

**Медична фізіологія за
Гайтоном і Голлом: 14-е
видання: у 2 томах. Том 2**

Найвідоміший у світі підручник із фізіології.

Підручник «Медична фізіологія за Гайтоном і Голлом» витримав уже 14 видань і відомий завдяки чіткому викладу матеріалу від імені одного автора. Основну увагу приділено інформації, найбільш корисній для студентів на клінічному й доклінічному етапах навчання. Такий формат забезпечує максимально ефективне вивчення й опанування складних понять. Базову інформацію надруковано великим шрифтом, а допоміжні дані, зокрема приклади з клінічної практики, — меншим шрифтом на блідо-бузковому тлі. Завдяки цьому читач може швидко переглянути основні відомості або глибше вивчити матеріал. Своєю популярністю серед студентів у всьому світі підручник завдячує саме такому підходу, а також іншим важливим особливостям.

- Матеріал, що об'єднує фізіологію і патофізіологію, підготовлено з огляду на клінічну практику та орієнтовано переважно на студентів клінічного й доклінічного етапів навчання.
- Основну увагу сфокусовано на фундаментальній інформації та особливостях підтримання гомеостазу в організмі людини з метою запобігання захворюванням, а також важливих принципах, які допоможуть ухвалювати рішення в подальшій клінічній практиці.
- Матеріал стисло викладено в коротких розділах, стиль його подання легкий для вивчення та запам'ятовування.
- Понад 1200 ретельно виконаних повнокольорових рисунків і схем, що полегшують розуміння фізіології.
- Ширше охоплення клінічних випадків, включно з ожирінням, метаболічними й серцево-судинними захворюваннями, хворобою Альцгеймера та іншими дегенеративними станами.

Для студентів медичних факультетів закладів вищої освіти, лікарів-інтернів, викладачів, аспірантів, науковців, фахівців-практиків.

Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology

**Медична фізіологія
за Гайтоном і Голлом
ПІДРУЧНИК**

14TH EDITION

Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology

John E. Hall, PhD

Arthur C. Guyton Professor and Chair
Department of Physiology and Biophysics
Director, Mississippi Center for Obesity Research
University of Mississippi Medical Center
Jackson, Mississippi

Michael E. Hall, MD, MS

Associate Professor
Department of Medicine, Division of
Cardiovascular Diseases
Associate Vice Chair for Research
Department of Physiology and Biophysics
University of Mississippi Medical Center
Jackson, Mississippi



**ПЕРЕКЛАД
З АНГЛІЙСЬКОЇ
14-ГО ВИДАННЯ**

Медична фізіологія за Гайтоном і Голлом ПІДРУЧНИК

У 2 ТОМАХ • ТОМ 2

Джон Е. Голл, доктор філософії

професор імені Артура К. Гайтона,
завідувач відділення фізіології та біофізики,
директор Центру дослідження ожиріння штату Міссісіпі,
Медичний центр Університету Міссісіпі,
м. Джексон, штат Міссісіпі

Майкл Е. Голл, доктор медицини, магістр наук

Ад'юнкт-професор підрозділу
серцево-судинних захворювань відділення медицини,
помічник заступника голови дослідницького відділу
відділення фізіології та біофізики,
Медичний центр Університету Міссісіпі,
м. Джексон, штат Міссісіпі

**Науковий редактор українського видання –
Степан Вадзюк, доктор медичних наук, професор,
заслужений діяч науки і техніки України,
завідувач кафедри фізіології з основами біоетики
та біобезпеки Тернопільського національного
медичного університету імені І.Я. Горбачевського**

**Київ
ВСВ «МЕДИЦИНА»
2022**

УДК 612
ББК 28.707.3
Г60

Previous editions copyrighted 2016, 2011, 2006, 2000, 1996, 1991, 1986, 1981, 1976, 1971, 1966, 1961, and 1956.

Усі права захищені. Жодна частина цього видання не може відтворюватися чи передаватися в будь-якій формі або будь-якими засобами, електронними чи механічними, включно з фотокопіюванням, записуванням або будь-якою іншою системою зберігання та відтворення інформації, без письмового дозволу правовласника. Ця книга та окремі напруцювання, що містяться в ній, захищені авторським правом.

За погодженням із правовласником це видання виходить друком у двох окремих томах. У першому томі подано I–VIII частини, у другому – IX–XV частини.

This edition of *Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology, fourteenth edition by John E. Hall and Michael E. Hall* is published by arrangement with Elsevier Inc.

Це видання книги *Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology, fourteenth edition by John E. Hall and Michael E. Hall* опубліковано за угодою з Elsevier Inc.

Переклад було здійснено ТОВ «Всеукраїнське спеціалізоване видавництво «Медицина».

За здійснений переклад відповідає тільки ТОВ «Всеукраїнське спеціалізоване видавництво «Медицина». Лікарі-практики й дослідники повинні завжди спиратися на власний досвід і знання під час оцінювання та використання будь-якої інформації, методів, лікарських засобів або експериментів, описаних у цьому виданні. Зокрема, з огляду на швидкий розвиток медичної науки, слід проводити незалежну перевірку діагнозів і дозування лікарських засобів. Згідно із законодавством, Elsevier, автори, співавтори, редактори не відповідають за виконання перекладу або за будь-які тілесні ушкодження та/або шкоду, заподіяну людям чи майну, в межах відповідальності за якість продукції, недбалість тощо або через використання чи застосування будь-яких методів, продукції, інструкцій або ідей, що містяться в цьому виданні.

Наукові редактори окремих розділів перекладу українською:

Михайло Йолтухівський, доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри нормальної фізіології Вінницького медичного інституту ім. М.І. Пирогова;

Наталія Воронич-Семченко, доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри фізіології Івано-Франківського національного медичного університету

Над перекладом з англійської працювали: **Степан Вадзюк**, доктор медичних наук; **Наталія Волкова**, доктор медичних наук; **Наталія Воронич-Семченко**, доктор медичних наук; **Михайло Йолтухівський**, доктор медичних наук; **Юліана Болюк**, доктор філософії; **Людмила Горбань**, кандидат медичних наук; **Тетяна Гуранич**, кандидат медичних наук; **Оксана Омельченко**, кандидат медичних наук; **Ігор Паньків**, кандидат медичних наук; **Надія Побігун**, кандидат медичних наук

Голл, Джон Е.

Г60 Медична фізіологія за Гайтоном і Голлом : підручник : пер. з англ. 14-го вид. : у 2 т. Т. 2 / Джон Е. Голл, Майкл Е. Голл ; наук. ред. укр. вид. Степан Вадзюк ; наук. ред. пер. : Михайло Йолтухівський, Наталія Воронич-Семченко. – К. : ВСВ «Медицина», 2022. – xii, 572 с.

ISBN 978-617-505-913-5 (укр., вид. у 2 т.)

ISBN 978-617-505-920-3 (укр., т. 2)

ISBN 978-0-323-59712-8 (англ.)

Підручник «Медична фізіологія за Гайтоном і Голлом» користується великою популярністю серед студентів та медичних працівників у всьому світі й витримав уже 14 видань. Основну увагу в ньому приділено фундаментальній інформації з медичної фізіології, висвітленню особливостей підтримання гомеостазу в організмі людини з метою запобігання захворюванням, а також важливих принципів, які допоможуть ухвалювати рішення в подальшій професійній діяльності. Матеріал, що об'єднує фізіологію та патофізіологію, підготовлено з огляду на клінічну практику та орієнтовано переважно на студентів клінічного й доклінічного етапів навчання. Підручник містить понад 1200 ретельно виконаних повнокольорових рисунків і схем, що сприятимуть максимально ефективному вивченню та опануванню складних понять у галузі фізіології.

Для студентів медичних факультетів закладів вищої освіти, лікарів-інтернів, викладачів, аспірантів, науковців, фахівців-практиків.

УДК 612
ББК 28.707.3

ISBN 978-617-505-913-5 (укр., вид. у 2 т.)

ISBN 978-617-505-920-3 (укр., т. 2)

ISBN 978-0-323-59712-8 (англ.)

Copyright © 2021 by Elsevier, Inc. All rights reserved.
© ВСВ «Медицина», переклад українською, 2022

Передмова

Перше видання «Медичної фізіології: підручника» Артур К. Гайтон підготував майже 65 років тому. На відміну від більшості провідних медичних посібників, які часто готують 20 або більше авторів, перші вісім видань цієї книги повністю написав доктор Гайтон. Він умів викладати складні ідеї зрозуміло та цікаво, що перетворювало вивчення фізіології на захопливе заняття. Доктор Гайтон написав підручник, щоб допомогти студентам вивчити фізіологію, а не для того, щоб справити враження на колег.

Доктор Джон Голл тісно співпрацював із доктором Гайтоном протягом майже 30 років і мав честь написати окремі частини для 9-го та 10-го видань і взяти на себе відповідальність за завершення наступних.

До підготовки 14-го видання підручника долучився доктор Майкл Голл. Як лікар зі спеціалізацією в галузі внутрішніх хвороб, кардіології та фізіології він запропонував нові ідеї, які суттєво допомогли досягти тієї самої мети, що й у попередніх виданнях: пояснити студентам зрозумілою мовою, як різні клітини, тканини й органи людського тіла працюють разом для підтримання життя.

Це завдання було складним і цікавим, адже дослідники продовжують розгадувати нові таємниці функціонування організму. Досягнення в галузі молекулярної та клітинної фізіології дали змогу пояснити деякі принципи фізіології термінами молекулярних і природничих наук, а не просто низкою окремих незрозумілих біологічних явищ. Однак молекулярні процеси, що лежать в основі функцій клітин організму, лише частково пояснюють фізіологію людини. Загалом для функціонування людського організму потрібні складні системи керування, які взаємодіють одна з одною та координують молекулярні функції клітин, тканин і органів у нормі й під час хвороби.

Підручник не є довідником з останніх досягнень у галузі фізіології, а залишається виданням, орієнтованим передусім на студентів. У центрі уваги – основні принципи фізіології, які обов'язково потрібно знати тим, хто розпочинає кар'єру в галузі медицини, зокрема в лікувальній справі, стоматології

та медсестринстві, а також навчається в аспірантурі з біологічних і медичних спеціальностей. Підручник також стане в пригоді лікарям і медичним працівникам, які хочуть ознайомитися з основними принципами патофізіології захворювань людини. Ми намагалися зберегти ту структуру тексту, яка була зручною для студентів, і забезпечити всебічне охоплення матеріалу, щоб студенти також використовували цю книгу у подальшій професійній практиці.

Ми сподіваємося, що підручник допоможе досягнути велич людського тіла та його численні функції, а також спонукатиме студентів вивчати фізіологію упродовж усієї професійної діяльності. Фізіологія пов'язує фундаментальні науки та медицину. Вона неймовірна, адже об'єднує окремі функції всіх клітин, тканин і органів у функціональне ціле – тіло людини. Наш організм – це справді набагато більше, ніж сума його частин, і життя залежить від цього загального функціонування, а не тільки від функціонування частин тіла окремо від інших.

Звідси випливає важливе запитання: як узгоджується робота окремих органів і систем для підтримання належного функціонування всього організму? На щастя, наші тіла мають велику мережу механізмів зворотного зв'язку, які забезпечують баланс, без якого ми не змогли б жити. Цей високий рівень внутрішнього контролю фізіологи називають *гомеостазом*. У патологічному стані функціональна рівновага та гомеостаз часто серйозно порушуються. Навіть якщо одне порушення сягає межі, тіло більше не може жити. Одна з цілей книги – підкреслити ефективність механізмів гомеостазу організму, а також описати їхні функції в разі захворювань.

Інша мета – забезпечити якомога вищу точність. Здійснити перевірку фактів, а також досягти збалансованості тексту допомогли пропозиції та зауваження багатьох студентів, фізіологів і клініцистів з усього світу. Проте через імовірність помилки під час обробки тисяч біт інформації ми просимо читачів сповіщати нас про помилки або неточності. Фізіологи розуміють важливість зворотного зв'язку для правильного функціонування людського організму; зворотний зв'язок так само важливий для постійного

Передмова

вдосконалення нашого підручника. Ми висловлюємо щире подяку багатьом людям, які вже допомогли нам. Ваші відгуки сприяли поліпшенню тексту.

Стисло пояснимо певні особливості 14-го видання. Багато розділів підручника було переглянуто, щоб охопити нові принципи фізіології й проілюструвати їх за допомогою нових рисунків, проте ми ретельно контролювали обсяг книги – завдяки цьому обмеженню її можуть ефективно використовувати як студенти медичних спеціальностей, так і медичні працівники. Нові списки літератури було сформовано з урахуванням передусім того, як у цих публікаціях викладено принципи фізіології, та якості використаних у них джерел, а також доступності. Вибіркова бібліографія наприкінці розділів переважно містить нещодавно опубліковані оглядові статті з наукових журналів, доступ до яких можна вільно отримати на сайті PubMed за посиланням <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/>. Ці джерела, а також відповідні перекресні посилання можна використовувати для ширшого вивчення фізіології загалом.

Щоб забезпечити максимальну лаконічність, нам довелося вдатися до більш спрощеного й догматичного викладу багатьох фізіологічних принципів, ніж хотілося б. Проте за допомогою бібліографії можна більше дізнатися про наявні суперечності та не вирішені питання в розумінні складних функцій людського організму в нормальному і патологічному стані.

Ще однією особливістю цієї книги є те, що в ній використано шрифти двох різних розмірів. Матеріал, надрукований великим шрифтом, – це фундаментальна інформація з фізіології, яка буде потрібна студентам протягом фактично всього періоду навчання. Матеріал, поданий дрібним шрифтом на

блідо-бузковому тлі, охоплює: 1) відомості з анатомії, хімії тощо, потрібні для розгляду теми (більшість студентів вивчатимуть їх докладніше в інших курсах); 2) інформацію з фізіології, що має особливе значення для певних розділів клінічної медицини; 3) дані, що будуть корисні тим студентам, які хочуть глибше вивчити конкретні фізіологічні механізми.

Для самоперевірки засвоєння основних принципів фізіології читачі можуть використовувати книгу «Огляд фізіології за Гайтоном і Голлом», яка містить понад 1000 практичних запитань, узгоджених зі змістом цього підручника.

Висловлюємо щире подяку багатьом людям, які допомогли підготувати це видання, зокрема нашим колегам із відділення фізіології та біофізики Медичного центру Університету Міссісіпі, які подали нам цінні пропозиції. З інформацією про співробітників нашого відділення і стислим описом його науково-дослідної та освітньої діяльності можна ознайомитися на сторінці: <http://physiology.umc.edu/>. Ми особливо вдячні Стефані Лукас (Stephanie Lucas) за надану допомогу та Джеймсу Перкінсу (James Perkins) за чудові ілюстрації. Також висловлюємо подяку Еліз О'Грейді (Elyse O'Grady), Дженніфер Шрайнер (Jennifer Shreiner), Грейс Ондерлінде (Grace Onderlinde), Ребеці Грьюлов (Rebecca Grulow) та всій команді Elsevier за відмінну редакторську роботу й високі стандарти виробництва.

Насамкінець дякуємо численним читачам, які продовжують допомагати нам удосконалювати підручник. Сподіваємося, що це видання вам сподобається й буде навіть кориснішим, ніж попередні.

Джон Е. Голл
Майкл Е. Голл

Зміст

ЧАСТИНА ІХ**Нервова система. А. Загальні принципи та сенсорна фізіологія****РОЗДІЛ 46****Організація нервової системи.****Основні властивості синапсів та нейромедіаторів**

Загальна організація нервової системи

Основні рівні функцій центральної нервової системи

Порівняння нервової системи з комп'ютером

Синапси центральної нервової системи

Особливості синаптичної передачі

РОЗДІЛ 47**Сенсорні рецептори, нейронні ланцюги для оброблення інформації**

Типи сенсорних рецепторів і стимули, які вони виявляють

Трансдукція сенсорних подразників у нервові імпульси

Передача інтенсивності сигналу по нервових шляхах – просторова та часова сумація

Передача та оброблення сигналів у нейронних пулах

Нестабільність і стабільність нейронних ланцюгів

РОЗДІЛ 48**Соматичні відчуття. І. Загальна організація, тактильні відчуття та відчуття положення тіла**

Сенсорні шляхи передачі соматичних сигналів у центральну нервову систему

Передача інформації в системі задній стовп – медіальна петля

Передача сенсорних сигналів через передньолатеральний шлях

РОЗДІЛ 49**Соматичні відчуття. ІІ. Біль, головний біль і температурні відчуття**

Швидкий і повільний біль та їх характеристики

Больові рецептори та їх стимуляція

Подвійні шляхи передачі больових сигналів у центральну нервову систему

Система пригнічення болю (аналгезія) у головному й спинному мозку

Відбитий біль

Вісцеральний біль

Температурні відчуття

ЧАСТИНА Х**Нервова система. Б. Спеціальні відчуття****РОЗДІЛ 50****Око. І. Оптична система ока і зір**

Фізичні принципи оптики

Оптична система ока

Механізм «акомодації»

Рідина ока – внутрішньоочна рідина

РОЗДІЛ 51**Око. ІІ. Рецепторна і нейронна функція сітківки**

Анатомія та функції структурних елементів сітківки

Фотохімія зору

Колірний зір

Нейронна функція сітківки

РОЗДІЛ 52**Око. ІІІ. Центральна нейрофізіологія зору**

Зорові шляхи

Організація та функції зорової кори

Нейронні моделі стимуляції аналізу візуальних зображень

Руки очей та їх контроль

Автономний контроль акомодациі та зіничного отвору	103	Мозолисте тіло та передня спайка передають думки, інформацію пам'яті, навчання та іншу інформацію між двома півкулями мозку	181
РОЗДІЛ 53		Думки, свідомість та пам'ять	182
Слухова чутливість	107	РОЗДІЛ 59	
Барабанна перетинка і система кісточок	107	Лімбічна система і гіпоталамус – поведінкові та мотиваційні механізми мозку	187
Завитка	108	Активуюча мотиваційна система мозку	187
Центральні слухові механізми	114	Лімбічна система	190
РОЗДІЛ 54		Гіпоталамус – головний центр контролю лімбічної системи	191
Відчуття хімічної природи – смак і нюх	119	Специфічні функції інших частин лімбічної системи	196
Відчуття смаку	119	РОЗДІЛ 60	
Відчуття запаху	123	Стани мозкової активності: сон, мозкові хвили, епілепсія, психози та деменція	199
		Сон	199
ЧАСТИНА XI		РОЗДІЛ 61	
Нервова система. В. Моторна та інтегративна нейрофізіологія		Автономна нервова система та мозкова речовина надниркових залоз	211
РОЗДІЛ 55		Загальна організація автономної нервової системи	211
Моторні функції спинного мозку. Рефлекси спинного мозку	129	Основні характеристики симпатичної та парасимпатичної функції	213
Організація моторних функцій спинного мозку	129	Вибіркова стимуляція органів-мішеней симпатичною і парасимпатичною системами або «масовий розряд»	222
М'язові сенсорні рецептори – м'язові веретена й сухожилкові органи Гольджі – і їх роль у м'язовому контролі	131	РОЗДІЛ 62	
Згинальний рефлекс і рефлекси відсмикування	136	Церебральний кровотік. Спинномозкова рідина. Метаболізм мозку	225
Перехресний розгинальний рефлекс	138	Мозковий кровотік	225
Реципрокне гальмування та реципрокна іннервація	138	Система спинномозкової рідини	229
Позотонічний рефлекс і локомоція	139	Метаболізм мозку	232
РОЗДІЛ 56		ЧАСТИНА XII	
Роль кори та стовбура мозку в контролі моторних функцій	143	Фізіологія травної системи	
Моторна кора і кірково-спинномозковий шлях	143	РОЗДІЛ 63	
Контроль моторних функцій стовбуром мозку	149	Основні принципи роботи травної системи: рухова активність, нервова регуляція і кровообіг	237
Відчуття та підтримка рівноваги	151	Основні принципи рухової активності травного шляху	237
РОЗДІЛ 57		Нервова регуляція функцій травної системи. Ентеральна нервова система	239
Мозочок та основні ядра. Внесок у загальний моторний контроль	157	Гормональна регуляція рухової активності органів травлення	242
Мозочок та його моторні функції	157	Рухи, зумовлені функціонуванням органів травної системи	243
Основні ядра та їх моторні функції	166		
Інтеграція багатьох частин загальної системи моторного контролю	171		
РОЗДІЛ 58			
Кора мозку. Інтелектуальні функції мозку. Навчання та пам'ять	173		
Фізіологічна анатомія кори головного мозку	173		
Функції специфічних ділянок кори	174		

Рух крові в органах травлення – нутрощевий
кровообіг

244

РОЗДІЛ 64

Просування і перемішування їжі у травному шляху

249

Споживання їжі

249

Рухові функції шлунка

252

Рухи тонкої кишки

255

Рухи ободової кишки

257

Інші автономні рефлексії, які впливають
на функцію кишки

259

РОЗДІЛ 65

Секреторні функції травного шляху

261

Загальні закономірності травної секреції

261

Секреція слини

263

Шлункова секреція

265

Підшлункова секреція

270

Виділення жовчі печінкою

273

Травні соки тонкої кишки

276

РОЗДІЛ 66

Перетравлення і всмоктування у травному шляху

279

Перетравлення різних речовин
шляхом гідролізу

279

Основні принципи всмоктування
у травному шляху

283

Всмоктування у тонкій кишці

285

Всмоктування у товстій кишці:
утворення фекалій

289

РОЗДІЛ 67

Фізіологія розладів травлення

291

ЧАСТИНА XIII

Обмін речовин і терморегуляція

РОЗДІЛ 68

Метаболізм вуглеводів і синтез аденозинтрифосфату

301

РОЗДІЛ 69

Метаболізм ліпідів

311

Загальні особливості хімічної структури
тригліцеридів (нейтральних жирів)

311

Транспорт ліпідів у рідинах організму

311

РОЗДІЛ 70

Метаболізм білків

325

РОЗДІЛ 71

Печінка

331

РОЗДІЛ 72

Баланс у харчуванні. Регуляція споживання їжі. Ожиріння і голодування. Вітаміни та мінерали

337

Надходження та використання енергії

у стаціонарних умовах збалансовані

337

Регуляція споживання їжі та накопичення енергії

339

РОЗДІЛ 73

Енергетичний обмін та метаболізм

355

РОЗДІЛ 74

Регуляція температури тіла та гарячка

363

Нормальні значення температури тіла

363

Температура тіла контролюється балансуванням
між утворенням та віддачею тепла

363

Регуляція температури тіла – роль гіпоталамуса

368

Порушення регуляції температури тіла

372

ЧАСТИНА XIV

Ендокринологія та репродукція

РОЗДІЛ 75

Введення в ендокринологію

379

Координація функцій організму за допомогою
хімічних месенджерів

379

Хімічна будова та синтез гормонів

380

Секреція, транспортування та виведення
гормонів із крові

383

Механізми дії гормонів

384

РОЗДІЛ 76

Гормони гіпофіза та їх контроль гіпоталамусом

393

Гіпофіз та його зв'язок з гіпоталамусом

393

Гіпоталамус контролює секрецію гіпофіза

394

Фізіологічні функції гормону росту

396

Задня частка гіпофіза та її зв'язок
із гіпоталамусом

403

РОЗДІЛ 77

Метаболічні гормони щитоподібної залози

407

Синтез і секреція метаболічних гормонів
щитоподібної залози

407

Фізіологічні функції гормонів щитоподібної
залози

411

Регуляція секреції гормонів щитоподібної
залози

415

РОЗДІЛ 78**Гормони кори надниркових залоз**

Кортикостероїди: мінералокортикоїди, глюкокортикоїди та андрогени

Синтез і секреція гормонів кори надниркових залоз

Функції мінералокортикоїдів – альдостерону

Функції глюкокортикоїдів

РОЗДІЛ 79**Інсулін, глюкагон і цукровий діабет**

Інсулін та його метаболічні ефекти

Глюкагон та його функції

Стисло про регуляцію рівня глюкози в крові

РОЗДІЛ 80**Паратгормон. Кальцитонін.****Метаболізм кальцію та фосфату. Вітамін D. Кістки і зуби**

Огляд регуляції кальцію та фосфату у позаклітинній рідині та плазмі

Кістки та їхній взаємозв'язок із позаклітинним кальцієм і фосфатом

Вітамін D

Паратгормон

Кальцитонін

Узагальнення контролю концентрації іонів кальцію

Фізіологія зубів

РОЗДІЛ 81**Репродуктивна та гормональна функції чоловіка (і функція епіфіза)**

Сперматогенез

Чоловічий статевий акт

Тестостерон та інші чоловічі статеві гормони

РОЗДІЛ 82**Жіноча фізіологія до вагітності та жіночі гормони**

421 Фізіологічна анатомія жіночих статевих органів 497

421 Оогенез і розвиток фолікулів у яєчниках 497

421 Жіноча гормональна система 498

424 Місячний цикл яєчників і функція гонадотропних гормонів 498

429 Функції гормонів яєчників – естрадіолу та прогестерону 503

441 Регулювання жіночого місячного циклу – взаємодія між гормонами яєчників та гіпоталамо-гіпофізарних гормонів 508

451 та гіпоталамо-гіпофізарних гормонів 508

453 Жіночий статевий акт 512

РОЗДІЛ 83**Вагітність і лактація**

Дозрівання і запліднення яйцеклітини 517

Раннє харчування ембріона 519

Анатомія та функції плаценти 519

Гормональні фактори під час вагітності 521

Пологи 527

Лактація 529

РОЗДІЛ 84**Фізіологія плода та новонародженого**

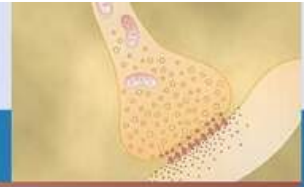
533

ЧАСТИНА XV**Фізіологія спорту****РОЗДІЛ 85****Фізіологія спорту**

547

Показчик

559



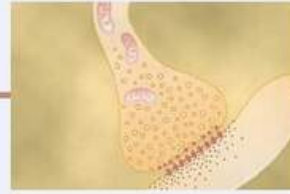
IX

ЧАСТИНА

Нервова система. А. Загальні принципи та сенсорна фізіологія

ЗМІСТ ЧАСТИНИ

- | | |
|----|--------------------------------------------------------------------------------------------|
| 46 | Організація нервової системи. Основні властивості синапсів та нейромедіаторів |
| 47 | Сенсорні рецептори, нейронні ланцюги для оброблення інформації |
| 48 | Соматичні відчуття. I. Загальна організація, тактильні відчуття та відчуття положення тіла |
| 49 | Соматичні відчуття. II. Біль, головний біль і температурні відчуття |



Організація нервової системи. Основні властивості синапсів та нейромедіаторів

Нервова система унікальна у величезній складності розумових процесів і контрольних дій, які вона може виконувати. Кожну хвилину вона отримує мільйони бітів інформації від різних сенсорних нервів та органів чуття, а потім інтегрує все це для визначення відповідей організму.

Перед початком вивчення нервової системи читач повинен переглянути розд. 5 і 7, в яких представлено принципи мембранних потенціалів і передачі сигналів у нервах і через нервово-м'язові з'єднання (синапси).

ЗАГАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

НЕЙРОН – ОСНОВНА ФУНКЦІОНАЛЬНА ОДИНИЦЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

Центральна нервова система, за оцінками, містить від 80 до 100 млрд нейронів. На **рис. 46-1** показано типовий нейрон у моторній корі головного мозку. Вхідні сигнали потрапляють у цей нейрон через синапси, розташовані переважно на нейрональних дендритах, а також на тілі клітини. Для різних типів нейронів може бути лише кілька сотень або до 200 000 таких синаптичних зв'язків із вхідних волокон. На відміну від цього, вихідний сигнал проходить через один аксон, залишаючи нейрон. Потім цей аксон може мати багато окремих гілок до інших частин нервової системи або до периферії.

Особливістю більшості синапсів є те, що сигнал зазвичай проходить тільки в одному напрямку – від аксона попереднього нейрона до дендритів на клітинних мембранах наступних нейронів. Ця функція змушує сигнал рухатися в необхідних напрямках для виконання певних нервових функцій.

СЕНСОРНА ЧАСТИНА НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ – СЕНСОРНІ РЕЦЕПТОРИ

Здебільшого діяльність нервової системи ініціюється сенсорними подразненнями, які збуджують *сенсорні рецептори* – зорові рецептори в очі, слухові рец-

тори у вусі, тактильні рецептори на поверхні тіла й інші типи рецепторів. Ці сенсорні подразнення можуть спричиняти негайні реакції мозку або викликати спогади про переживання, які можуть зберігатися в мозку протягом кількох хвилин, тижнів чи років і визначати реакції організму в майбутньому.

На **рис. 46-2** показано *соматичну* частину сенсорної системи, яка передає сенсорну інформацію від рецепторів усієї поверхні тіла й від деяких глибоких структур. Ця інформація надходить у центральну нервову систему через периферійні нерви й миттєво проводиться в кількох сенсорних ділянках у: 1) спинному мозку на всіх рівнях; 2) ретикулярній формації довгастого мозку, мосту та середньому мозку; 3) мозочку; 4) таламусі; 5) ділянках кори великих півкуль.

МОТОРНА ЧАСТИНА НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ – ЕФЕКТОРИ

Найважливіша роль нервової системи полягає в контролі різноманітних рухів тіла. Це завдання досягається шляхом контролю: 1) скорочення відповідних скелетних м'язів усього тіла; 2) скорочення непосмугованих (гладких) м'язів у внутрішніх органах; 3) секреції активних хімічних речовин як екзокринними, так й ендокринними залозами в багатьох частинах тіла. Ці дії в сукупності називаються *руховими функціями* нервової системи, а м'язи й залози – *ефекторами*, оскільки вони є фактичними анатомічними структурами, які виконують функції, продиктовані нервовими сигналами.

На **рис. 46-3** показано «скелетну» моторну нервову вісь нервової системи для контролю скорочення скелетних м'язів. Паралельно цій осі діє інша система, названа *автономною нервовою системою*, для контролю гладких м'язів, залоз та інших внутрішніх систем організму; ця система розглядається в розд. 61.

На **рис. 46-3** зверніть увагу, що скелетні м'язи можна контролювати на багатьох рівнях центральної нервової системи, включно з: 1) спинним мозком; 2) ретикулярною формацією довгастого мозку,

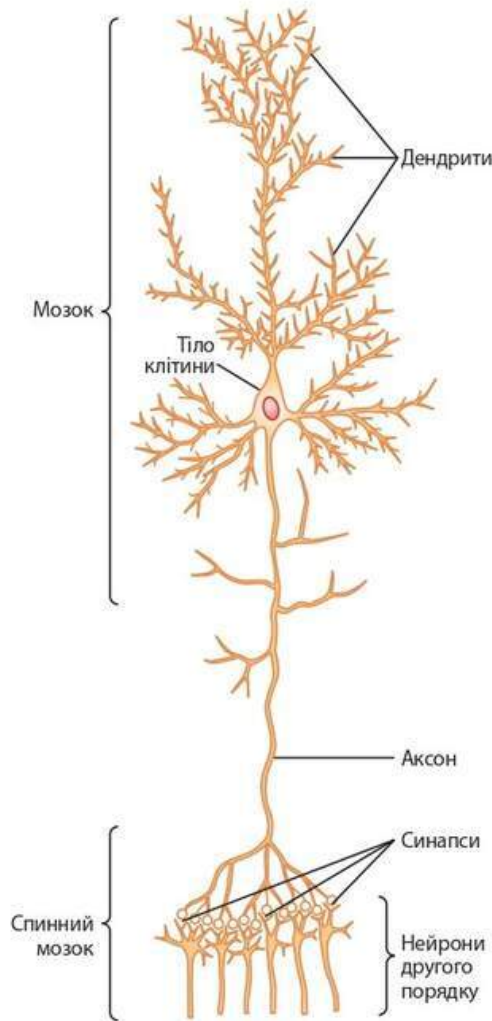


Рисунок 46-1. Структура великого нейрона в мозку; показано його важливі функціональні частини

мосту та середнього мозку; 3) основними ядрами; 4) мозочком; 5) моторною корою. Кожна з цих ділянок має свою особливу роль. Нижні рівні пов'язані насамперед з автоматичними, миттєвими реакціями м'язів на сенсорні подразники, а вищі рівні – з цілеспрямованими складними м'язовими рухами, які контролюються когнітивними процесами мозку.

ОБРОБЛЕННЯ ІНФОРМАЦІЇ ЯК ІНТЕГРАТИВНА ФУНКЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

Однією з найважливіших функцій нервової системи є оброблення вхідної інформації для ініціювання відповідних психічних та рухових реакцій. Більше 99 % усієї сенсорної інформації відкидається мозком як несуттєва й неважлива. Наприклад, людина зазвичай не знає про частини тіла, які контактують з одягом, а також тиск під час сидіння. Так само увага звертається лише на випадковий об'єкт у полі зору, і

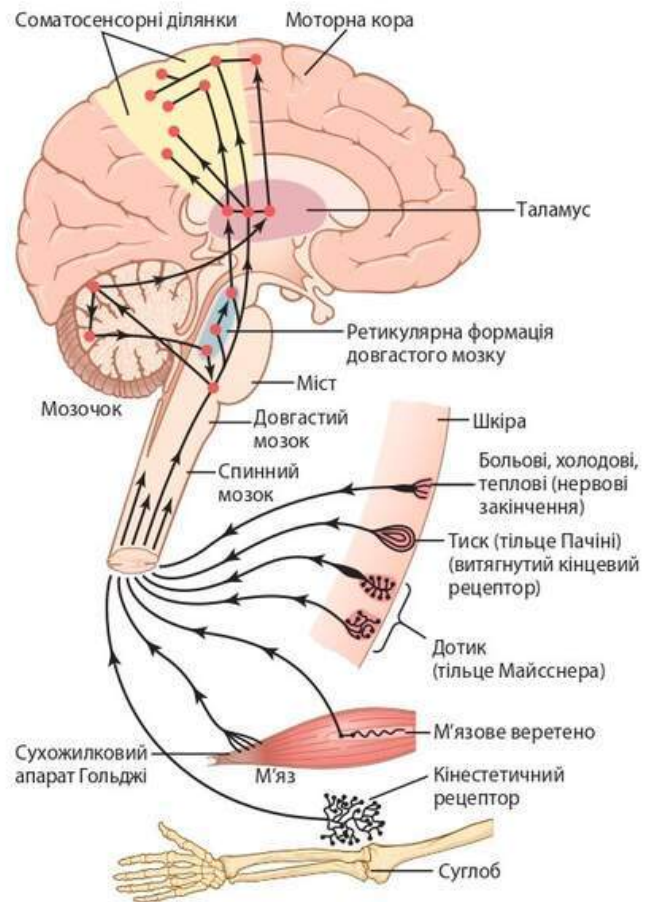


Рисунок 46-2. Соматосенсорна вісь нервової системи

навіть фоновий шум нашого оточення зазвичай відводиться до підсвідомості.

Однак, коли важлива сенсорна інформація збуджує розум, вона негайно спрямовується в належні інтегративні й рухові ділянки мозку, щоб зумовити бажані реакції. Таке спрямування та оброблення інформації називається *інтегративною функцією* нервової системи. Таким чином, якщо людина кладе руку на гарячу плиту, бажаною миттєвою відповіддю є відсмикування руки. Інші пов'язані з цим відповіді – переміщення всього тіла від плити й, можливо, навіть крики від болю.

РОЛЬ СИНАПСІВ В ОБРОБЛЕННІ ІНФОРМАЦІЇ

Синапс є точкою з'єднання між двома нейронами. Далі в цьому розділі ми детальніше розглянемо синаптичну функцію. Однак тут важливо зауважити, що синапси визначають напрямки, якими нервові сигнали будуть поширюватися нервовою системою. Деякі синапси легко передають сигнали від одного нейрона до іншого, тоді як інші – з ускладненнями. Також *фасилітаційні* й *гальмівні* сигнали з інших ділянок нервової системи можуть контролювати си-

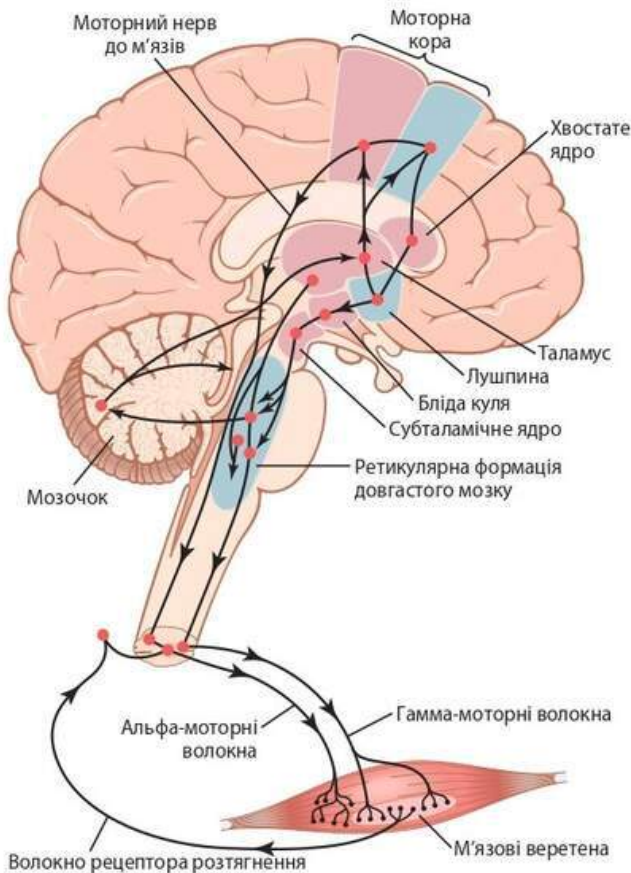


Рисунок 46-3. Скелетна моторна нервова вісь нервової системи

напичні передачі, іноді відкриваючи синапси для передачі та закриваючи їх в інший час. Крім того, деякі постсинаптичні нейрони реагують великою кількістю вихідних імпульсів, а інші відповідають лише кількома. Таким чином, синапси виконують вибірку дію, часто блокуючи слабкі сигнали, дозволяючи сильним сигналам проходити, але, інколи, вибираючи й посилюючи певні слабкі сигнали, і часто спрямовують ці сигнали не тільки в одному, а й в багатьох напрямках.

ЗБЕРІГАННЯ ІНФОРМАЦІЇ – ПАМ'ЯТЬ

Лише невелика частина навіть найважливішої сенсорної інформації зазвичай ініціює негайну рухову реакцію. Тоді як значна частина інформації зберігається для майбутнього контролю рухової діяльності і для використання у процесах мислення. Здебільшого зберігання інформації відбувається в *корі головного мозку*, але навіть нижчі відділи головного мозку, а також спинний мозок можуть зберігати невеликі обсяги інформації.

Зберігання інформації – це процес, що ми називаємо *пам'яттю*, який також є функцією синапсів. Кожного разу, коли певні типи сенсорних сигналів проходять через послідовності синапсів, ці синапси

стають більш здатними передавати такий самий тип сигналу наступного разу, цей процес називається *фасилітацією*. Після того як сенсорні сигнали пройшли через синапси багато разів, синапси стають настільки «полегшеними», що сигнали, які генеруються в самому мозку, також можуть спричинити передачу імпульсів через ті самі послідовності синапсів, навіть коли сенсорний вхід не збуджений. Цей процес дає людині уявлення про переживання оригінальних відчуттів, хоча сприйняття – це лише спогади про відчуття.

Точні механізми, за допомогою яких довгострокове полегшення синапсів відбувається у процесі організації пам'яті, все ще невизначені, але те, що відомо про цей та інші деталі процесу сенсорної пам'яті, обговорюється в розд. 58.

Після того як спогади збережені в нервовій системі, вони стають частиною мозкового механізму оброблення інформації для майбутнього «мислення». Тобто процеси мислення мозку порівнюють нові сенсорні переживання зі збереженими спогадами; спогади потім допомагають вибрати важливу нову сенсорну інформацію та спрямувати її у відповідні місця зберігання пам'яті для подальшого використання або в моторні ділянки для ініціювання негайних реакцій організму.

ОСНОВНІ РІВНІ ФУНКЦІЙ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

Нервова система людини успадкувала особливі функціональні можливості з кожного етапу еволюційного розвитку людини. З цієї спадщини 3 основні рівні центральної нервової системи мають специфічні функціональні характеристики: 1) *рівень спинного мозку*; 2) *нижчі відділи мозку, або підкірковий рівень*; 3) *вищі відділи мозку, або кірковий рівень*.

РІВЕНЬ СПИННОГО МОЗКУ

Ми часто думаємо про спинний мозок як про канал для сигналів від периферії тіла до мозку або в протилежному напрямку від мозку назад до тіла. Це припущення далеко від істини. Навіть після перерізання спинного мозку в ділянці верхніх шийних сегментів багато високоорганізованих функцій спинного мозку продовжувалися. Наприклад, нейронні ланцюги в спинному мозку можуть спричиняти: 1) рухи ходьби; 2) рефлекс, які ініціюють відведення частини тіла від небезпечних предметів; 3) рефлекс, які утримують позу ніг для підтримки положення тіла проти гравітації; 4) рефлекс, які контролюють місцеві кровоносні судини, діяльність шлунка й кишківника або виведення сечі. Насправді вищі рівні нервової системи часто працюють не шляхом відправлення сигналів безпосередньо на периферію тіла, а шляхом відправлення сигналів у центри управління

спинного мозку, просто «надаючи команди» центрам спинного мозку для виконання своїх функцій.

НИЖЧІ ВІДДІЛИ МОЗКУ, АБО ПІДКІРКОВИЙ РІВЕНЬ

Багато, якщо не більшість, того, що ми називаємо підсвідомою діяльністю тіла, контролюється в нижчих відділах мозку, тобто в довгастому мозку, мості, середньому мозку, гіпоталамусі, таламусі, мозочку й основних ядрах. Наприклад, підсвідомий контроль артеріального тиску й дихання здійснюється в основному в довгастому мозку й мості. Контроль рівноваги є комбінованою функцією старих частин мозочка й ретикулярної формації, моста й середнього мозку. Рефлекси годування, такі як слиновиділення та облизування губ у відповідь на смак їжі, контролюються ділянками в довгастому мозку, мосту, середньому мозку, мигдалику й гіпоталамусі. Крім того, багато емоційних станів, зокрема гнів, збудження, сексуальна реакція, реакція на біль і реакція на задоволення, все ще можуть виникати після руйнування більшої частини кори головного мозку.

ВИЩІ ВІДДІЛИ МОЗКУ, АБО КІРКОВИЙ РІВЕНЬ

Після попереднього перерахунку багатьох функцій нервової системи, які здійснюються в спинному мозку й нижчих рівнях головного мозку, можна запитати: «Що ж залишилося робити корі головного мозку?». Відповідь на це запитання складна, але починається вона з того, що кора головного мозку – це надзвичайно велике сховище пам'яті. Кора ніколи не функціонує наодинці, але завжди у зв'язку з нижчими відділами нервової системи.

Без кори головного мозку функції нижчих мозкових центрів часто неточні. Величезне сховище кіркової інформації зазвичай перетворює ці функції на визначальні й точні операції.

Зрештою кора головного мозку має важливе значення для більшості наших розумових процесів, але вона не може функціонувати сама по собі. Насправді, саме нижчі мозкові центри, а не кора, ініціюють *неспання* в корі головного мозку, тим самим відкриваючи свій банк спогадів для розумового механізму мозку. Таким чином, кожна частина нервової системи виконує специфічні функції, але лише кора відкриває світ збереженої інформації для використання її розумом.

ПОРІВНЯННЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ З КОМП'ЮТЕРОМ

Очевидно, що комп'ютери мають багато спільних рис з нервовою системою. По-перше, всі комп'ютери мають схеми введення, які можна порівняти з

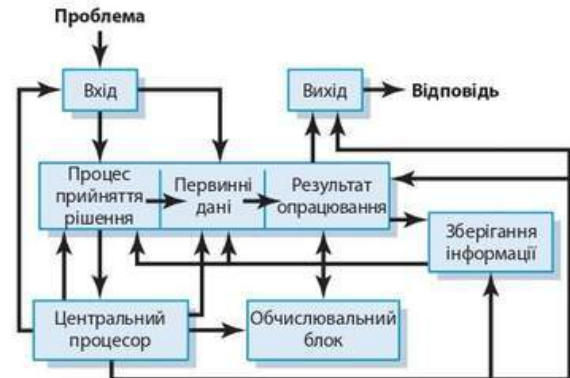


Рисунок 46-4. Структурна схема комп'ютера загального призначення, що показує основні компоненти та їх взаємозв'язок

сенсорною частиною нервової системи, а також вихідні схеми, аналогічні моторній частині нервової системи.

У простих комп'ютерах вихідні сигнали управляються безпосередньо вхідними сигналами, що працюють так само, як прості рефлекси спинного мозку. У більш складних комп'ютерах вихід визначається вхідними сигналами та інформацією, яка вже зберігалася в пам'яті комп'ютера, що має аналогію зі складнішими рефлекторними реакціями й аналізуючими механізмами вищої нервової системи людини. Крім того, оскільки комп'ютери стають більш складними, необхідно додати ще одну одиницю, названу *центральною процесором*, що визначає послідовність усіх операцій. Ця одиниця аналогічна механізму управління в мозку, які направляють увагу людини спочатку на одну думку або відчуття, або рухову активність, потім на іншу, і так далі, поки не відбудуться складні послідовності думки або дії.

На **рис. 46-4** показано просту блок-схему комп'ютера. Навіть побіжне вивчення цієї діаграми демонструє її схожість з нервовою системою. Той факт, що основні компоненти комп'ютера загального призначення аналогічні компонентам нервової системи людини, свідчить про те, що мозок має багато особливостей комп'ютера, безперервно збираючи сенсорну інформацію та використовуючи її, одночасно зі збереженою інформацією, для аналізу щоденного перебігу активності організму.

СІНАПСИ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

Інформація передається в центральній нервовій системі переважно у вигляді потенціалів дії, які називаються *нервовими імпульсами*, через послідовність нейронів, один за одним. Однак кожен імпульс може бути (1) заблокований при його передачі від одного нейрона до іншого або (2) перетворений з одного імпульсу в повторювані імпульси, або ж

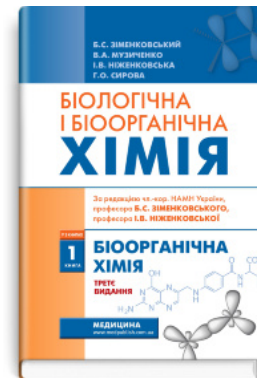
Рекомендована література



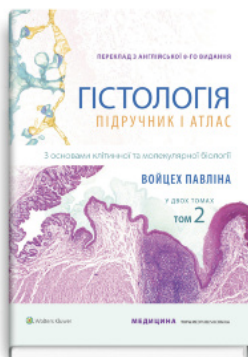
Медична фізіологія за
Гайтоном і Голлом:
14-е видання: у 2
томах. Том 1



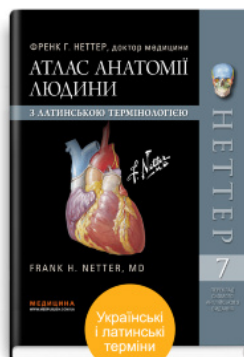
Біологічна і
біоорганічна хімія: у 2
книгах. Книга 2.
Біологічна хімія:
підручник



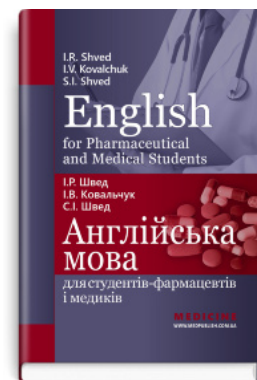
Біологічна і
біоорганічна хімія: у 2
книгах. Книга 1.
Біоорганічна хімія:
підручник



Гістологія: підручник і
атлас. З основами
клітинної та
молекулярної біології:
8-е видання: у 2 томах.
Том 2



Атлас анатомії людини
з латинською
термінологією: 7-е
видання



English for
Pharmaceutical and
Medical Students =
Англійська мова для
студентів-фармацевтів
і медиків: навчальний
посібник

Перейти до категорії
Анатомія. Фізіологія. Гістологія



КУПИТИ