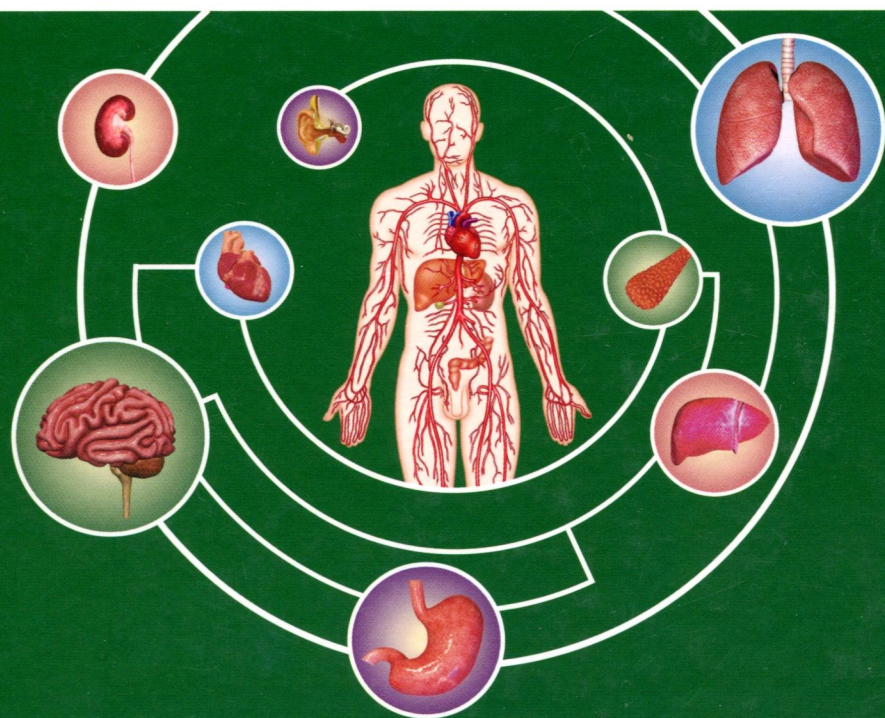


# ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА С ОСНОВАМИ ПАТОФИЗИОЛОГИИ



редакторы  
Р. Ф. ШМИДТ  
Ф. ЛАНГ  
М. ХЕКМАНН

1



# ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА с основами патофизиологии

Редакторы Р. Ф. ШМИДТ, Ф. ЛАНГ, М. ХЕКМАНН

В двух томах

1

Перевод с немецкого

под редакцией

доктора биол. наук М. А. Каменской

доктора биол. наук В. М. Ковальзона

доктора биол. наук И. В. Филипповича

канд. биол. наук В. Н. Егоровой

канд. биол. наук Т. В. Липиной

Т. С. Филатовой и Е. К. Селивановой



Москва  
Лаборатория знаний

УДК 612  
ББК 28.707.3+52.5  
Ф50

Переводчики:

К. Л. Тарасов, А. Ю. Головина, Д. И. Земледельцев

Редакторы перевода:

М. А. Каменская, В. М. Ковальзон, И. В. Филиппович, Т. В. Липина,  
В. Н. Егорова, Т. С. Филатова, Е. К. Селиванова

**Физиология человека** с основами патофизиологии : в 2 т.  
Ф50 Т. 1 / под ред. Р. Ф. Шмидта, Ф. Ланга, М. Хекманна ; пер. с нем.  
под ред. М. А. Каменской и др. — М. : Лаборатория знаний,  
2019. — 537 с. : ил.

ISBN 978-5-906828-31-6 (Т. 1)

ISBN 978-5-906828-30-9

Почему возникает жажда? Почему мы должны спать? Почему без дыхания мы не проживем и пяти минут? В этой, ставшей для многих настольной, книге вы узнаете, как «работает» человеческий организм. В ней раскрывается множество тем, в частности физиология клеточного дыхания, работы головного мозга, сердца и почек. Студенты найдут здесь все, что необходимо для учебы. Авторы, эксперты с общемировой известностью, знают и умеют объяснять свой предмет, как никто другой. В специальных информационных блоках кратко представлены ключевые понятия, более 1100 иллюстраций помогают закреплять знания визуально, а обсуждение свыше 200 клинических примеров окажет неоценимую поддержку будущим врачам в их повседневной клинической практике. Новое издание послужит идеальным руководством для обучения и повторения материала перед экзаменом.

Для студентов медицинских, биологических вузов, врачей различных специальностей.

УДК 612

ББК 28.707.3+52.5

Приведенные в книге показания к применению, противопоказания и дозировки препаратов настоятельно рекомендуется сверять с информацией их производителей и соотносить с клиническими процедурами. Авторы, редакторы и издатель не несут никакой юридической ответственности за любые содержащиеся в тексте и иллюстрациях ошибки или упущения.

*Редакция искренне благодарит всех,  
кто принимал участие в процессе подготовки нового русского издания книги*

---

Учебное издание

**ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА  
с основами патофизиологии**

В двух томах

Том 1

Ведущий редактор канд. биол. наук *В. В. Гейдебрехт*

Художественный редактор *В. А. Прокудин*

Технический редактор *Т. Ю. Федорова*. Корректор *И. Н. Панкова*

Компьютерная верстка: *В. И. Савельев*

Подписано в печать 20.05.18. Формат 60×90/8.

Усл. печ. л. 68,00. Заказ № ВЗК-03739-18.

Издательство «Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272

e-mail: info@pilotLZ.ru, http://www.pilotLZ.ru

Отпечатано в АО «Первая Образцовая типография», филиал «Дом печати — ВЯТКА»  
в полном соответствии с качеством предоставленных материалов.  
610033, г. Киров, ул. Московская, 122.

---

Translation from the German language edition:  
Physiologie des Menschen edited by Robert F. Schmidt,  
Florian Lang, Manfred Heckmann

Copyright © Springer Medizin Verlag Heidelberg 1936, 1938, 1948,  
1955, 1956, 1960, 1964, 1966, 1971, 1973, 1976, 1977,  
1980, 1983, 1985, 1987, 1990, 1993, 1995, 1997, 2000,  
2005, 2007, 2011

Springer is a part of Springer Science + Business Media  
All Rights Reserved

© Лаборатория знаний, 2019

ISBN 978-5-906828-31-6 (Т. 1)

ISBN 978-5-906828-30-9

# ОГЛАВЛЕНИЕ

---

Предисловие к тридцать первому изданию . . . . .	5	<b>Глава 4. Основы клеточной возбудимости . . . . .</b>	<b>71</b>
Редакторы-составители . . . . .	7	<i>Бернд Факлер, Петер Йонас</i>	
Список авторов . . . . .	13	Введение . . . . .	71
<b>I. Общая физиология клетки</b>		4.1. Принципы функционирования ионных каналов . . . . .	71
<b>Глава 1. Основы физиологии клетки . . . . .</b>	<b>20</b>	4.2. Структура потенциалуправляемых катионных каналов . . . . .	75
<i>Ханс Оберляйтнер</i>		4.3. Воротные механизмы катионных каналов . . . . .	79
Введение . . . . .	20	4.4. Анионные каналы . . . . .	83
1.1. Состав клетки . . . . .	20	4.5. Лигандактивируемые ионные каналы . . . . .	85
1.2. Цитоскелет и клеточная динамика . . . . .	27	4.6. Мембранный потенциал покоя и потенциалы действия . . . . .	87
1.3. Функциональные системы клетки . . . . .	31	4.7. Распространение электрических сигналов в мембране нейронов . . . . .	93
1.4. Воспроизведение и рост клеток . . . . .	35	4.8. Ритмическая активность и кодирование информации в нервной системе . . . . .	97
1.5. Регуляция объема клетки . . . . .	39	Литература . . . . .	99
Литература . . . . .	42	<b>Глава 5. Синаптическая передача . . . . .</b>	<b>100</b>
<b>Глава 2. Передача сигнала . . . . .</b>	<b>43</b>	<i>Манфред Хекманн, Йозеф Дудель</i>	
<i>Эрих Гульбинс, Флориан Ланг</i>		Введение . . . . .	100
Введение . . . . .	43	5.1. Химическая синаптическая передача. Возбуждение и торможение . . . . .	100
2.1. Регуляция активности эффекторных молекул . . . . .	43	5.2. Синаптические медиаторы . . . . .	104
2.2. Рецепторы и гетеротримерные G-белки . . . . .	44	5.3. Взаимодействие синапсов . . . . .	107
2.3. Циклические нуклеотиды в роли вторичных мессенджеров . . . . .	46	5.4. Механизм высвобождения медиатора, синаптическое облегчение . . . . .	111
2.4. Сигналы, опосредуемые кальцием . . . . .	48	5.5. Синаптические рецепторы . . . . .	115
2.5. Регуляция пролиферации и гибели клетки . . . . .	50	5.6. Синаптическая пластичность . . . . .	119
2.6. Эйкозаноиды . . . . .	53	5.7. Электрическая синаптическая передача . . . . .	122
Литература . . . . .	55	Литература . . . . .	124
<b>Глава 3. Транспорт веществ через мембраны и эпителиальные ткани . . . . .</b>	<b>56</b>	<b>Глава 6. Механизмы мышечного сокращения . . . . .</b>	<b>126</b>
<i>Михаэль Фромм</i>		<i>Вольфганг Линке, Габриэлла Пфитцнер</i>	
Введение . . . . .	56	Введение . . . . .	126
3.1. Трансмембранные транспортные белки . . . . .	56	6.1. Типы мышц и клеточное строение мышечных волокон . . . . .	126
3.2. Взаимодействие транспортной и барьерной функций эпителиев . . . . .	58	6.2. Молекулярные механизмы сокращения поперечно-полосатых мышц . . . . .	130
3.3. Активный и пассивный транспорт . . . . .	62	6.3. Активация сокращения поперечно-полосатой мышцы . . . . .	133
3.4. Расположение транспортеров в эпителиальных клетках . . . . .	66	6.4. Нейрорегуляция мышечной силы . . . . .	136
Литература . . . . .	70	6.5. Механика сокращения скелетной мышцы . . . . .	139
		6.6. Энергетика сокращения скелетной мышцы . . . . .	144

6.7. Строение, функции и сокращение гладкой мускулатуры . . . . .	146
6.8. Регуляция сокращений гладкой мускулатуры. . . . .	149
Литература . . . . .	155

## II. Интегративные функции нервной системы

### Глава 7. Двигательные системы. . . . . 158

*Франк Леманн-Хорн*

Введение . . . . .	158
7.1. Спинальные рефлексы. . . . .	158
7.2. Механизмы спинального постсинаптического торможения . . . . .	169
7.3. Проприоспинальный аппарат спинного мозга . . . . .	172
7.4. Рефлекторный контроль положения тела в пространстве . . . . .	174
7.5. Оптимизация поддержания позы и целенаправленных движений мозжечком . . . . .	176
7.6. Оптимизация целенаправленных движений базальными ганглиями. . . . .	183
7.7. Функциональная организация моторных областей коры. . . . .	187
7.8. Готовность и начало действий. . . . .	193
7.9. Контроль торможения и возбуждения: обзор . . . . .	196
Литература . . . . .	199

### Глава 8. Общая физиология коры больших полушарий . . . . . 200

*Нильс Бирбаумер, Роберт Ф. Шмидт*

Введение . . . . .	200
8.1. Строение коры больших полушарий. . . . .	200
8.2. Анализ электрической и магнитной активности головного мозга . . . . .	206
8.3. Анализ деятельности головного мозга при помощи связанных с событиями потенциалов. . . . .	211
8.4. Способы визуализации функциональной активности головного мозга . . . . .	213
Литература . . . . .	218

### Глава 9. Ритм сна–бодрствования и внимание . . . . . 219

*Нильс Бирбаумер, Роберт Ф. Шмидт*

Введение . . . . .	219
9.1. Циркадианная периодичность как основа ритма сна и бодрствования . . . . .	219
9.2. Цикл сна–бодрствования у человека . . . . .	223
9.3. Физиологические функции стадий сна . . . . .	228
9.4. Нейробиология внимания . . . . .	230
9.5. Подкорковые системы активации . . . . .	235
Литература . . . . .	240

### Глава 10. Обучение и память. . . . . 241

*Нильс Бирбаумер, Роберт Ф. Шмидт*

Введение . . . . .	241
10.1. Формы обучения и памяти . . . . .	242
10.2. Пластичность мозга и обучение . . . . .	246
10.3. Клеточные и молекулярные механизмы обучения и памяти . . . . .	250
10.4. Нейропсихология обучения и памяти . . . . .	254
Литература . . . . .	259

### Глава 11. Мотивация и эмоции . . . . . 260

*Вильфрид Йениг, Нильс Бирбаумер*

Введение . . . . .	260
11.1. Эмоции как физиологические реакции приспособления . . . . .	260
11.2. Центральные представления эмоций. . . . .	263
11.3. Радость и зависимость . . . . .	268
11.4. Половое поведение. . . . .	273
11.5. Голод . . . . .	275
Литература . . . . .	279

### Глава 12. Когнитивные функции и мышление . . . . . 281

*Нильс Бирбаумер, Роберт Ф. Шмидт*

Введение . . . . .	281
12.1. Церебральная асимметрия . . . . .	281
12.2. Нейронные основы коммуникации и языка . . . . .	284
12.3. Ассоциативные области неокортекса: высшие психические функции и социальное поведение . . . . .	287
Литература . . . . .	292

## III. Физиология чувств

### Глава 13. Общая физиология чувств . . . . . 294

*Германн О. Хандверкер, Мартин Шмельц*

Введение . . . . .	294
13.1. Физиология органов чувств и психология восприятия . . . . .	294
13.2. Модальности чувств и отбор органов чувств для адекватных форм раздражения . . . . .	297
13.3. Передача информации в рецепторы и афферентные нейроны. . . . .	299
13.4. Молекулярные механизмы трансдукции. . . . .	302
13.5. Переработка информации в нейронной сети. . . . .	304
13.6. Сенсорные пороги . . . . .	308
13.7. Психофизические отношения . . . . .	311
13.8. Интегративная сенсорная физиология . . . . .	314
Литература . . . . .	316

<b>Глава 14. Соматосенсорная система</b> . . . . .	<b>317</b>	17.2. Чувство равновесия через измерение ускорения . . . . .	389
<i>Рольф-Детлеф Треде</i>		17.3. Центральная вестибулярная система . . . . .	392
Введение . . . . .	317	Литература . . . . .	396
14.1. Субмодальности и соматосенсорные проводящие пути . . . . .	318	<b>Глава 18. Зрение и движения глаз</b> . . . . .	<b>397</b>
14.2. Функциональные свойства соматосенсорных нейронов . . . . .	320	<i>Ульф Эйзель</i>	
14.3. Механорецепция . . . . .	328	Введение . . . . .	397
14.4. Проприоцепция . . . . .	332	18.1. Свет . . . . .	397
14.5. Терморецепция . . . . .	335	18.2. Глаз и диоптрический аппарат . . . . .	399
14.6. Ноцицепция . . . . .	338	18.3. Рефлекторная регуляция остроты зрения и ширины зрачка . . . . .	403
14.7. Висцерорецепция . . . . .	339	18.4. Движения глаза . . . . .	406
14.8. Функциональная оценка соматосенсорной системы в клинике . . . . .	341	18.5. Сетчатка: строение, прием сигнала и его обработка . . . . .	411
14.9. Развитие и пластичность в зрелом возрасте . . . . .	343	18.6. Психофизика восприятия светотени . . . . .	418
Литература . . . . .	344	18.7. Обработка сигналов в зрительной системе мозга . . . . .	420
<b>Глава 15. Ноцицепция и боль</b> . . . . .	<b>346</b>	18.8. Клинически-диагностическое применение элементарной физиологии зрения . . . . .	426
<i>Ханс-Георг Шайбле</i>		18.9. Восприятие глубины пространства . . . . .	429
Введение . . . . .	346	18.10. Восприятие цвета . . . . .	430
15.1. Субъективное ощущение боли и ноцицептивная система . . . . .	346	18.11. Нейрофизиологические основы когнитивных зрительных функций . . . . .	435
15.2. Периферическая ноцицептивная система . . . . .	349	Литература . . . . .	441
15.3. Спинальная ноцицептивная система . . . . .	352	<b>Глава 19. Вкус и обоняние.</b> . . . . .	<b>442</b>
15.4. Таламокортикальная ноцицептивная система и эндогенные системы контроля боли . . . . .	355	<i>Ханс Хатт</i>	
15.5. Клинически значимые виды боли . . . . .	357	Введение . . . . .	442
15.6. Основы терапии боли . . . . .	361	19.1. Строение органов вкуса и их связь с центральными структурами . . . . .	442
Литература . . . . .	363	19.2. Вкусовые качества и обработка сигнала . . . . .	444
<b>Глава 16. Коммуникация человека: слух и речь</b> . . . . .	<b>364</b>	19.3. Свойства вкусового ощущения . . . . .	448
<i>Ханс-Петер Ценнер</i>		19.4. Строение обонятельной системы и ее центральные органы . . . . .	449
Введение . . . . .	364	19.5. Распознавание запахов и его нейрофизиологические основы. . . . .	451
16.1. Ухо и звук . . . . .	364	19.6. Функционально важные качества обоняния . . . . .	455
16.2. Проведение звука во внутреннее ухо . . . . .	368	Литература . . . . .	457
16.3. Трансдукция звука во внутреннем ухе . . . . .	370	<b>IV. Регуляция вегетативных функций</b>	
16.4. Трансформация сигнала от чувствительной клетки к слуховому нерву. . . . .	375	<b>Глава 20. Вегетативная нервная система</b> . . . . .	<b>460</b>
16.5. Частотная избирательность: основа понимания речи . . . . .	376	<i>Вильфрид Йениг</i>	
16.6. Передача и обработка информации в ЦНС . . . . .	378	Введение . . . . .	460
16.7. Голос и речь . . . . .	383	20.1. Периферическая вегетативная нервная система: симпатический и парасимпатический отделы . . . . .	460
Литература . . . . .	386	20.2. Медиаторы и их рецепторы в симпатическом и парасимпатическом отделах . . . . .	465
<b>Глава 17. Чувство равновесия и восприятие движения и положения человека</b> . . . . .	<b>387</b>		
<i>Ханс-Петер Ценнер</i>			
Введение . . . . .	387		
17.1. Органы равновесия во внутреннем ухе . . . . .	387		

20.3. Передача сигнала в периферической симпатической и парасимпатической нервной системе . . . . .	468	21.2. Гипоталамус и гипофиз . . . . .	502
20.4. Энтеральная нервная система . . . . .	473	21.3. Гормоны щитовидной железы . . . . .	507
20.5. Организация вегетативной нервной системы в спинном мозге . . . . .	475	21.4. Гормоны поджелудочной железы . . . . .	510
20.6. Организация вегетативной нервной системы в нижнем стволе мозга . . . . .	479	21.5. Гормоны коры надпочечников . . . . .	515
20.7. Мочеиспускание и дефекация . . . . .	481	Литература . . . . .	523
20.8. Генитальные рефлексы . . . . .	485	<b>Глава 22. Размножение . . . . .</b>	<b>524</b>
20.9. Гипоталамус . . . . .	489	<i>Фридерика Верни, Штефан Шлатт</i>	
Литература . . . . .	495	Введение . . . . .	524
<b>Глава 21. Гормоны . . . . .</b>	<b>496</b>	22.1. Развитие зародыша и стволовые клетки . . . . .	524
<i>Флориан Ланг</i>		22.2. Эндокринная регуляция репродуктивных органов: гипоталамо-гипофизарно-гонадная ось . . . . .	526
Введение . . . . .	496	22.3. Репродуктивные функции мужчины . . . . .	529
21.1. Общие аспекты эндокринной регуляции . . . . .	496	22.4. Репродуктивные функции женщины . . . . .	531
		22.5. Репродуктивные функции в жизненном цикле . . . . .	536
		Литература . . . . .	537