

# ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА с основами патофизиологии

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

В двух томах

1

2-е издание, исправленное (электронное)

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  
2021

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. — 2-е изд., испр., электрон. —  
М. : Лаборатория знаний, 2021. — 540 с. — Систем. требования:  
Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. — Текст :  
электронный.

ISBN 978-5-00101-941-1 (Т. 1)

ISBN 978-5-00101-940-4

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, работа 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

**Деривативное издание на основе печатного аналога:** Физиология человека с основами патофизиологии : в 2 т. Т. 1 / под ред. Р. Ф. Шмидта, Ф. Ланга, М. Хекманна ; пер. с нем. под ред. М. А. Каменской и др. — 2-е изд., испр. — М. : Лаборатория знаний, 2021. — 537 с. : ил. — ISBN 978-5-00101-302-0 (Т. 1); ISBN 978-5-00101-301-3.

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*

**В соответствии со ст. 1299 и 1301 ГК РФ при устранении ограничений, установленных техническими средствами защиты авторских прав, правообладатель вправе требовать от нарушителя возмещения убытков или выплаты компенсации**

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 978-5-00101-941-1 (Т. 1)

ISBN 978-5-00101-940-4

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к тридцать первому изданию . . . . .	5
Составители . . . . .	7
Список авторов . . . . .	13

## I. Общая физиология клетки

Глава 1. Основы физиологии клетки . . . . .	20
<i>Ханс Оберляйтнер</i>	

Введение . . . . .	20
1.1. Состав клетки . . . . .	20
1.2. Цитоскелет и клеточная динамика . . . . .	27
1.3. Функциональные системы клетки . . . . .	31
1.4. Воспроизведение и рост клеток . . . . .	35
1.5. Регуляция объема клетки . . . . .	39
Литература . . . . .	42

Глава 2. Передача сигнала . . . . .	43
<i>Эрих Гульбинс, Флориан Ланг</i>	

Введение . . . . .	43
2.1. Регуляция активности эффекторных молекул . . . . .	43
2.2. Рецепторы и гетеротримерные G-белки . . . . .	44
2.3. Циклические нуклеотиды в роли вторичных мессенджеров . . . . .	46
2.4. Сигналы, опосредуемые кальцием . . . . .	48
2.5. Регуляция пролиферации и гибели клетки . . . . .	50
2.6. Эйкозаноиды . . . . .	53
Литература . . . . .	55

Глава 3. Транспорт веществ через мембраны и эпителиальные ткани . . . . .	56
<i>Михаэль Фромм</i>	

Введение . . . . .	56
3.1. Трансмембранные транспортные белки . . . . .	56
3.2. Взаимодействие транспортной и барьерной функций эпителиев . . . . .	58
3.3. Активный и пассивный транспорт . . . . .	62
3.4. Расположение транспортеров в эпителиальных клетках . . . . .	66
Литература . . . . .	70

Глава 4. Основы клеточной возбудимости . . . . .	71
<i>Бернд Факлер, Петер Йонас</i>	

Введение . . . . .	71
4.1. Принципы функционирования ионных каналов . . . . .	71
4.2. Структура потенциалуправляемых катионных каналов . . . . .	75
4.3. Воротные механизмы катионных каналов . . . . .	79
4.4. Анионные каналы . . . . .	83
4.5. Лигандактивируемые ионные каналы . . . . .	85
4.6. Мембранный потенциал покоя и потенциалы действия . . . . .	87
4.7. Распространение электрических сигналов в мембране нейронов . . . . .	93
4.8. Ритмическая активность и кодирование информации в нервной системе . . . . .	97
Литература . . . . .	99

Глава 5. Синаптическая передача . . . . .	100
<i>Манфред Хекманн, Йозеф Дудель</i>	

Введение . . . . .	100
5.1. Химическая синаптическая передача. Возбуждение и торможение . . . . .	100
5.2. Синаптические медиаторы . . . . .	104
5.3. Взаимодействие синапсов . . . . .	107
5.4. Механизм высвобождения медиатора, синаптическое облегчение . . . . .	111
5.5. Синаптические рецепторы . . . . .	115
5.6. Синаптическая пластичность . . . . .	119
5.7. Электрическая синаптическая передача . . . . .	122
Литература . . . . .	124

Глава 6. Механизмы мышечного сокращения . . . . .	126
<i>Вольфганг Линке, Габриэлла Пфитцер</i>	

Введение . . . . .	126
6.1. Типы мышц и клеточное строение мышечных волокон . . . . .	126
6.2. Молекулярные механизмы сокращения поперечно-полосатых мышц . . . . .	130
6.3. Активация сокращения поперечно-полосатой мышцы . . . . .	133
6.4. Нейрорегуляция мышечной силы . . . . .	136
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 представительства 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

## Глава 14. Соматосенсорная система ..... 317

*Рольф-Детлеф Трееде*

Введение .....	317
14.1. Субмодальности и соматосенсорные проводящие пути .....	318
14.2. Функциональные свойства соматосенсорных нейронов .....	320
14.3. Механорецепция .....	328
14.4. Проприоцепция .....	332
14.5. Терморецепция .....	335
14.6. Ноцицепция .....	338
14.7. Висцерорецепция .....	339
14.8. Функциональная оценка соматосенсорной системы в клинике .....	341
14.9. Развитие и пластичность в зрелом возрасте .....	343
Литература .....	344

## Глава 15. Ноцицепция и боль ..... 346

*Ханс-Георг Шайбле*

Введение .....	346
15.1. Субъективное ощущение боли и ноцицептивная система .....	346
15.2. Периферическая ноцицептивная система .....	349
15.3. Спинальная ноцицептивная система .....	352
15.4. Таламокортикальная ноцицептивная система и эндогенные системы контроля боли .....	355
15.5. Клинически значимые виды боли .....	357
15.6. Основы терапии боли .....	361
Литература .....	363

## Глава 16. Коммуникация человека: слух и речь ... 364

*Ханс-Петер Ценнер*

Введение .....	364
16.1. Ухо и звук .....	364
16.2. Проведение звука во внутреннее ухо .....	368
16.3. Трансдукция звука во внутреннем ухе .....	370
16.4. Трансформация сигнала от чувствительной клетки к слуховому нерву .....	375
16.5. Частотная избирательность: основа понимания речи .....	376
16.6. Передача и обработка информации в ЦНС .....	378
16.7. Голос и речь .....	383
Литература .....	386

## Глава 17. Чувство равновесия и восприятие движения и положения человека ..... 387

*Ханс-Петер Ценнер*

Введение .....	387
17.1. Органы равновесия во внутреннем ухе .....	387

17.2. Чувство равновесия через измерение ускорения .....	389
17.3. Центральная вестибулярная система .....	392
Литература .....	396

## Глава 18. Зрение и движения глаз ..... 397

*Ульф Эйзель*

Введение .....	397
18.1. Свет .....	397
18.2. Глаз и диоптрический аппарат .....	399
18.3. Рефлекторная регуляция остроты зрения и ширины зрачка .....	403
18.4. Движения глаза .....	406
18.5. Сетчатка: строение, прием сигнала и его обработка .....	411
18.6. Психофизика восприятия светотени .....	418
18.7. Обработка сигналов в зрительной системе мозга .....	420
18.8. Клинически-диагностическое применение элементарной физиологии зрения .....	426
18.9. Восприятие глубины пространства .....	429
18.10. Восприятие цвета .....	430
18.11. Нейрофизиологические основы когнитивных зрительных функций .....	435
Литература .....	441

## Глава 19. Вкус и обоняние ..... 442

*Ханс Хатт*

Введение .....	442
19.1. Строение органов вкуса и их связь с центральными структурами .....	442
19.2. Вкусовые качества и обработка сигнала .....	444
19.3. Свойства вкусового ощущения .....	448
19.4. Строение обонятельной системы и ее центральные органы .....	449
19.5. Распознавание запахов и его нейрофизиологические основы .....	451
19.6. Функционально важные качества обоняния .....	455
Литература .....	457

## IV. Регуляция вегетативных функций

### Глава 20. Вегетативная нервная система ..... 460

*Вильфрид Йениг*

Введение .....	460
20.1. Периферическая вегетативная нервная система: симпатический и парасимпатический отделы .....	460
20.2. Медиаторы и их рецепторы в симпатическом и парасимпатическом отделах .....	465

20.3. Передача сигнала в периферической симпатической и парасимпатической нервной системе . . . . .	468
20.4. Энтеральная нервная система . . . . .	473
20.5. Организация вегетативной нервной системы в спинном мозге . . . . .	475
20.6. Организация вегетативной нервной системы в нижнем стволе мозга . . . . .	479
20.7. Мочеиспускание и дефекация . . . . .	481
20.8. Генитальные рефлексы . . . . .	485
20.9. Гипоталамус . . . . .	489
Литература . . . . .	495

**Глава 21. Гормоны . . . . . 496**  
*Флориан Ланг*

Введение . . . . .	496
21.1. Общие аспекты эндокринной регуляции. . . . .	496

21.2. Гипоталамус и гипофиз . . . . .	502
21.3. Гормоны щитовидной железы . . . . .	507
21.4. Гормоны поджелудочной железы . . . . .	510
21.5. Гормоны коры надпочечников . . . . .	515
Литература . . . . .	523

**Глава 22. Размножение . . . . . 524**  
*Фридерика Верни, Штефан Шлатт*

Введение . . . . .	524
22.1. Развитие зародыша и стволовые клетки . . . . .	524
22.2. Эндокринная регуляция репродуктивных органов: гипоталамо-гипофизарно-гонадная ось . . . . .	526
22.3. Репродуктивные функции мужчины . . . . .	529
22.4. Репродуктивные функции женщины . . . . .	531
22.5. Репродуктивные функции в жизненном цикле . . . . .	536
Литература . . . . .	537