



Клінічна фізіологія: підручник

У підручнику розглянуто роль і характер змін фізіологічних процесів, компенсаторні механізми порушень фізіологічних функцій, взаємодії між органами й функціональними системами при розвитку передпатологічних і патологічних станів, особливості функціонування механізмів регуляції функцій в організмі хворого.  Матеріал викладено відповідно до функціонального принципу, тоді як раніше практикували морфофункціональний підхід. Це дає змогу сформулювати більш точні уявлення про взаємозв'язок функцій окремих органів. Друге видання підручника ґрунтовно перероблено й доповнено з огляду на сучасні світові досягнення у вивченні функціональних систем організму.  Для студентів старших курсів, магістрів, лікарів-інтернів медичних закладів вищої освіти. Підручник може бути корисним для лікарів усіх спеціальностей.

В.І. ФІЛІМОНОВ
Д.І. МАРАКУШИН

КЛІНІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ

ПІДРУЧНИК

Друге видання,
перероблене і доповнене

За редакцією
кандидата медичних наук,
доцента **К.В. ТАРАСОВОЇ**

ЗАТВЕРДЖЕНО
Міністерством освіти і науки України
як підручник для студентів, магістрів,
лікарів-інтернів медичних закладів
вищої освіти

Київ
ВСВ «Медицина»
2022

УДК 612.1/.8(075)
ББК 28.903я73
Ф51

*Затверджено Міністерством освіти і науки України
як підручник для студентів, магістрів, лікарів-інтернів
медичних закладів вищої освіти
(лист № 38 від 11.04.2012)*

Автори:

В.І. Філімонов (доктор медичних наук, професор), Д.І. Маракушин (доктор медичних наук, професор), К.В. Тарасова (кандидат медичних наук, доцент), Л.В. Чернобай (кандидат біологічних наук, доцент), І.М. Ісаєва (кандидат медичних наук, доцент), І.С. Кармазіна (кандидат біологічних наук, доцент), Н.І. Пандікідіс (кандидат медичних наук, доцент), О.В. Дунаєва (кандидат біологічних наук, доцент), А.В. Гончарова (кандидат біологічних наук), Н.М. Маслова (кандидат медичних наук), О.М. Сокол (старший викладач)

Рецензенти:

В.М. Козаков, академік АМН України;
М.М. Долженко, професор кафедри кардіології і функціональної діагностики Національного університету охорони здоров'я України імені П.Л. Шупика

Ф51 **Клінічна фізіологія** : підручник / В.І. Філімонов, Д.І. Маракушин [та ін.] ; за ред. К.В. Тарасової. — 2-е вид., переробл. і доповн. — К. : ВСВ «Медицина», 2022. — 776 с.

ISBN 978-617-505-870-1

У підручнику розглянуто роль і характер змін фізіологічних процесів, компенсаторні механізми порушень фізіологічних функцій, взаємодії між органами й функціональними системами при розвитку передпатологічних і патологічних станів, особливості функціонування механізмів регуляції функцій в організмі хворого.

Матеріал викладено відповідно до функціонального принципу, тоді як раніше практикували морфофункціональний підхід. Це дає змогу сформувати більш точні уявлення про взаємозв'язок функцій окремих органів. Друге видання підручника ґрунтовно перероблено й доповнено з огляду на сучасні світові досягнення у вивченні функціональних систем організму.

Для студентів старших курсів, магістрів, лікарів-інтернів медичних закладів вищої освіти. Підручник може бути корисним для лікарів усіх спеціальностей.

УДК 612.1/.8(075)
ББК 28.903я73

ISBN 978-617-505-870-1

© В.І. Філімонов, 2013
© В.І. Філімонов, Д.І. Маракушин,
К.В. Тарасова, Л.В. Чернобай, І.М. Ісаєва,
І.С. Кармазіна, Н.І. Пандікідіс, О.В. Дунаєва,
А.В. Гончарова, Н.М. Маслова, О.М. Сокол,
2022
© ВСВ «Медицина», оформлення, 2022

Зміст

СПИСОК СКОРОЧЕНЬ.....	11
ПЕРЕДМОВА ДО ДРУГОГО ВИДАННЯ.....	12
РОЗДІЛ 1. МЕХАНІЗМИ РЕГУЛЯЦІЇ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ПРОЦЕСІВ.....	14
1.1. Загальні принципи регуляції функцій.....	14
1.1.1. Контури регуляції різних фізіологічних функцій і процесів.....	15
1.1.2. Апоптоз.....	17
1.1.3. Гуморальна регуляція.....	23
1.1.4. Клітинна мембрана.....	25
1.1.5. Фізіологічна характеристика неорганічних іонів.....	29
1.1.6. Білки мембран.....	32
1.2. Гормональна регуляція фізіологічних функцій.....	38
1.2.1. Методи дослідження функціонального стану ендокринних залоз.....	39
1.2.2. Механізм дії гормонів.....	40
1.2.3. Секреція гормонів.....	41
1.2.4. Ефекти стероїдних гормонів.....	43
1.2.5. Ефекти білково-пептидних гормонів.....	44
1.2.6. Ефекти цитокінів.....	45
1.2.7. Регуляція синтезу гормонів.....	46
1.2.8. Гіпоталамо-гіпофізарна система.....	47
1.2.9. Епіфіз.....	55
1.2.10. Гормони, що залежать від аденогіпофізарної системи.....	56
1.2.11. Залози, що перебувають під прямою нейрогенною регуляцією.....	67
1.2.12. Статеві гормони.....	71
1.2.13. Порушення секреторної функції статевих залоз.....	83
1.2.14. Визначення рівня тестостерону.....	86
1.2.15. Гормони, що регулюють гомеостаз.....	86
РОЗДІЛ 2. НЕЙРОННА РЕГУЛЯЦІЯ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ФУНКЦІЙ.....	100
2.1. Фізіологія нервового волокна.....	101
2.1.1. Збудливість. Мембранний потенціал (МП).....	101
2.1.2. Потенціал дії нервового волокна.....	104
2.1.3. Походження потенціалу дії.....	104
2.1.4. Проведення потенціалу дії.....	108
2.2. Фізіологія скелетних м'язів.....	116
2.2.1. Нервово-м'язова передача.....	116
2.2.2. Скелетний м'яз.....	119
2.2.3. Фізіологічна характеристика непосмугованих м'язів.....	130
2.3. Загальна фізіологія центральної нервової системи.....	133
2.3.1. Фізіологічна характеристика нейрона.....	133
2.3.2. Електричні явища в мозку.....	142
2.3.3. Рефлекс — морфофункціональна одиниця ЦНС.....	143
2.4. Інтегративна діяльність моторних ділянок ЦНС.....	151
2.4.1. Організація довільних рухів.....	151
2.4.2. Структурні аспекти відновлення функцій після ушкодження механізмів їх регуляції.....	153
2.4.3. Моторні функції спинного мозку.....	154
2.4.4. Пропріорецептори м'язів.....	154
2.4.5. Моносинаптичні рефлекси.....	157
2.4.6. Полісинаптичні рефлекси.....	159
2.4.7. Наслідки ураження спинного мозку.....	160
2.5. Моторні функції стовбура головного мозку.....	162
2.5.1. Позові рефлекси.....	162
2.5.2. Регуляція пози.....	166

2.6. Моторні функції мозочка	168
2.6.1. Участь мозочка в регуляції усвідомлених рухів	170
2.6.2. Порушення моторних функцій при ураженні мозочка	171
2.7. Моторні функції кори півкуль великого мозку	172
2.7.1. Взаємозв'язки моторних зон кори	174
2.7.2. Базальні ганглії (стріопалідарна система)	174
2.7.3. Наслідки ушкодження моторних структур кори	177
2.7.4. Порушення моторних функцій при ураженні базальних гангліїв	179
2.8. Аміноспецифічні структури мозку і порушення психіки	182
РОЗДІЛ 3. ПОНЯТТЯ ПРО ГОМЕОСТАЗ І ГОМЕОКІНЕЗ	184
3.1. Загальна характеристика систем, які контролюють гомеостаз	186
3.2. Вікові особливості гомеостазу	188
3.3. Реакція крові та її регуляція	188
3.3.1. Кислотні продукти метаболізму	189
3.3.2. Загальні відомості про буферні системи	190
3.3.3. Буферні системи позаклітинної рідини	191
3.3.4. Буферні системи внутрішньоклітинної рідини	192
3.3.5. Роль легень і нирок у регуляції кислотно-основного гомеостазу	193
3.3.6. Порушення кислотно-основного стану	194
3.4. Захисні системи організму та порушення їх	196
3.4.1. Загальна характеристика захисних систем організму	196
3.4.2. Імунна регуляція фізіологічних процесів	197
3.4.3. Фізіологічна характеристика лейкоцитів	198
3.4.4. Регуляція кровотворення	202
3.4.5. Фагоцитоз	205
3.4.6. Гуморальні механізми імунітету	206
3.4.7. Клітинний імунітет	207
3.4.8. Антигени гістосумісності	208
3.5. Регуляція імунітету	208
3.5.1. Значення облігатної мікрофлори в розвитку системи імунітету	211
3.6. Автоантигени й автоантитіла	213
3.7. Гематоорганні бар'єри	214
3.8. Алергія	214
3.9. Захисні функції шкіри й слизових оболонок верхніх дихальних шляхів	215
3.10. Система детоксикації організму	215
3.10.1. Мікрофлора й автоінтоксикація	216
3.10.2. Детоксикаційна функція травного тракту	218
3.10.3. Блювання	219
3.10.4. Діарея	220
3.10.5. Вільнорадикальне окиснювання й антиоксиданти	222
3.10.6. Адаптація механізмів детоксикації організму	224
3.11. Адаптація, стрес і компенсація	225
3.11.1. Механізми розвитку адаптаційного процесу	225
3.11.2. Стрес	226
3.11.3. Стадії розвитку адаптаційного процесу	227
3.11.4. Регуляція розвитку адаптаційного процесу	228
3.11.5. Адаптація — процес підвищення рівня функціональних резервів	230
3.11.6. Перехресна адаптація	230
3.11.7. Індивідуальність процесів адаптації	231
3.11.8. «Плата» за адаптацію	231
3.11.9. Втрата адаптації та реадaptaція	232
3.11.10. Вікові особливості процесів адаптації	232
3.12. Екологія і здоров'я	233
3.12.1. Урбанізація	233
3.12.2. Урбанізація і стреси	234
3.12.3. Прямий ушкоджувальний вплив факторів урбанізації на організм	236
3.13. Гемостаз і його порушення	240
3.13.1. Тромбоцити	240

3.13.2. Зупинка кровотечі (гемостаз)	242
3.13.3. Судинно-тромбоцитарний гемостаз	244
3.13.4. Коагуляційний гемостаз	246
3.13.5. Ретракція згустку і заростання ушкодженої ділянки судини	248
3.13.6. Фібриноліз	249
3.13.7. Антикоагулянтні механізми	250
3.13.8. Регуляція зсідання крові	252
3.13.9. Легені й система гемостазу	253
3.13.10. Порушення гемостазу	253
3.13.11. Тромбози	256
3.13.12. Гемостаз та імунні захворювання	260
РОЗДІЛ 4. СИСТЕМА ТРАНСПОРТУВАННЯ ГАЗІВ	263
4.1. Зовнішнє дихання	263
4.1.1. Гіпоксія й основні механізми її компенсації	264
4.1.2. Механізми газоперенесення	267
4.1.3. Дихальні рухи	268
4.1.4. Функції повітроносних шляхів	269
4.1.5. Опір диханню	271
4.1.6. Функції сурфактантів	273
4.1.7. Статичні криві «об'єм — тиск»	277
4.1.8. Біомеханіка дихання	279
4.1.9. Об'єми та ємності легень	281
4.1.10. Вентиляція легень	283
4.1.11. Газообмін між вдихуваним повітрям і альвеолами	284
4.1.12. Динамічні показники дихання	285
4.1.13. Недостатність зовнішнього дихання	286
4.1.14. Ступені дихальної недостатності	288
4.1.15. Розлади альвеолярної вентиляції	288
4.1.16. Гіповентиляція	289
4.1.17. Гіпервентиляція	290
4.1.18. Порушення дихання при туберкульозі легень	294
4.2. Газообмін між легеньми й кров'ю	297
4.2.1. Гемодинаміка легень	297
4.2.2. Трансмуральний тиск у судинах легень	299
4.2.3. Особливості регуляції кровообігу в легеньх	300
4.2.4. Дифузійна здатність легень	301
4.2.5. Вентиляційно-перфузійні порушення (V/Q)	302
4.2.6. Шунтування кровотоку	303
4.2.7. Газообмін через аерогематичний бар'єр	304
4.2.8. Порушення кровотоку і зумовлена цим недостатність газообміну в легеньх	306
4.2.9. Порушення дифузійної здатності легень	306
4.3. Транспортування кисню кров'ю	308
4.3.1. Розчинність газів у плазмі крові	308
4.3.2. Гемоглобін	309
4.3.3. Концентрація гемоглобіну в крові	310
4.3.4. Обмін заліза в організмі	310
4.3.5. Асоціація і дисоціація оксигемоглобіну	313
4.3.6. Зміни кривої дисоціації оксигемоглобіну як механізми адаптації до зміни потреби організму в кисні	314
4.3.7. Показники транспортування кисню кров'ю	315
4.3.8. Отруєння чадним газом	315
4.3.9. Еритроцити	315
4.3.10. В'язкість крові й опір кровотоку	316
4.3.11. Життєвий цикл еритроцитів	317
4.3.12. Особливості енергетики еритроцитів	318
4.3.13. Руйнування еритроцитів	318
4.3.14. Регуляція еритропоезу	320

4.3.15. Анемія.....	321
4.3.16. Селезінка й гемоліз еритроцитів.....	322
4.3.17. Поліглобулія (поліцитемія).....	323
4.4. Газообмін у тканинах.....	324
4.4.1. Транспортування вуглекислого газу кров'ю.....	326
4.4.2. Взаємозв'язок транспортування кисню і вуглекислого газу кров'ю.....	328
4.5. Регуляція дихання.....	329
4.5.1. Дихальний центр.....	329
4.5.2. Рецептори.....	331
4.5.3. Функціонування дихального центру.....	334
4.5.4. Механізм періодичної активності дихального центру.....	335
4.5.5. Регуляція дихання в стані спокою.....	335
4.5.6. Особливості регуляції під час форсованого дихання.....	336
4.5.7. Особливості регуляції дихання в змінених умовах.....	336
4.5.8. Механізм задишки при тривалому перебуванні в замкнутому просторі.....	338
4.5.9. Регуляція дихання під час роботи м'язів.....	338
4.5.10. Дихання в горах.....	339
4.5.11. Недостатність дихання, зумовлена дихальним центром.....	340
4.5.12. Метаболічна функція легень, яка забезпечує їх участь у регуляції транспортування газів.....	343
4.5.13. Оцінювання гіповентиляції альвеол.....	344
4.5.14. Легеневе серце.....	347
4.5.15. Оксигенотерапія.....	347
4.5.16. Дихання за підвищеного атмосферного тиску.....	348
4.5.17. Водозазні роботи.....	349
РОЗДІЛ 5. КРОВООБІГ.....	350
5.1. Циркуляторна гіпоксія.....	351
5.2. Фізіологічна характеристика міокарда.....	352
5.2.1. Фізіологічні властивості міокарда.....	356
5.2.2. Фізіологічні показники збудливості й провідності серця. Електрокардіографія.....	362
5.2.3. Порухення збудливості й провідності.....	367
5.3. Нагнітальна функція серця.....	370
5.3.1. Систолічний і хвилинний об'єми крові.....	376
5.3.2. Методи дослідження насосної функції серця.....	378
5.4. Клапанний апарат, тони серця і механізм появи шумів.....	379
5.4.1. Механізми компенсації клапанних вад.....	382
5.4.2. Вади клапанів і серцеві набряки.....	382
5.4.3. Гіпертрофія міокарда.....	383
5.5. Венозне повернення крові до серця і недостатність кровообігу, зумовлена його порушенням.....	384
5.6. Регуляція функцій серцево-судинної системи.....	386
5.6.1. Механізми регуляції роботи серця, зумовлені властивостями структур міокарда.....	387
5.6.2. Механізми нейрогуморальної регуляції діяльності серця.....	388
5.6.3. Екстракардіальні рефлекси.....	398
5.6.4. Серцевий викид і принцип нерозривності потоку крові в системі кровообігу.....	401
5.6.5. Трофіка міокарда та її порушення.....	405
5.6.6. Коронарний кровотік.....	406
5.6.7. Порушення коронарного кровотоку.....	407
5.6.8. Зупинка серця. Реперфузія.....	410
5.7. Фізіологія кровоносних судин.....	411
5.7.1. Основні принципи гемодинаміки.....	411
5.7.2. Властивості стінок кровоносних судин і гідродинаміка.....	414
5.7.3. Залежність потоку крові від стану судин.....	415
5.7.4. Закони гідродинаміки й реальна стінка судин.....	416
5.7.5. Функціональна характеристика судин.....	417
5.7.6. Дослідження периферійного кровотоку. Визначення артеріального тиску.....	419

5.7.7. Мікроциркуляторне русло	425
5.7.8. Ємнісні судини	432
5.8. Регуляція судинного кровотоку	436
5.8.1. Взаємодія різних систем регуляції руху крові	436
5.8.2. Місцева регуляція руху крові по судинах	436
5.8.3. Нервово-рефлекторна регуляція артеріального тиску	444
5.9. Недостатність кровообігу судинного генезу	456
5.9.1. Функціональні порушення	456
5.9.2. Структурні порушення судин і їхня фізіологічна характеристика	461
5.9.3. Організм і недостатність кровообігу	466
5.9.4. Відновлення кровотоку після крововтрати	470
РОЗДІЛ 6. ВОДНИЙ ОБМІН, ВИДІЛЕННЯ	477
6.1. Іонний склад рідких середовищ організму	478
6.1.1. Міжклітинна рідина	480
6.1.2. Кров і водний обмін	480
6.1.3. Фізіологічна характеристика порушень водного балансу організму	482
6.1.4. Фізіологічні принципи корекції зміни осмотичного тиску	483
6.2. Виділення	484
6.2.1. Обов'язковий (мінімальний) об'єм виділюваної сечі	485
6.2.2. Нефрони	485
6.2.3. Фільтрація	487
6.2.4. Кровопостачання нирок	490
6.2.5. Регуляція ниркового кровотоку	491
6.2.6. Нирки й регуляція артеріального тиску	496
6.2.7. Канальцева реабсорбція	497
6.2.8. Механізми реабсорбції в проксимальному відділі нефрона	498
6.2.9. Реабсорбція води й солей у дистальних канальцях	504
6.2.10. Гуморальні механізми регуляції процесів реабсорбції	508
6.2.11. Поєднана дія регуляторних механізмів	511
6.2.12. Канальцева реабсорбція і секреція	512
6.2.13. Механізм неіонної дифузії	513
6.2.14. Фільтрація і секреція водню та участь нирок у підтриманні КОС	514
6.2.15. Активна секреція органічних кислот і основ	515
6.2.16. Метаболічна функція нирок й екскреція продуктів метаболізму	516
6.2.17. Порушення осмолярності паренхіми нирок	517
6.2.18. Гормональні порушення, що призводять до зміни процесів реабсорбції у дистальних відділах нефрона	517
6.2.19. Механізми розвитку ниркових набряків	518
6.2.20. Порушення утворення сечі при патології нирок	520
6.2.21. Крововтрата й участь нирок у ліквідації її наслідків	527
6.2.22. Сечовипускання і його порушення	529
6.2.23. Методи дослідження функцій нирок з погляду фізіології	532
6.2.24. Гемостаз і нирки	539
6.2.25. Патологія нирок і кісткова система	540
6.3. Видільні функції інших органів	541
6.4. Фізіологічні принципи гемодіалізу («штучна нирка»)	542
6.5. Інші рідкі середовища організму	543
6.5.1. Піт	543
6.5.2. Набряки	544
6.5.3. Лімфатична система	546
6.6. Рідина закритих порожнин	547
6.6.1. Рідина плевральної порожнини	548
6.6.2. Рідина порожнини перикарда	549
6.6.3. Кровопостачання органів черевної ділянки й механізм асцити	549
6.6.4. Рідина суглобових порожнин	554
6.6.5. Рідкі середовища ока	554

РОЗДІЛ 7. ТРАВЛЕННЯ	556
7.1. Основні принципи механізмів регуляції процесів травлення	557
7.1.1. Рефлекторна регуляція.....	558
7.1.2. Смак.....	559
7.1.3. Гормональна регуляція (гастроінтестинальні гормони).....	560
7.2. Секреторні процеси органів системи травлення	565
7.2.1. Загальні механізми утворення і виділення соків.....	565
7.2.2. Секреторна функція слинних залоз.....	567
7.2.3. Регуляція секреції слинних залоз.....	568
7.2.4. Секреторна функція стравоходу.....	569
7.2.5. Секреторна функція шлунка.....	569
7.2.6. Регуляція шлункової секреції.....	573
7.2.7. Гастрит.....	571
7.2.8. Секреторна функція підшлункової залози.....	577
7.2.9. Секреторна функція печінки.....	579
7.2.10. Секреторна функція тонкої кишки.....	582
7.2.11. Виразкова хвороба.....	583
7.2.12. Порухення травлення в тонкій кишці.....	585
7.2.13. Регуляція секреторних процесів у тонкій і товстій кишці.....	585
7.2.14. Товста кишка.....	585
7.2.15. Участь мікрофлори товстої кишки у травленні.....	586
7.3. Моторна функція органів системи травлення	587
7.3.1. Нейронні структури травного тракту.....	587
7.3.2. Механізми виникнення ритмічної активності та їх порушення.....	588
7.3.3. Основні типи порушень моторики травного тракту.....	589
7.3.4. Ротова порожнина.....	589
7.3.5. Моторика стравоходу і порушення ковтання.....	590
7.3.6. Моторика шлунка і її порушення.....	594
7.3.7. Моторика тонкої кишки.....	598
7.3.8. Моторика товстої кишки.....	600
7.3.9. Основні моторні рефлекси травного тракту.....	601
7.3.10. Клінічна фізіологія порушень моторики товстої кишки.....	601
7.3.11. Дефекація та її порушення.....	603
7.4. Усмоктування	605
7.4.1. Мембранне травлення.....	605
7.4.2. Механізми всмоктування.....	606
7.4.3. Усмоктування продуктів гідролізу вуглеводів.....	607
7.4.4. Усмоктування продуктів гідролізу білків.....	608
7.4.5. Усмоктування води й мінеральних солей.....	609
7.4.6. Перетравлювання й усмоктування жирів.....	610
7.4.7. Порушення усмоктування.....	611
РОЗДІЛ 8. ОБМІН РЕЧОВИН	614
8.1. Основний і загальний обмін енергії	615
8.1.1. Методи дослідження обміну енергії.....	616
8.1.2. Вікові й статеві особливості енергетичного обміну.....	617
8.2. Живлення	618
8.2.1. Голод, насичення.....	618
8.2.2. Регуляція харчової поведінки.....	619
8.3. Регуляція обміну енергії та її порушення	622
8.3.1. Метаболічний синдром.....	622
8.3.2. Субстратно-ферментно-рецепторний рівень регуляції метаболізму.....	623
8.3.3. Гормонально-цитокіновий рівень регуляції метаболізму.....	625
8.3.4. Центральний рівень регуляції енергетичного обміну.....	629
8.3.5. Порушення інших видів обміну при діабеті.....	633
8.4. Окремі види обміну речовин	633
8.4.1. Вуглеводи їжі.....	633

8.4.2. Жири їжі.....	634
8.4.3. Жирові клітини (адипоцити).....	635
8.4.4. Фізіологія жирового обміну.....	636
8.4.5. Ліпопротеїди плазми крові.....	638
8.4.6. Гідропероксиди ліпідів.....	639
8.4.7. Ейкозаноїди.....	639
8.4.8. Клінічна фізіологія порушень жирового обміну.....	640
РОЗДІЛ 9. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ВЗАЄМОДІЇ ОРГАНІЗМУ З РЕАЛЬНИМИ УМОВАМИ ЖИТТЯ.....	643
9.1. Сприйняття і відчуття.....	643
9.1.1. Інформація. Значення інформації для забезпечення поведінки людини.....	643
9.1.2. Об'єктивна й суб'єктивна сенсорна фізіологія (зв'язок психічного й фізичного)....	643
9.1.3. Аналітико-синтетичні процеси в сенсорних системах.....	646
9.1.4. Механізми кодування інформації на різних рівнях ЦНС.....	647
9.1.5. Якісне й кількісне розрізнення сенсорного стимулу.....	648
9.1.6. Екстрасенсорика.....	649
9.2. Ноцицептивна чутливість.....	651
9.2.1. Біологічне значення болю.....	651
9.2.2. Види болю.....	652
9.2.3. Нейрофізіологічні механізми болю.....	654
9.2.4. Провідниковий відділ больового аналізатора.....	656
9.2.5. Кірковий відділ больового аналізатора.....	658
9.2.6. Антиноцицептивні системи.....	661
9.2.7. Гормональні антиноцицептивні системи.....	663
9.2.8. Компоненти системної больової реакції організму.....	663
9.2.9. Деякі аномалії больової рецепції.....	664
9.2.10. Особливі види болю.....	665
9.2.11. Відбитий біль.....	667
9.2.12. Головний біль.....	669
9.2.13. Біль у разі інфаркту міокарда.....	672
9.2.14. Фізіологічні основи знеболювання і лікування болю.....	673
9.3. Мозковий кровообіг.....	674
9.3.1. Структурно-функціональні особливості судин мозку.....	674
9.3.2. Особливості регуляції мозкового кровотоку.....	676
9.3.3. Порушення мозкового кровообігу й інсульт.....	678
9.3.4. Спинномозкова рідина й набряк мозку.....	683
9.3.5. Механізм утворення спинномозкової рідини.....	685
9.3.6. Зростання тиску спинномозкової рідини і його наслідки.....	687
9.3.7. Блокада відтоку спинномозкової рідини й гідроцефалія.....	687
9.4. Електричні явища мозку.....	688
9.5. Інтегративні системи мозку.....	690
9.5.1. Ретикулярна формація.....	690
9.5.2. Аміноспецифічні системи мозку.....	691
9.5.3. Фізіологія лімбічної системи (емоції).....	693
9.5.4. Типи (класифікація) емоцій.....	694
9.5.5. Причина виникнення емоцій.....	695
9.5.6. Значення зв'язків структур лімбічної системи з іншими відділами мозку у формуванні та прояві емоцій.....	697
9.5.7. Експериментальні дослідження нейронної основи емоцій.....	699
9.5.8. Прояв емоцій.....	700
9.5.9. Емоції як причина виникнення патології.....	700
9.5.10. Психози й деменція — роль інтегративних систем мозку.....	701
9.6. Мотивації.....	703
9.6.1. Статева мотивація.....	704
9.6.2. Статева поведінка.....	706
9.6.3. Статеві рефлекси в чоловіків.....	707
9.6.4. Статеві рефлекси в жінок.....	708

9.6.5. Патологічні мотивації (потяги)	709
9.6.6. Наркоманії	711
9.6.7. Токсикоманії	712
9.6.8. Алкогольна залежність	712
9.6.9. Куріння	713
9.6.10. Кофеїнова залежність	714
9.7. Навчання (умовні рефлекси)	714
9.8. Пам'ять	716
9.8.1. Міжнейронні взаємодії в процесі запам'ятовування	716
9.8.2. Довготривала пам'ять	719
9.8.3. Відтворення інформації	720
9.8.4. Порухення пам'яті	721
9.9. Мислення	722
9.9.1. Особливості мозку — структурної основи мислення	722
9.9.2. Перша й друга сигнальні системи	724
9.9.3. Мовлення й пам'ять	724
9.9.4. Центри мовлення	725
9.9.5. Міжцентральні взаємодії мовленнєвих центрів кори	727
9.9.6. Механізм утворення голосу (вокалізація)	728
9.9.7. Порухення мовлення (афазії)	730
9.9.8. Функціональна асиметрія мозку	731
9.9.9. Асиметрія мовленнєвої функції мозку	732
9.9.10. Міжпівкульні відмінності оброблення неслоvesної (невербальної) інформації	733
9.9.11. Відносність домінування лівої півкулі в розумовому мисленні	734
9.9.12. Єдність мозку — основа ефективного оцінювання реального світу	734
9.9.13. Можливість переналаштування мовленнєвих відділів півкуль	735
9.9.14. Деякі порухення при обробленні інформації у корі півкуль великого мозку	735
9.10. Фізіологія сну	736
9.10.1. Види сну	736
9.10.2. Природний сон	736
9.10.3. Фази сну	737
9.10.4. Парадоксальний сон	738
9.10.5. Механізм природного сну	740
9.10.6. Циркадіанні ритми	741
9.10.7. Взаємодії між окремими центрами сну	741
9.10.8. Роль хімічних субстанцій у регуляції сну	742
9.10.9. Сновидіння	742
9.10.10. Пробудження	743
9.10.11. Фізіологічне значення сну	743
РОЗДІЛ 10. ФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ СТАРІННЯ	745
10.1. Загальна характеристика процесу старіння	745
10.1.1. Вікові зміни клітин	747
10.1.2. Гетерогенність процесів старіння	748
10.1.3. Зміни, пов'язані з віковою перебудовою синтезу білків	749
10.1.4. Гомеостаз	750
10.2. Морфофункціональні зміни органів і систем при старінні	751
10.2.1. Морфофункціональні зміни в ЦНС	751
10.2.2. Зміна функціональної активності ЦНС	754
10.2.3. Ендокринна система	758
10.2.4. Імунна система	760
10.2.5. Система транспортування газів	761
10.2.6. Система травлення	767
10.2.7. Виділення	769
10.2.8. Тепловий обмін	769
10.3. Старіння і хвороби	770
ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА	772

Передмова до другого видання

Фізіологія (гр. *physis* — природа, *logos* — навчання) — наука, що вивчає закономірності функціонування живих організмів та окремих їх структур (клітин, тканин, органів і функціональних систем), зокрема функції органів і систем у їх взаємозв'язку та у зв'язку із зовнішнім середовищем. З погляду фізіології, функція — це специфічна діяльність органа або системи, яка полягає у їх здатності пристосовуватися. Наприклад, функція м'язової тканини — скорочення, а нейрона — збудження і гальмування.

Фізіологія — експериментальна наука. Експерименти проводять на тваринах, вони можуть бути гострими або хронічними:

— *гострі* досліди полягають у тому, що досліджується функція будь-якого ізольованого органа (його частини). Для цього під наркозом виконують відповідну операцію, а потім проводять необхідне дослідження (*in vivo*). Орган можуть видаляти з організму, і дослідження проводять *in vitro*;

— *хронічний* експеримент передбачає, що під час операції тварину лише готують до подальшого дослідження (вживлюють датчик, виводять фістулу тощо). Це дає змогу надалі проводити дослідження багаторазово й на ненаркотизованій тварині. При цьому такі фактори, як біль, крововтрата, дія наркотичних речовин, вже не будуть негативно впливати на перебіг фізіологічних процесів. Основоположником цього методу вважають видатного фізіолога І.П. Павлова (1849—1936).

Однак результати, отримані при дослідженні тварин, не завжди можна повністю переносити на людину, оскільки функції деяких органів і систем у них можуть відрізнятися не тільки кількісно, а й якісно. Останніми десятиліттями завдяки упровадженню різноманітних приладів, що дають змогу фіксувати різні функціональні параметри організму та його окремих органів, з'явилася можливість для широкого кола досліджень на людях (основна їх умова — абсолютна нешкідливість для здоров'я).

Фізіологія — одна з найважливіших базових дисциплін у процесі підготовки лікаря. У медичних ВНЗ фізіологію як навчальний предмет вивчають на кафедрах нормальної і патологічної фізіології. Без знання функцій здорового організму неможливо встановити їх порушення, а отже, правильно визначити напрями лікування, оскільки більшість хвороб насамперед виявляються порушенням функціонування.

З огляду на зазначене вище, наукові розробки у підручнику наведено без висвітлення спірних гіпотез. З метою компактного викладення матеріалу автори уникали опису методів дослідження функцій. Підґрунтям для цього стало те, що нині в достатній кількості є «Практикуми» з нормальної фізіології, де й наведено докладний опис методів і методик. Частину їх вивчають у курсі «Біофізика». Крім того, з методиками, що застосовують у клініці, студенти докладно ознайомлюватимуться при вивченні відповідних дисциплін.

Фізіологія вивчає не тільки власне функції, а й *механізми їх регуляції*, залежно від потреб організму в конкретних умовах існування.

Організм людини — це єдине ціле, що складається із клітин, тканин, органів. Можна простежити динаміку зміни функціональних проявів на рівні різної структурної організації організму, як клітини (принаймні переважна їх більшість) виконують практично всі функції живого: розмножуються, здійснюють обмін речовин і використовують механізми для саморегуляції цих процесів. Тканини втрачають деякі функції, властиві клітині, однак під час диференціювання зростає їх функціональна спеціалізація, унаслідок чого функції удосконалюються. Органи, що складаються з кількох тканин, ще більше спеціалізуються на виконанні певних функцій, водночас втрачаючи чимало властивостей клітин, наприклад, вони повністю втрачають здатність розмножуватися. Об'єднання органів у *функціональні системи* сприяє подальшій функціональній спеціалізації (дихання, виділення, травлення тощо). Більшість органів здатні об'єднуватися у функціональні системи з іншими органами й водночас зберігати здатність утворювати нові функціональні системи, але вже з іншими органами. Висока спеціалізація функціональних систем потребує значної зов-

нішньої, «сторонньої» регуляції своїх функцій. З'явилися відповідні системи регуляції: нервова, гуморальна, імунна. Вони забезпечують не лише функціональне об'єднання різних органів, а й формування цілого організму. Посутньо, функції цілого організму — це повернення на новому рівні до різноманіття функцій живого, властивих окремій клітині. Крім того, на рівні цілого організму відбувається об'єднання зазначених трьох систем регуляції, їх динамічна широка взаємодія.

При викладенні механізмів регуляції функцій розглядають два основних стани: *фізіологічного спокою й активного, діяльного існування*, який доцільно розглядати як стан адаптації. Окремо слід виділити період відпочинку — відновлення параметрів, обумовлених діяльністю. Будь-яка патологія — це процес адаптації до нового рівня функціонування. І якщо ми будемо знати особливості регуляції перехідного періоду в здорової людини, то легше буде зрозуміти й патологію. Крім нормальної фізіології, студенти медичних ВНЗ вивчають патологічну фізіологію (здебільшого це процеси, що характеризують зародження, розвиток і завершення хвороби).

Клінічна фізіологія як навчальна дисципліна має заповнити прогалину, що утворилася між фундаментальними предметами (нормальною і патологічною фізіологією) і клінічними дисциплінами. Цей розрив збільшився через те, що останніми десятиліттями розроблено методичні заходи й створено відповідні прилади, які дали змогу раніше майже суто експериментальну науку — фізіологію — перетворити на клініко-експериментальну. Тобто стало можливим проводити дослідження майже всіх органів і систем не лише на тварині, а й безпосередньо на людині без ризику завдати шкоди її здоров'ю. Причому стало можливим проводити ці дослідження не лише на хворій, що виправдано з погляду встановлення точного діагнозу, а й на здоровій людині. З'явилася можливість вивчити на людях перехід механізмів функціонування органів і систем від норми до передпатології і патології, тобто з'ясувати динаміку розвитку патологічних процесів не лише моделюючи їх на тварині, а й безпосередньо у хворого.

Крім того, нині медична наука нагромадила достатньо клінічного матеріалу для дослідження стану організму, в якому є уражений орган (уражена система), за цими даними можна визначити функціональний стан інших органів і систем організму хворого, їх компенсаторні й адаптаційні зміни. Це дасть змогу звернути увагу на «інтактні» системи організму хворого, адже часом перші скарги в нього з'являються внаслідок зміни функції не основного ураженого органа.

Клінічна фізіологія вивчає:

- роль і характер зміни фізіологічних процесів як основу для виникнення передпатологічних і патологічних станів організму;
- компенсаторні механізми порушених фізіологічних функцій;
- взаємодії між органами й функціональними системами при розвитку передпатологічних і патологічних станів у одному (одній) із них;
- особливості функціонування механізмів регуляції функцій в організмі хворого.

У підручнику застосовано функціональний принцип викладення матеріалу, тоді як раніше практикували морфофункціональний підхід. Наприклад, при розгляді системи травлення послідовно перелічували всі функції кожного з відділів травної системи і наводили особливості їх регуляції. У цій книзі матеріал викладено по-іншому: спочатку висвітлено секреторні процеси, що відбуваються в усьому травному тракті, потім моторику, усмоктування, регуляцію цих процесів. Це дає точніше уявлення про взаємозв'язок функцій окремих органів, що становлять функціональні системи, які й порушуються при більшості захворювань.

Сподіваємося, що цей підручник буде корисним не лише студентам медичних, а й інших вищих навчальних закладів, де вивчають клінічну фізіологію людини, а також лікарям. Автори з глибокою вдячністю приймуть зауваження і пропозиції щодо його поліпшення.

*Професор Філімонов Володимир Іванович,
кандидат медичних наук, доцент Тарасова Катерина Вікторівна*

Розділ 2

НЕЙРОННА РЕГУЛЯЦІЯ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ФУНКЦІЙ

Елементи, що здійснюють нервову регуляцію, складаються в рефлекторну дугу (рис. 2.1). Починається вона рецептором. Від рецептора йдуть аферентні нервові волокна в нервовий центр. З нервового центра до органа (ефектора) регулювальний сигнал надходить через еферентне нервові волокно. Тому нервовий шлях регуляції називають нервово-рефлекторним. Рефлекс, що зароджується при подразненні рецептора, зазвичай активуючи відповідну функцію, спрямовує її для усунення подразника.

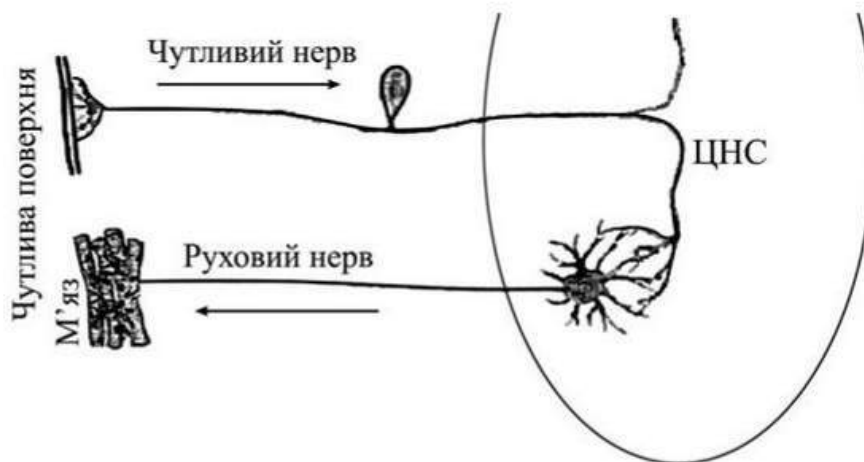


Рис. 2.1. Найпростіша рефлекторна дуга

Від гуморального шляху він відрізняється тим, що його сигнали поширюються нервовими волокнами з великою швидкістю — від 0,5 до 80—100 м/с, імпульси надходять суто до певних органів або його частин.

Безумовно, у цілісному організмі всі механізми регуляції тісно взаємодіють між собою, утворюючи єдину *нейроендокринну систему регуляції*. Ця єдність виявляється навіть у тому, що деякі гормони можуть виконувати функцію медіаторів або нейротрансмітерів нервової системи. Наприклад, норадреналін — медіатор постгангліонарних волокон симпатичних нервів і гормон мозкової речовини надниркових залоз.

2.1. ФІЗІОЛОГІЯ НЕРВОВОГО ВОЛОКНА

Будь-яка клітина організму, його окремі органи або організм загалом можуть перебувати у двох фізіологічних станах: фізіологічного спокою й активного діяльного стану. *Фізіологічний спокій* не означає стану повної бездіяльності. У цей період тривають властиві клітині метаболічні процеси, спрямовані на її збереження та проліферацію. Перехід зі стану фізіологічного спокою в *активний* відбувається унаслідок того, що всі живі клітини мають властивість подразливості (реактивності): тобто здатність під впливом зовнішніх або внутрішніх факторів, що називають подразниками, змінювати свою активність. Це проявляється, наприклад, у вигляді посилення поділу клітин або їхнього скорочення, секреції тощо. Найхарактернішою ознакою подразливості є те, що енергія для відповідної реакції береться не за рахунок зовнішнього подразника, а за рахунок метаболізму самої клітини.

Подразники поділяють на дві нерівні групи:

- специфічні (адекватні);
- неспецифічні (неадекватні).

Адекватний подразник здатний спричинити відповідь за дуже малої інтенсивності витраченої енергії. Наприклад, в ідеальних умовах квант світла вже може сприйматися оком. Однак щоб спричинити той самий ефект, неадекватний подразник має витратити значно більше енергії: при ударі в око людина теж бачить «іскри» (фосфени тиску). Мінімальна сила дії подразника, здатна викликати відповідну реакцію, називається *граничною* (порогова сила подразнення).

Для деяких клітин (нервів, секреторних і м'язових) характерно, що під дією подразника спочатку виникає загальна відповідна реакція — збудження (у цьому випадку — рецепторний потенціал як різновид місцевого збудження, що передуює появі серії ПД). Збудження зумовлює прояв специфічної функції цих клітин. У м'язовій клітині воно приводить до скорочення, секреція в залозистих клітинах також спричиняється збудженням. Для нервової клітини збудження збігається з її специфічною реакцією — передачею інформації (певної частоти нервових імпульсів — ПД). Передача імпульсу з однієї нервової клітини на іншу здійснюється за допомогою спеціальних гуморальних сигналів — медіаторів, посиланню яких передуює надходження ПД до пресинаптичної мембрани.

Переважно процеси, типові для зазначених збудливих тканин, характерні й для інших тканин, але найяскравіше вони проявляються саме в нейроні.

2.1.1. Збудливість. Мембранний потенціал (МП)

У збудливих клітинах, порівняно з іншими, стан фізіологічного спокою й активний стан проявляються найтипівіше. Вираженість активного стану залежить від сили подразника і стану безпосередньо клітини, її реактивності.

У стані фізіологічного спокою трансмембранний обмін іонами створює мембранний потенціал (мембранний потенціал спокою — МПС). Його величину вимірюють, вводячи всередину клітини мікроелектрод (скляний капіляр, заповнений розчином, що проводить струм), а другий електрод поміщають зовні (рис. 2.2).

Усередині клітини реєструють негативний заряд. Його вираженість у різних збудливих клітинах неоднакова. Так, у скелетному м'язі рівень МП -90 мВ, у

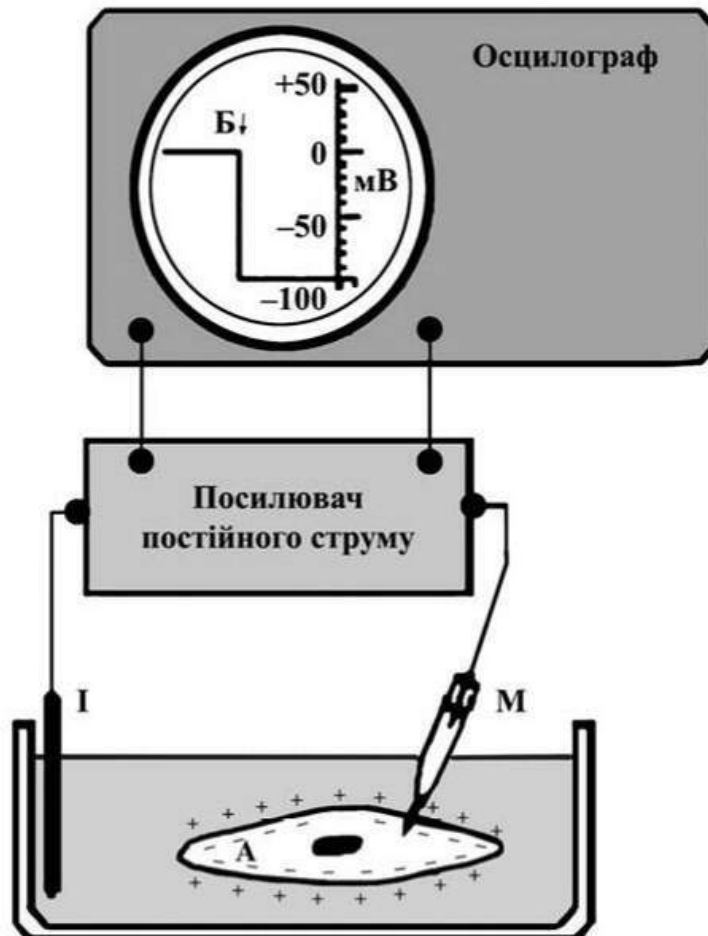


Рис. 2.2. Вимірювання мембранного потенціалу спокою м'язового волокна (*A*) за допомогою внутрішньоклітинного мікроелектрода:

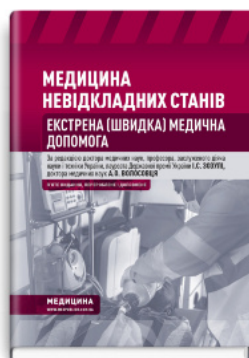
M — мікроелектрод; *I* — індиферентний електрод. Промінь на екрані осцилографа (*Б*) показує, що до проколу мікроелектродом мембрани різниця потенціалів між *M* та *I* дорівнювала нулю. У момент проколу виявлено різницю потенціалів, що свідчить: внутрішній бік мембрани заряджений електронегативно відносно його зовнішньої поверхні

НМК — у середньому близько -30 мВ, у нервових клітинах — від -40 до -90 мВ (у середньому — -70 мВ), у секреторних — близько -20 мВ.

Іонні механізми походження МПС. МПС ґрунтується на різній проникності мембран для катіонів і аніонів. Негативно заряджені іони погано проходять через мембрану. Наявність на мембрані іонних каналів створює можливість для концентраційного дифузійного трансмембранного транспортування позитивно заряджених іонів металів. Але й серед них є суттєві розбіжності. У стані спокою мембрана більш проникна (приблизно в 10–15 разів) для іонів калію (зазначена проникність позначається — g_K), ніж для іонів натрію (g_{Na}). У результаті сумарний вихід із клітини, що несе позитивний заряд іонів калію, переважає над надходженням у клітину позитивно заряджених іонів натрію.

Зазвичай у клітині й поза нею концентрація позитивно і негативно заряджених іонів приблизно однакова. Електронейтральність цитоплазми створюється

Рекомендована література



Медицина
невідкладних станів.
Екстрена (швидка)
медична допомога:
підручник



Фахова підготовка
санітарного
інструктора роти
(батареї). Стандарт
підготовки

Перейти до категорії
Анатомія. Фізіологія. Гістологія

ridmi
ТВІЙ УЛЮБЛЕНИЙ КНИЖКОВИЙ

КУПИТИ