.3.3.5. Пиноцитоз. . . . .	347
12.3.4. Вены. . . . .	348
12.3.4.1. Общие закономерности движения крови по венам . . . . .	348
12.3.4.2. Гравитация и движение крови по венам . . . . .	349
12.3.4.3. Мышечная активность и венозный кровоток. . . . .	350
12.3.4.4. Дыхательный насос и насос предсердия. . . . .	352
12.3.5. Лимфатическая система. . . . .	352
12.4. Гладкая мышца сосудов . . . . .	355
12.4.1. Свойства гладкомышечных клеток в разных сосудах . . . . .	355
12.4.2. Регуляция сокращения гладкомышечных клеток сосудов . . . . .	356
12.4.2.1. Регуляция концентрации $\text{Ca}^{2+}$ в цитоплазме . . . . .	356
12.4.2.2. $\text{Ca}^{2+}$ -зависимая активация сокращения . . . . .	360
12.4.2.3. Регуляция чувствительности сократительного аппарата к $\text{Ca}^{2+}$ . . . . .	361
12.4.3. Миогенная реакция . . . . .	362
12.5. Роль эндотелия в регуляции тонуса сосудов . . . . .	363
12.5.1. Влияния, стимулирующие эндотелиальную секрецию . . . . .	364
12.5.2. Основные факторы, секретируемые эндотелием сосудов . . . . .	364
12.5.2.1. Оксид азота . . . . .	364
12.5.2.2. Простаглицлин . . . . .	366
12.5.2.3. Эндотелиальный гиперполяризующий фактор . . . . .	367
12.5.2.4. Эндотелин . . . . .	367
12.5.3. Изменение эндотелия при патологиях кровообращения . . . . .	368
12.6. Локальная регуляция кровотока в органах. . . . .	369
12.6.1. Тонус сосудов и механизмы его формирования. . . . .	369
12.6.2. Рабочая (функциональная) гиперемия . . . . .	370
12.6.2.1. Метаболический механизм. . . . .	370
12.6.2.2. Восходящая и поток-вызванная вазодилатация . . . . .	372
12.6.2.3. Регуляция просвета капилляров перicyтами . . . . .	373

12.6.2.4. Секретция вазоактивных молекул из эритроцитов . . . . .	374
12.6.3. Авторегуляция кровотока . . . . .	375
12.6.4. Реактивная гиперемия . . . . .	376
12.7. Нервная регуляция тонуса кровеносных сосудов . . . . .	377
12.7.1. Симпатическая регуляция . . . . .	377
12.7.2. Парасимпатическая регуляция . . . . .	380
12.7.3. Регуляция тонуса сосудов сенсорными нервными волокнами . . . . .	381
12.8. Особенности регионарного кровообращения . . . . .	381
12.8.1. Коронарное кровообращение . . . . .	381
12.8.2. Кровообращение в головном мозге. . . . .	385
12.8.3. Кровообращение в скелетных мышцах . . . . .	386
12.8.4. Чревное кровообращение . . . . .	388
12.8.5. Кровообращение в печени. . . . .	389
12.8.6. Кровообращение в коже . . . . .	389
12.9. Регуляция системной гемодинамики . . . . .	391
12.9.1. Уровень системного артериального давления . . . . .	391
12.9.2. Нервная регуляция системной гемодинамики. . . . .	392
12.9.2.1. Тоническая активность автономной нервной системы . . . . .	392
12.9.2.2. Сердечно-сосудистый центр продолговатого мозга . . . . .	393
12.9.2.3. Артериальный барорецепторный рефлекс . . . . .	394
12.9.2.4. Рефлекс от рецепторов низкого давления . . . . .	398
12.9.2.5. Хеморефлекс . . . . .	398
12.9.3. Гормональная регуляция . . . . .	399
12.9.3.1. Катехоламины надпочечников . . . . .	399
12.9.3.2. Вазопрессин . . . . .	399
12.9.3.3. Система ренин-ангиотензин-альдостерон . . . . .	399
12.9.3.4. Предсердный натрийуретический пептид. . . . .	401
12.9.4. Взаимодействие регуляторных механизмов при физической нагрузке . . . . .	401
12.9.4.1. Изменения работы сердечно-сосудистой системы при физической нагрузке . . . . .	401
12.9.4.2. Нервная регуляция кровообращения при физической нагрузке . . . . .	402
Контрольные вопросы . . . . .	404
Список сокращений. . . . .	405
Список рекомендованной литературы . . . . .	407

## **Глава 13. Физиология крови . . . . . 409**

13.1. Понятие о внутренней среде организма и гомеостазе . . . . .	409
13.2. Понятие о системе крови. . . . .	416
13.2.1. Общая характеристика крови. . . . .	416
13.2.2. Состав крови . . . . .	417
13.2.3. Плазма крови. . . . .	418
13.2.3.1. Электролиты и продукты обмена углеводов и липидов. . . . .	420
13.2.3.2. Белки плазмы крови . . . . .	422
13.2.3.3. Буферные системы . . . . .	425
13.2.4. Форменные элементы крови . . . . .	426
13.2.4.1. Эритроциты (физиология, гемолиз, регуляция эритропоэза). Гемоглобин, его состав и значение . . . . .	426
13.2.4.2. Лейкоциты (физиология, регуляция лейкопоэза) . . . . .	435
13.2.4.3. Тромбоциты (морфология, свойства, функции) . . . . .	441
13.2.5. Физико-химические свойства крови . . . . .	444
13.2.6. Основные физиологические функции крови. . . . .	446
13.2.6.1. Транспортная функция . . . . .	446

13.2.6.2. Гомеостатическая функция . . . . .	446
13.2.6.3. Защитная функция . . . . .	447
13.3. Система гемостаза и ее физиологические механизмы . . . . .	460
13.3.1. Сосудистая система. Роль эндотелия и субэндотелия в гемостазе. . . . .	462
13.3.2. Тромбоцитарно-сосудистый (первичный) гемостаз . . . . .	464
13.3.3. Вторичный гемостаз . . . . .	473
13.3.3.1. Факторы свертывания крови . . . . .	475
13.3.3.2. Механизм свертывания крови . . . . .	477
13.3.4. Механизмы регуляции гемостаза . . . . .	483
Контрольные вопросы . . . . .	495
Список сокращений . . . . .	495
Список рекомендованной литературы . . . . .	496
<b>Глава 14. Физиология дыхания . . . . .</b>	<b>497</b>
14.1. Общие представления. . . . .	498
14.1.1. Альвеолярно-капиллярный барьер. . . . .	498
14.1.2. Дыхательные пути и вентиляция. . . . .	500
14.1.3. Защитные механизмы дыхательной системы. . . . .	502
14.2. Физика газа . . . . .	503
14.2.1. Давление, объем и температура газа . . . . .	504
14.2.2. Водяной пар . . . . .	504
14.2.3. Давление и парциальное давление . . . . .	505
14.2.4. Объемы . . . . .	506
14.2.5. Газы в жидкостях . . . . .	507
14.2.6. Масса газа (количество газа) . . . . .	508
14.2.7. Атмосферный воздух. . . . .	508
14.3. Статические легочные объемы . . . . .	509
14.3.1. Спирометрия. . . . .	510
14.3.2. Измерение общей емкости легких и ее структуры . . . . .	510
14.3.3. Должные значения . . . . .	513
14.4. Механика дыхания . . . . .	514
14.4.1. Дыхательные мышцы . . . . .	515
14.4.1.1. Анатомия и физиология дыхательных мышц . . . . .	515
14.4.1.2. Измерение силы дыхательных мышц . . . . .	517
14.4.2. Эластичность и растяжимость дыхательной системы . . . . .	517
14.4.2.1. Плевральная полость (щель) . . . . .	517
14.4.2.2. Изменение давлений во время дыхания. . . . .	519
14.4.2.3. Эластичность и растяжимость легких. . . . .	520
14.4.2.4. Эластические свойства грудной клетки и дыхательной системы. . . . .	524
14.4.3. Сопротивление дыхательных путей. . . . .	525
14.4.3.1. Типы потока воздуха в трубке . . . . .	525
14.4.3.2. Сопротивление потоку воздуха в дыхательном тракте . . . . .	528
14.4.3.3. Факторы, определяющие сопротивление дыхательных путей . . . . .	530
14.4.4. Форсированный выдох . . . . .	531
14.4.5. Максимальная произвольная вентиляция легких . . . . .	533
14.4.6. Работа дыхания . . . . .	534
14.5. Вентиляция и газообмен в легких . . . . .	535
14.5.1. Легочная вентиляция . . . . .	535
14.5.2. Отношение респираторного обмена . . . . .	536
14.5.3. Мертвое пространство и альвеолярная вентиляция . . . . .	537
14.5.3.1. Мертвое пространство . . . . .	537
14.5.3.2. Общая и альвеолярная вентиляция . . . . .	537



14.5.3.3. Отношение между альвеолярной вентиляцией, альвеолярным парциальным давлением $O_2$ и альвеолярным парциальным давлением $CO_2$ . . . . .	538
14.5.3.4. Расчет объема мертвого пространства. . . . .	539
14.5.4. Уравнение альвеолярного воздуха . . . . .	541
14.5.5. Гипо- и гипервентиляция. . . . .	541
14.6. Кровоснабжение легких . . . . .	542
14.6.1. Факторы, влияющие на просвет сосудов . . . . .	542
14.6.1.1. Экстраальвеолярные сосуды . . . . .	543
14.6.1.2. Альвеолярные сосуды. . . . .	543
14.6.1.3. Угловые сосуды . . . . .	544
14.6.2. Сосудистое сопротивление в системе легочной артерии . . . . .	544
14.6.2.1. Механизмы регуляции сосудистого сопротивления в легких . . . . .	544
14.6.2.2. Влияние гипоксии на сосудистое сопротивление в легких. . . . .	545
14.6.2.3. Нервная регуляция сосудистого сопротивления в легких . . . . .	546
14.6.3. Региональные различия легочного кровотока. . . . .	546
14.7. Транспорт газов кровью . . . . .	548
14.7.1. Транспорт кислорода . . . . .	548
14.7.1.1. Транспорт кислорода кровью от альвеол до капилляров тканей . . . . .	548
14.7.1.2. Растворенный $O_2$ . . . . .	550
14.7.1.3. Кислород, связанный с гемоглобином . . . . .	550
14.7.1.4. Кислородная емкость крови и насыщение гемоглобина кислородом . . . . .	551
14.7.1.5. Сатурационная кривая $O_2$ . . . . .	552
14.7.1.6. Факторы, влияющие на связывание гемоглобином кислорода. . . . .	553
14.7.1.7. Неактивные формы гемоглобина. . . . .	554
14.7.1.8. Диффузия кислорода из капилляров большого круга кровообращения в клетки и их митохондрии. . . . .	555
14.7.2. Транспорт углекислого газа . . . . .	557
14.7.2.1. $CO_2$ находится в крови в трех формах. . . . .	557
14.7.2.2. Сатурационная кривая $CO_2$ . . . . .	557
14.7.2.3. Процессы обмена $CO_2$ в большом и малом кругах кровообращения . . . . .	559
14.7.2.4. Кривая связывания $CO_2$ проходит более вертикально, чем кривая связывания $O_2$ . . . . .	560
14.8. Диффузия газов через альвеолярно-капиллярную мембрану . . . . .	561
14.8.1. Диффузия газов через альвеолярно-капиллярную мембрану . . . . .	561
14.8.2. Распределение парциального давления в легочных капиллярах . . . . .	564
14.9. Распределение вентиляции и перфузии. . . . .	565
14.9.1. Неравномерное распределение вентиляции и перфузии в легких . . . . .	565
14.9.2. Влияние региональной неравномерности $\dot{V}_E/Q$ на общий легочный газообмен . . . . .	566
14.9.3. Механизмы регуляции неравномерности $\dot{V}_E/Q$ . . . . .	567
14.9.4. Гиповентирированные области и венозное примешивание. Гипервентирированные области и альвеолярное мертвое пространство . . . . .	568
14.9.5. Оценка выраженности неравномерности $\dot{V}_E/Q$ . . . . .	571
14.10. Параметры, характеризующие газы крови: нормальные значения и нарушения . . . . .	573
14.10.1. Как различить причины артериальной гипоксемии? . . . . .	573
14.10.2. Гиповентиляция. . . . .	574
14.11. Контроль дыхания . . . . .	575
14.11.1. Компоненты контроля дыхания . . . . .	576
14.11.1.1. Респираторные сенсоры . . . . .	576
14.11.1.1.1. Периферические артериальные хеморецепторы . . . . .	576
14.11.1.1.2. Центральные хеморецепторы. . . . .	578
14.11.1.1.3. Внутрелегочные рецепторы . . . . .	579

14.11.1.4. Механорецепторы грудной клетки и мышц . . . . .	580
14.11.1.2. Центральный контролирующий механизм (центральный ритмогенез). . .	581
14.11.1.3. Эффекторная система . . . . .	582
14.11.2. Интегрированные ответы контроля дыхания . . . . .	583
14.11.2.1. Реакция на изменение $\text{CO}_2$ . . . . .	583
14.11.2.2. Реакция на изменение $\text{O}_2$ . . . . .	584
14.11.2.3. Реакция на изменение pH. . . . .	585
14.12. Дыхание в необычных условиях . . . . .	585
14.12.1. Дыхание при подъеме на высоту . . . . .	585
Контрольные вопросы . . . . .	588
Список сокращений. . . . .	589
Список рекомендованной литературы . . . . .	592

## Глава 15. Физиология почек . . . . . 593

15.1. Общие представления о строении и функциях почек . . . . .	594
15.1.1. Функции почек и основы процессов мочеобразования . . . . .	594
15.1.2. Краткое описание строения почки . . . . .	597
15.1.3. Образование мочи . . . . .	603
15.2. Клиренс вещества . . . . .	605
15.3. Кровообращение в почках. . . . .	611
15.3.1. Сосудистая сеть . . . . .	611
15.3.2. Кровоснабжение мозгового вещества почки. . . . .	612
15.3.3. Кровоснабжение коркового вещества почек . . . . .	613
15.3.4. Измерение почечного плазмотока с помощью парааминогиппуровой кислоты . . .	614
15.3.5. Падение давления крови по ходу почечных сосудов . . . . .	615
15.3.6. Ауторегуляция почечного кровотока, клубочковой фильтрации и баланса солей . .	615
15.4. Ультрафильтрация. Образование первичной мочи . . . . .	619
15.4.1. Факторы, определяющие скорость гломерулярной фильтрации . . . . .	619
15.4.2. Гломерулярный фильтр. Роль эндотелия капилляров, базальной мембраны и отростков подоцитов . . . . .	621
15.4.3. Гидростатическое давление как ключевой фактор фильтрации . . . . .	622
15.4.4. Гломерулярный фильтр как барьер для макромолекул и эритроцитов . . . . .	625
15.5. Общие представления о реабсорбции $\text{Na}^+$ в различных частях нефрона . . . . .	627
15.5.1. Представления о проксимальном канальце . . . . .	627
15.5.2. Особенности и механизмы вторично-активного транспорта первой стадии проксимальной реабсорбции . . . . .	629
15.5.3. Особенности и механизмы второй стадии проксимальной реабсорбции . . . . .	634
15.5.4. Движущие силы пассивной реабсорбции . . . . .	636
15.5.5. Последний барьер реабсорбции — стенка капилляра . . . . .	636
15.5.6. Реабсорбция в петле Генле. . . . .	637
15.5.7. Дистальный сегмент нефрона и его роль в регуляции баланса $\text{Na}^+$ . . . . .	641
15.6. Осмотическое концентрирование мочи и диурез . . . . .	646
15.6.1. Поворотно-противоточная система. . . . .	648
15.6.2. Механизм осмотического концентрирования мочи в толстом восходящем отделе петли Генле . . . . .	649
15.6.3. Рециркуляция мочевины и ее роль в осмотическом концентрировании мочи . . .	650
15.6.4. Концентрирование мочи в собирательной трубке . . . . .	653
15.6.5. Диурез . . . . .	653
15.6.6. Адаптация процесса выделения калия. . . . .	658
15.7. Транспорт органических веществ в канальцах . . . . .	661
15.7.1. Максимальный транспорт в канальцах и специфичность переносчиков: глюкоза и аминокислоты. . . . .	661

15.7.2. Реабсорбция пептидов . . . . .	667
15.7.3. Белок в моче . . . . .	667
15.7.4. Секреция органических кислот и оснований в проксимальном канальце нефрона . . .669	
15.7.5. Почка основной орган выделения мочевой кислоты . . . . .	673
15.8. Выведение фосфата, $\text{Ca}^{2+}$ и $\text{Mg}^{2+}$ . . . . .	676
15.8.1. Реабсорбция фосфата в проксимальном канальце . . . . .	676
15.8.2. Пассивная реабсорбция $\text{Ca}^{2+}$ и $\text{Mg}^{2+}$ по зоне межклеточных соединений и трансцеллюлярный транспорт . . . . .	678
15.8.3. Регуляция реабсорбции $\text{Ca}^{2+}$ и $\text{Mg}^{2+}$ . . . . .	680
15.9. Роль почек в поддержании кислотно-щелочного равновесия . . . . .	680
15.9.1. Секреция ионов $\text{H}^+$ в проксимальных и дистальных отделах нефрона . . . . .	682
15.9.2. Зависимость реабсорбции $\text{HCO}_3^-$ от секреции $\text{H}^+$ . . . . .	684
15.9.3. Фосфатный буфер мочи: титруемые кислоты. . . . .	687
15.9.4. Пути обмена аммиака . . . . .	687
15.10. Биологически активные вещества почек . . . . .	691
15.10.1. Ренин . . . . .	692
15.10.2. Кальцитриол . . . . .	694
15.10.3. Эритропоэтин . . . . .	694
15.10.4. Простагландины . . . . .	695
15.10.5. Дофамин . . . . .	696
15.10.6. Эндотелин . . . . .	696
15.10.7. Адреномедуллин . . . . .	696
15.10.8. Калликреин . . . . .	697
15.10.9. Уродилатин . . . . .	697
15.11. Обмен веществ в почках . . . . .	697
Контрольные вопросы . . . . .	700
Список сокращений. . . . .	700
Список рекомендованной литературы . . . . .	702

## **Глава 16. Кислотно-щелочное равновесие . . . . . 703**

16.1. Общие сведения. . . . .	704
16.1.1. Основы химии: кислоты, основания и pH . . . . .	704
16.1.2. Биологическое значение постоянства pH. . . . .	704
16.1.3. Нормальные значения и отклонения pH. . . . .	705
16.1.4. Общие принципы поддержания постоянства pH . . . . .	705
16.2. Буферные системы . . . . .	706
16.2.1. Принцип работы буферных систем . . . . .	706
16.2.2. Количественное описание буферных систем. . . . .	707
16.2.2.1. Вывод уравнения Гендерсона–Гассельбальха . . . . .	708
16.2.3. Кровь как открытая буферная система. . . . .	708
16.2.4. Буферные системы крови . . . . .	709
16.2.4.1. Бикарбонатный буфер. . . . .	710
16.2.4.2. Фосфатный буфер. . . . .	710
16.2.4.3. Белковый буфер. . . . .	711
16.2.4.4. Гемоглобиновый буфер . . . . .	711
16.2.4.5. Взаимодействие между буферными и выделительными системами . . . . .	711
16.3. Источники поступления кислых и щелочных веществ в кровь . . . . .	712
16.3.1. Метаболизм. . . . .	713
16.3.2. Желудочно-кишечный тракт. . . . .	713
16.4. Выделительные системы . . . . .	714
16.4.1. Легкие . . . . .	714
16.4.2. Почка . . . . .	714

16.5. Стратегии поддержания кислотно-щелочного равновесия в норме и при нарушениях . . . . .	716
16.5.1. Норма. . . . .	716
16.5.1.1. Пример 1. Покой. . . . .	716
16.5.1.2. Пример 2. Аэробная нагрузка (бег трусцой) . . . . .	716
16.5.2. Нарушения кислотно-щелочного равновесия . . . . .	716
16.6. Физиологические основы классификации и диагностики нарушений кислотно-щелочного равновесия . . . . .	717
16.6.1. Классификация по происхождению. . . . .	717
16.6.2. Классификация по степени тяжести. . . . .	717
16.6.3. Показатели и диагностика нарушений кислотно-щелочного равновесия . . . . .	718
16.6.3.1. Показатели . . . . .	718
16.6.3.2. Диагностика. . . . .	719
16.6.3.3. Анионный интервал . . . . .	720
16.7. Другие факторы, влияющие на кислотно-щелочное равновесие . . . . .	722
Контрольные вопросы . . . . .	723
Список сокращений. . . . .	723
Список рекомендованной литературы . . . . .	724
<b>Глава 17. Физиология репродуктивной системы . . . . .</b>	<b>725</b>
17.1. Формирование пола . . . . .	726
17.1.1. Развитие репродуктивной системы в эмбриогенезе. . . . .	726
17.1.2. Развитие репродуктивной системы в постнатальном онтогенезе . . . . .	731
17.2. Мужская репродуктивная система . . . . .	733
17.2.1. Строение мужской репродуктивной системы . . . . .	733
17.2.2. Функционирование мужской репродуктивной системы . . . . .	735
17.2.3. Регуляция функций мужской репродуктивной системы . . . . .	738
17.3. Женская репродуктивная система. . . . .	740
17.3.1. Строение женской репродуктивной системы . . . . .	740
17.3.2. Овариально-менструальный цикл. . . . .	741
17.3.3. Регуляция функций женской репродуктивной системы . . . . .	745
17.4. Оплодотворение . . . . .	747
17.4.1. Сексуальные реакции человека . . . . .	747
17.4.2. Оплодотворение и имплантация. . . . .	749
17.5. Беременность . . . . .	752
17.5.1. Плацента. . . . .	753
17.5.2. Эндокринная регуляция беременности . . . . .	755
17.5.3. Развитие плода . . . . .	757
17.5.4. Адаптация материнского организма к беременности . . . . .	758
17.6. Роды . . . . .	760
17.7. Лактация. . . . .	763
17.7.1. Строение молочных желез. . . . .	763
17.7.2. Состав грудного молока . . . . .	764
17.7.3. Регуляция лактации . . . . .	765
Контрольные вопросы . . . . .	767
Список сокращений. . . . .	767
Список рекомендованной литературы . . . . .	767