

Содержание

Предисловие к первому изданию	10
Предисловие ко второму изданию	12
Сокращения и единицы измерения	13
Сокращения	13
Единицы измерения	14
Глава 1. Электрофизиология	15
Физиологический смысл биопотенциалов	15
Общие характеристики и регистрация биопотенциалов	18
Общие принципы возникновения биопотенциалов	19
Потенциал покоя	22
Потенциал действия	24
Возбудимость	30
Проведение биопотенциалов	35
Глава 2. Физиология синапсов	40
Общие сведения	40
Физиология	41
Глава 3. Физиология мышц	47
Общий механизм мышечного сокращения	47
Скелетные мышцы	48
Гладкие мышцы	53
Глава 4. Общая физиология ЦНС	62
Нейрон	62
Рефлекс	66
Координация функций ЦНС	67
Глава 5. Физиология двигательных систем	78
Общие принципы управления движениями	78
Спинальный мозг	81
Ствол мозга	88
Кора головного мозга	95
Мозжечок	98
Базальные ядра	106
Глава 6. Физиология вегетативных систем	111
Общие принципы	111
Гипоталамус	111
Вегетативная нервная система	113

Глава 7. Физиология эндокринной системы	118
Общая эндокринология	118
Гипоталамо-гипофизарная система	133
Глава 8. Физиология репродукции	144
Общие принципы	144
Эмбриогенез половых органов	145
Репродуктивная функция у мужчин	147
Репродуктивная функция у женщин	150
Глава 9. Физиология крови	159
Объем и состав крови	159
Внутренняя среда	160
Кислотно-щелочное равновесие	161
Водно-осмотическое равновесие	170
Электролитный состав	178
Гемостаз	181
Эритроцитарные антигены и группы крови	195
Лейкоцитарные антигены и трансплантация органов	198
Глава 10. Физиология дыхания	199
Общие принципы	199
Легочная вентиляция	199
Транспорт газов кровью	209
Внешнее дыхание	217
Регуляция дыхания	220
Регуляция эритропоэза	223
Глава 11. Физиология обмена веществ и энергии	225
Субстратное обеспечение энергетического обмена	225
Энергетический баланс	248
Питание	252
Терморегуляция	253
Глава 12. Физиология пищеварения	259
Общие принципы работы ЖКТ	259
Функции ЖКТ	261
Физиология отделов ЖКТ	269
Глава 13. Физиология сердца	285
Физиологические свойства сердца	285
Электрокардиография	297
Насосная функция сердца	311
Регуляция деятельности сердца	315
Глава 14. Физиология кровообращения	323
Строение системы кровообращения	323
Функция гемодинамики	324
Показатели гемодинамики	324
Законы гемодинамики	327
Кровообращение в разных отделах большого круга	331
Регуляция гемодинамики	336

Глава 15. Физиология почек	352
Общие принципы работы почек	352
Общие механизмы работы почек	356
Проксимальный отдел нефрона	362
Почечная регуляция водно-осмотического равновесия	367
Почечная регуляция кислотно-щелочного равновесия	378
Почечная регуляция электролитного состава крови	382
Клиренс	383
Глава 16. Общая физиология сенсорных систем	386
Психология восприятия	386
Общая сенсорная физиология	389
Глава 17. Частная физиология сенсорных систем	398
Зрение	398
Слух	418
Вестибулярная чувствительность	424
Вкус	427
Обоняние	429
Поверхностная чувствительность	431
Проприоцептивная чувствительность	436
Интероцептивная чувствительность	436
Боль	437
Глава 18. Физиология высших психических функций	441
Поведение и высшие психические функции	441
Кора головного мозга	442
Активация мозга	451
Эмоции и мотивации	456
Познавательные функции	464
Исполнительные функции	474
Сознание, бессознательное и подсознание	476
Предметный указатель	479

Предисловие к первому изданию

Дорогие коллеги!

При написании этого учебника мы поставили перед собой три задачи.

Первая задача — изложить основные концепции физиологии. Эта наука сегодня стремительно развивается, лавинообразно нарастает поток новых сведений, касающихся в основном молекулярных механизмов физиологических функций, и в попытке охватить все эти сведения постоянно переиздаются и выходят новые, все более подробные учебники и руководства по физиологии. Однако нередко эти современные и, конечно, интересные и важные сведения превращаются в разрозненные элементы знания, по словам П. К. Анохина, «в грудю тонко отшлифованных колесиков, которые не желают сложиться в единый часовой механизм». При этом исчезает единое видение процессов, происходящих в организме, и физиология превращается из способа мышления в сумму знаний. Мы задались целью представить не столько отдельные факты, сколько единые, целостные концепции физиологии, не столько физиологию знающую, сколько физиологию понимающую. При этом, конечно же, многими данными, не имеющими, на наш взгляд, первостепенного значения для построения таких концепций, нам пришлось пожертвовать, и поэтому данная книга не может заменить объемных руководств по физиологии. Тем не менее основополагающие факты мы попытались сохранить, действуя по принципу «мудр не тот, кто знает много, а тот, кто знает то, что надо».

Вторая задача — представить современные стандарты медицинской физиологии. Сегодня физиология включает множество отдельных дисциплин: физиологию животных с ее упором на эволюцию физиологических функций, теоретическую физиологию с особым вниманием к истории науки, методикам и пр., спортивную физиологию и т. д. Все эти дисциплины в одном учебнике охватить невозможно, да и не особенно оправдано: очевидно, что биологу не так важны теория происхождения и анализ электрокардиограммы, а медику — подробное строение и функционирование нервных ганглиев у моллюсков. Мы писали наш учебник для врачей и студентов-медиков и поэтому попытались включить в него те современные, общепринятые в мировой практике физиологические схемы, которые служат теоретическим инструментом работы врача, «естественным у постели больного».

Третья задача — изложить концепции физиологии как можно более просто и доступно. Мы отдаем себе отчет в том, насколько сложна жизнь современного врача и студента-медика, и поэтому попытались сделать все, чтобы не добавлять им дополнительных мучений при чтении текста, написанного на таинственном языке физиологических журналов. Тем более что на самом деле медицинская физиология совсем не сложная дисциплина, в основе которой лежат элементарные концепции физики, химии и биологии, некоторое знание человеческого организма, а главное — простой здравый смысл.

Мы прекрасно осознаем, насколько эти задачи сложны. Наш педагогический опыт постоянно говорит нам о том, что самое трудное — это не изложить все, что мы знаем, а выделить главное и представить его как можно проще. Каждый преподаватель занимается этим всю свою жизнь и понимает, что на этом пути невозможно достичь совершенства. Конечно, это касается и настоящего учебника. Мы будем чрезвычайно признательны за все замечания и пожелания и непременно учтем их в следующем издании.

Автор бесконечно признателен редактору книги Татьяне Евгеньевне Кузнецовой, чья эрудиция может соперничать разве что с ее интуицией. А ее необычайные человеческие качества, среди которых — редкое сочетание непоколебимой принципиальности и глубокой доброжелательности, превратили наш долгий совместный труд в часы радости и вдохновения. Я приношу также глубокую благодарность Ольге Владимировне Сергеевой — опытному преподавателю физиологии и моей терпеливой жене, взявшей на себя тяжкое бремя полностью прочитать учебник, сделать важнейшие замечания и выдержать острые дискуссии по их поводу.

Н. Алипов

Предисловие ко второму изданию

С выхода в свет первого издания «Основ медицинской физиологии» прошло четыре года. Все это время мы имели ценнейшую возможность в ходе непосредственного педагогического процесса отмечать достоинства и недостатки нашего пособия, учитывать замечания и пожелания студентов, выявлять трудные для восприятия места. Довольно скоро мы убедились в том, насколько часто какие-то вещи, которые преподавателю со стажем кажутся самими собой разумеющимися, бывают совсем не так очевидны студенту, впервые изучающему физиологию. Разделы, которые мы считали простыми и ясными, вызывали неожиданные и совершенно естественные вопросы, заставляя нас вспоминать время собственного обучения на первых курсах мединститута, когда те же вопросы впервые вставали и перед нами. Из этого вытекал очевидный и ясный вывод: оценивать доступность текста должен тот, для кого этот текст написан — то есть сам студент.

В связи с этим мы предложили трем нашим студентам — бесспорно, одним из лучших — выступить в роли редакторов второго издания «Основ медицинской физиологии». Результат их труда превзошел наши ожидания: по тщательности и глубине проработки текста, количеству важных и точных замечаний, ответственному отношению к делу их работа по меньшей мере не уступала научному редактированию многих профессионалов. А объем их эрудиции и глубина мышления вселила надежду на то, что и в наше непростое время из стен мединститута продолжает выходить достойная смена. Автор с искренним удовольствием приносит благодарность студентам Российского национального исследовательского медицинского университета имени Н. И. Пирогова:

Федору Витрянскому (дневное отделение, педиатрический факультет);

Дмитрию Малышеву (дневное отделение, лечебный факультет);

Роману Масленникову (вечернее отделение, лечебный факультет).

Автор благодарен также студенту медико-биологического факультета РНИМУ им. Н. И. Пирогова Илье Соколову, прочитавшему главу по электрофизиологии и внесшему ценные предложения по ее улучшению.

Разумеется, при подготовке второго издания были учтены не только предложения по улучшению восприятия текста, но и многие последние достижения физиологии. Как и при работе над первым изданием, неоценимую помощь принесла редакторская правка Татьяны Евгеньевны Кузнецовой. Я глубоко признателен моей жене Ольге Владимировне Сергеевой за помощь в переработке многих сложных разделов, а также моим дорогим коллегам — сотрудникам кафедры физиологии РНИМУ им. Н. И. Пирогова — за важные замечания и постоянную поддержку.

Н. Алипов

Физиология двигательных систем

Общие принципы управления движениями

Классификация движений

Движения можно очень условно подразделить на:

- **позные** (сохранение позы; перемена позы; удержание позы при внешних воздействиях, например при резком торможении в поезде) и **локомоторные** (передвижения в пространстве, движения конечностей). Позные движения осуществляются постоянно (даже во сне человек принимает определенную позу), и любое локомоторное движение осуществляется на фоне позных;
- **стереотипные** и **нестереотипные**. Первые представляют собой врожденные программы, которые затем совершенствуются (стояние, ходьба), вторые преимущественно приобретенные и индивидуальные (игра на фортепиано). Позные движения в значительной степени стереотипны, локомоторные — наоборот.

Принципы организации двигательных систем

Иерархическая организация

Движения высших животных слишком сложны, чтобы они могли осуществляться одним отделом ЦНС. В связи с этим система управления движениями представляет собой распределенную систему, организованную по иерархическому принципу (рис. 5.1). Суть этой организации заключается в следующем.

1. Система состоит из трех уровней управления: 1) кора головного мозга; 2) ствол мозга; 3) спинной мозг.

2. Чем ниже уровень, тем более простые программы управления движениями в нем заложены. В спинном мозге заложены программы *элементов* основных движений. В стволе мозга заложены программы отдельных *цельных движений*. В коре головного мозга заложены программы сложных *поведенческих актов*.

3. Управление низшими центрами со стороны высших состоит в том, что при выполнении какого-либо движения высшие центры включают готовые программы, заложенные в низших центрах, и формируют из этих простых программ более сложные.

Рассмотрим работу этой системы на примере ходьбы (рис. 5.2). В нейронных контурах *спинного мозга* заложены такие элементы этого движения, как шага-

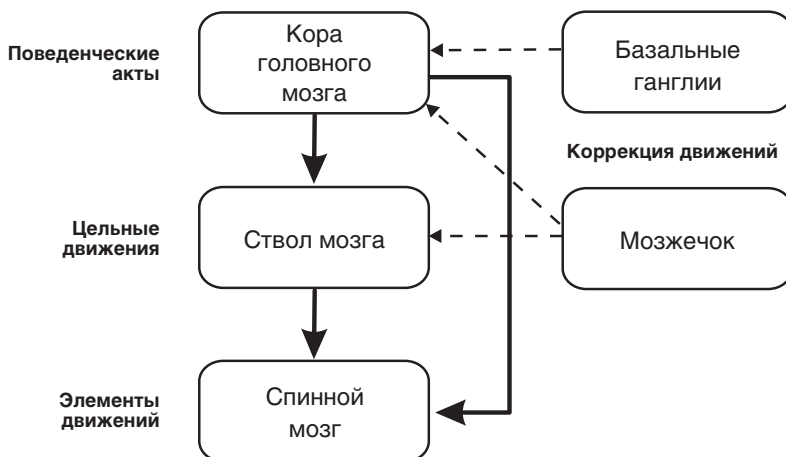


Рисунок 5.1. Иерархическая система управления движениями. Жирные линии — прямые влияния, тонкие пунктирные линии — корректирующие влияния.

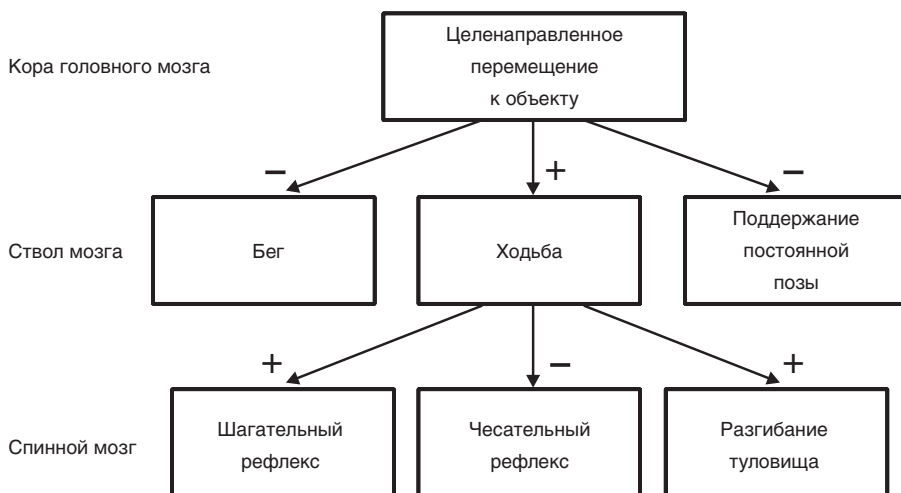


Рисунок 5.2. Иерархическое управление в двигательных системах на примере целенаправленной ходьбы. Ствол мозга активирует заложенные в спинном мозге элементы ходьбы (шагательный рефлекс, разгибание туловища и др.), собирая из них программу ходьбы; прочие рефлекс (например, чесательный) при этом тормозятся. Кора головного мозга активирует эту стволовую программу ходьбы, подавляя при этом программы бега и др. (+) — активация; (-) — торможение.

тельный рефлекс (одновременное сгибание одной конечности и разгибание противоположной, затем наоборот). *Ствол мозга* активирует этот и другие элементы, собирая из них программу ходьбы, включающей координированные движения всеми четырьмя конечностями, поддержание туловища и шеи в разогнутом состоянии и т. п.; при этом прочие рефлекс, например чесательный, тормозятся. Наконец, *кора головного мозга* включает заложенную в стволе мозга

программу ходьбы в нужное время и в нужном направлении, подавляя при этом программы бега и др. Таким образом, спинной мозг непосредственно управляет мышцами, ствол мозга управляет нейронными контурами спинного мозга, а кора головного мозга — центрами ствола мозга.

С такой организацией системы управления движениями связаны два важных термина — **сегментарный и надсегментарный отделы ЦНС**. Сегментарным называют отдел, непосредственно управляющий мышцами (и внутренними органами), а надсегментарным — управляющий программами, заложенными в сегментарных отделах. Каждый центр сегментарного отдела управляет мышцами в пределах одного сегмента, а центры надсегментарных отделов объединяют несколько сегментарных программ в единое движение. Спинной мозг является преимущественно сегментарным отделом (хотя благодаря собственным путям, соединяющим его сегменты, в нем имеются и отдельные надсегментарные программы — например, шагательный рефлекс; см. ниже). Ствол мозга — смешанный отдел: с одной стороны, в нем заложены типичные надсегментарные программы цельных движений, с другой стороны, за счет ядер черепных нервов он иннервирует отдельные мышцы и органы по сегментарному принципу. Что же касается коры головного мозга и других высших центров, то они представляют собой типичные надсегментарные отделы.

Дополнительное прямое управление

Описанная выше трехуровневая магистраль обеспечивает основные, но лишь стереотипные, в основном врожденные и преимущественно позные движения. Действительно, только программы таких движений могут быть заложены в ядрах ствола мозга. Что же касается более сложных, нестереотипных приобретенных движений, то для их выполнения кора головного мозга должна непосредственно управлять спинным мозгом. Для этого существует прямой путь от коры головного мозга к спинному мозгу — **кортикоспинальный, или пирамидный путь**¹.

В связи с особой функцией пирамидного пути ранее его выделяли в особую пирамидную систему, а все остальные двигательные пути вместе с базальными ядрами объединяли под названием «экстрапирамидная система». Считалось, что пирамидная система отвечает за произвольные, а экстрапирамидная — за «автоматические» движения. Однако в дальнейшем выяснилось, что пирамидный путь отвечает не за все произвольные, а только за тонкие приобретенные движения, в основном рук и речевого аппарата; многие произвольные стереотипные движения, как и следовало ожидать, запускаются корой через пути, идущие к надсегментарным двигательным ядрам ствола. В связи с этим, а также многими другими соображениями, термин «экстрапирамидная система» постепенно размывается и применяется только для описания определенных клинических состояний.

Системы коррекции

Управление такими сложнейшими процессами, как движения, невозможно без систем, обеспечивающих уточнение и коррекцию управляющих программ. Роль этих систем играют **мозжечок и базальные ядра**. Сами по себе они не вызывают никаких движений (например, при электрическом раздражении), но уточняют все движения перед их началом или в ходе выполнения.

¹ К пирамидному пути относятся не только кортикоспинальный, но и кортикобульбарные пути, идущие от коры головного мозга к двигательным ядрам черепных нервов: как уже говорилось, эти ядра иннервируют мышцы по сегментарному принципу и потому аналогичны центрам спинного мозга.

Обратная связь

Для управления движениями необходимо постоянно получать обратную связь — информацию о том, как эти движения выполняются. Важнейшие виды чувствительности, обеспечивающие обратную связь, следующие:

- **проприоцептивная** (импульсация от мышц и суставов, несущая информацию о положении и направлении движений конечностей, силе и скорости сокращения мышц и т. п.);
- **вестибулярная** (импульсация от вестибулярного аппарата, несущая информацию о положении и движении головы в поле тяжести Земли).

Остальные виды чувствительности (прежде всего — зрительная) играют важную, но дополнительную роль.

Спинальный мозг

Основы анатомии

Спинальный мозг состоит из **сегментов** (сегмент спинного мозга — участок спинного мозга, дающий начало одной паре спинномозговых нервов и иннервирующий определенный участок тела). Сегменты, в свою очередь, объединяются в **отделы**: шейный (8 сегментов), грудной (12 сегментов), поясничный (5 сегментов), крестцовый (5 сегментов) и копчиковый (1—3 сегмента).

Основные компоненты спинного мозга — **серое и белое вещество**. Серое вещество представлено телами нейронов, белое — проводящими путями. На разрезе спинного мозга выделяют следующие основные структуры (рис. 5.3):

- в сером веществе — **передние, боковые** (имеются только на уровне от VIII шейного до III поясничного сегментов) и **задние рога**. В задние рога входят **задние корешки**, из передних рогов выходят **передние корешки**. Задние корешки начинаются от **спинномозговых ганглиев**. Передние рога и корешки являются двигательными, задние — чувствительными;
- в белом веществе — передние, боковые и задние **канатики**.

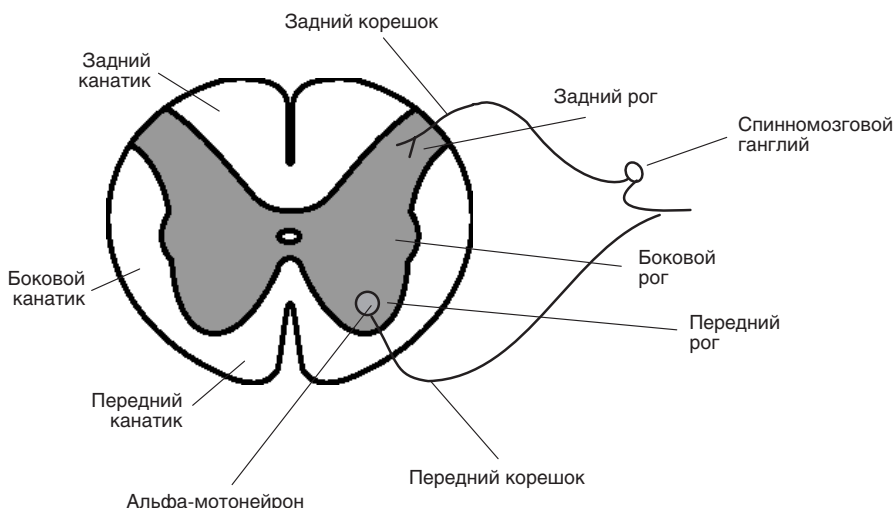


Рисунок 5.3. Поперечный срез спинного мозга.

Физиология почек

Общие принципы работы почек

Что требуется от работы почек

Главная функция почек — выделительная. Помимо нее почки выполняют и другие функции:

- **метаболическую** — в почках протекают глюконеогенез и другие необходимые для организма в целом обменные процессы;
- **эндокринную** — почки выделяют стимулятор эритропоэза эритропоэтин, активную форму витамина D кальцитриол, ренин и некоторые простагландины.

Здесь мы рассмотрим только выделительную функцию почек, а остальные функции — только в той мере, в которой они относятся к выделению.

Почки — главный орган, отвечающий за выведение нелетучих растворенных в крови веществ (за выведение летучих веществ, в норме представленных исключительно CO_2 , отвечают легкие). Все такие вещества можно (условно!) разделить на три группы.

- Полезные для организма вещества. Это глюкоза, аминокислоты и белки. Иными словами, к этой группе относятся **органические субстраты**.

- Вредные или бесполезные вещества:

- эндогенные вещества. Это продукты распада, прежде всего мочевины (главный продукт распада белков), а также мочевая кислота (главный продукт распада нуклеиновых кислот), креатинин, сульфат, метаболиты гормонов и пр.;
- экзогенные вещества. Это лекарственные средства, пищевые добавки и другие чужеродные организму соединения (ксенобиотики).

Таким образом, к этой группе относятся **метаболиты и ксенобиотики**.

- Вещества, концентрация которых в крови должна поддерживаться на строго определенном уровне. К ним относятся:

- вода, Na^+ и Cl^- . От соотношения этих веществ зависит водно-осмотическое равновесие (гл. 9);
- H^+ и щелочные анионы, главный из которых — HCO_3^- . От соотношения этих веществ зависит кислотно-щелочное равновесие (гл. 9);
- прочие электролиты, важнейшие из которых — K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и PO_4^{2-} .

Таким образом, к этой группе относятся **вода и электролиты**.

Требования, предъявляемые к выведению этих веществ, следующие:

- органические субстраты — полезные для организма вещества — не выводить;

- метаболиты и ксенобиотики — вредные или по крайней мере бесполезные для организма вещества — выводить максимально;
- воду и электролиты — постоянные компоненты внутренней среды — выводить в таком количестве, чтобы их содержание поддерживалось на постоянном уровне.

Выполняя эти требования, почки выполняют две основные функции (обе они относятся, разумеется, к главной — выделительной — функции почек).

- **Очищающая функция:** удаление из крови метаболитов и ксенобиотиков.
- **Гомеостатическая функция:** поддержание водно-осмотического равновесия, кислотно-щелочного равновесия, электролитного равновесия и, косвенно (путем регуляции водно-осмотического баланса), артериального давления.

Как почки выполняют эти требования

Нефрон

Структурно-функциональной единицей почки является нефрон. Его структура и основные отделы приведены на рис. 15.1¹.

Два этапа образования мочи: клубочковая фильтрация и канальцевый транспорт

Важнейшая задача почек — выведение метаболитов и ксенобиотиков. Некоторые из таких веществ выводятся в мочу (секретируются) с помощью специальных переносчиков, распознающих эти вещества. Однако невозможно предусмотреть переносчики для всех экзогенных веществ, подлежащих выведению из организма. В связи с этим природа пошла по пути **двухэтапной очистки крови: сначала в клубочках почек (рис. 15.1) отфильтровывается очень большой объем безбелковой части плазмы, а затем в канальцах почек распознаются и реабсорбируются (всасываются обратно в кровь) нужные для организма вещества.** Вредные и бесполезные вещества, то есть метаболиты и ксенобиотики, при этом остаются в моче. Таким образом, образование мочи происходит в два этапа.

1. Клубочковая фильтрация.

2. Канальцевый транспорт.

Хотя канальцевый транспорт представляет собой в основном **реабсорбцию**, то есть обратное всасывание отфильтрованных веществ в кровь, в небольшом объеме он идет и в противоположном направлении — из крови в мочу. Это **секреция**, необходимая для более полного выведения (и, соответственно, быстрого удаления из организма) ненужных веществ и для тонкой регуляции содержания в крови электролитов.

Обязательный и факультативный канальцевый транспорт

Обязательный канальцевый транспорт

В процессе клубочковой фильтрации образуется очень большой объем фильтрата — около 180 л/сут. Следовательно, сразу после фильтрации должна происходить реабсорбция большей части отфильтрованной жидкости. Эта жидкость должна быть близкой по рН, осмотическому давлению и концентрации основных электролитов к плазме (малейшие отклонения в составе реабсорбируемой жидкости, учитывая огромный объем реабсорбции, неминуемо привели бы к многократно большим отклонениям в составе плазмы). Кроме того, долж-

¹ В современных схемах используют более тонкое подразделение нефрона, выделяя до 14 отделов канальца.

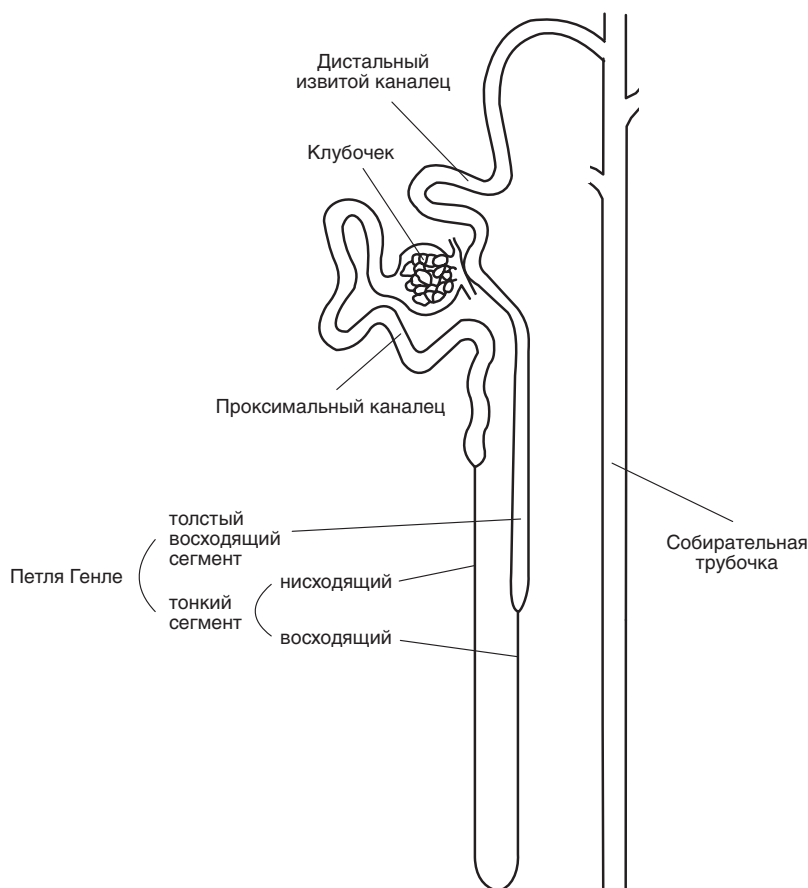


Рисунок 15.1. Нефрон (схема).

ны реабсорбируются все полезные вещества (органические субстраты) и при возможности дополнительно секретироваться в мочу все ненужные вещества, то есть метаболиты и ксенобиотики. Все эти процессы должны происходить обязательно, независимо от состояния организма. Это **обязательный канальцевый транспорт**.

Обязательный канальцевый транспорт протекает в проксимальном канальце — отделе нефрона, непосредственно следующем за клубочком. В соответствии с предъявляемыми к обязательному канальцевому транспорту требованиями в этом отделе нефрона:

- реабсорбируются две трети отфильтрованной жидкости;
- реабсорбируемая жидкость обладает такими же осмотическим давлением, рН и концентрацией основных электролитов (Na^+ , K^+ , Cl^- и Ca^{2+}), как и плазма крови;
- полностью реабсорбируются органические субстраты — глюкоза, аминокислоты и прошедшие в фильтрат белки;
- дополнительно секретированы из крови в мочу те ксенобиотики, для которых существуют переносчики.

Благодаря фильтрации с последующим обязательным канальцевым транспортом выполняется очищающая функция почек — удаление из организма метаболитов и ксенобиотиков.

Факультативный канальцевый транспорт

Из отфильтрованных за сутки 180 л жидкости в проксимальных канальцах реабсорбируются две трети, то есть 120 л. Еще 40 л реабсорбируются в петле Генле. Значит, объем поступающей к дистальному извитому канальцу жидкости составляет 20 л/сут. В пределах этого сравнительно небольшого объема действуют процессы **факультативного канальцевого транспорта** — реабсорбция и секреция изменяются в соответствии с потребностями организма. Так, в зависимости от потребления жидкости суточный объем мочи (диурез) может колебаться от 0,5 до 20 л; в зависимости от кислотно-щелочного состояния может выделяться кислая или щелочная моча и т. д.

Факультативный канальцевый транспорт протекает в дистальном отделе нефрона, включающем дистальный извитой каналец и собирательную трубочку. Его основные особенности следующие:

- факультативный канальцевый транспорт и, соответственно, дистальный отдел нефрона служат основной точкой приложения гормонов, регулирующих реабсорбцию и секрецию в соответствии с потребностями организма;
- от факультативного канальцевого транспорта зависят объем, осмолярность, рН и электролитный состав окончательной мочи.

Благодаря факультативному канальцевому транспорту выполняется гомеостатическая функция почек — поддержание водно-осмотического, кислотно-щелочного равновесия, электролитного равновесия и артериального давления.

Функциональные отделы нефрона

Итак, в нефроне можно выделить следующие основные функциональные отделы:

- **клубочек** (точнее, почечное тельце, состоящее из клубочка и капсулы клубочка, см. ниже), отвечающий за фильтрацию;
- **проксимальный каналец**, отвечающий за обязательные реабсорбцию и секрецию;
- **дистальный отдел** (дистальный извитой каналец + собирательная трубочка¹), отвечающий за факультативные реабсорбцию и секрецию;
- **петлю Генле**, выполняющую двойственную функцию: с одной стороны, в ней продолжается обязательная реабсорбция; с другой стороны, она имеет ключевое значение для почечной регуляции водно-осмотического баланса, так как от ее функции зависит способность почек концентрировать мочу (см. ниже).

В клубочке и проксимальном канальце происходят обязательные процессы — фильтрация с последующей обязательной реабсорбцией и секрецией. В связи с этим их можно объединить в единый **проксимальный отдел нефрона**.

Далее мы рассмотрим сначала общие механизмы работы почек; затем — физиологию проксимального отдела, в котором протекают обязательные процессы; наконец, факультативные процессы — почечную регуляцию водно-осмотического баланса и артериального давления, кислотно-щелочного равновесия и электролитного состава крови.

¹ Гистологически и эмбриологически собирательную трубочку относят не к нефрону, а к собирательной системе почек. Однако с физиологической точки зрения она неразрывно связана с канальцами, в ней продолжают процессы мочеобразования и на нее действуют те же гормоны, что на канальцы. В связи с этим в современной физиологической и клинической литературе собирательную трубочку считают последним отделом нефрона.

Общая физиология сенсорных систем

Изучение сенсорных систем включает две стороны:

- **субъективную** — как мы воспринимаем окружающий мир;
- **объективную** — почему (то есть посредством каких механизмов) мы его так воспринимаем.

Субъективную сторону изучает психология. Она исследует такие явления, как восприятие и ощущения. Объективную сторону изучает физиология. Ее предметом служат такие явления, как свойства рецепторов, кодирование информации и пр. Можно сказать, что психология исследует результат, а физиология — механизмы работы сенсорных систем.

Разговор о сенсорных системах мы начнем с основ психологии восприятия — сначала надо понять, каковы особенности нашего восприятия, а затем уже — какие механизмы обеспечивают эти особенности.

Психология восприятия

Самым плодотворным течением в области психологии восприятия стала *гештальтпсихология*, согласно которой мы всегда воспринимаем не отдельные раздражители, а цельный образ — **гештальт**. Чтобы воспринять цельный образ, надо: 1) выделить его из массы других раздражителей; 2) распознать, то есть «подогнать» под уже имеющийся в памяти привычный образ. А это означает, что мы, в отличие от фотоаппарата, не фиксируем все подряд и все как есть, а проводим определенные преобразования поступающей информации. Отсюда вытекают основные законы восприятия цельного образа (гештальтпсихологии).

1. **Закон фона и фигуры.** Во всем потоке воспринимаемой нами информации мы выделяем главное — фигуру; все остальное является фоном. Классический пример приведен на рис. 16.1, А. В зависимости от того, на чем мы сосредоточиваем внимание, мы видим на этом рисунке либо черную вазу на белом фоне, либо два обращенных друг к другу белых лица на черном фоне. Другой пример — **эффект вечеринки**: на шумной вечеринке (например, дискотеке) при интересном разговоре мы слышим не громкую музыку (фон), а тихую речь собеседника (фигуру).

2. **Закон постоянства восприятия.** Знакомые нам предметы распознаются нами и воспринимаются одинаковыми (постоянными), хотя их объективные образы (например, изображения на сетчатке) могут быть абсолютно различными. Пример: когда к нам приближается человек, то у нас не создается впечатления, будто он на глазах превращается в гиганта, хотя именно это и происходит с его изобра-

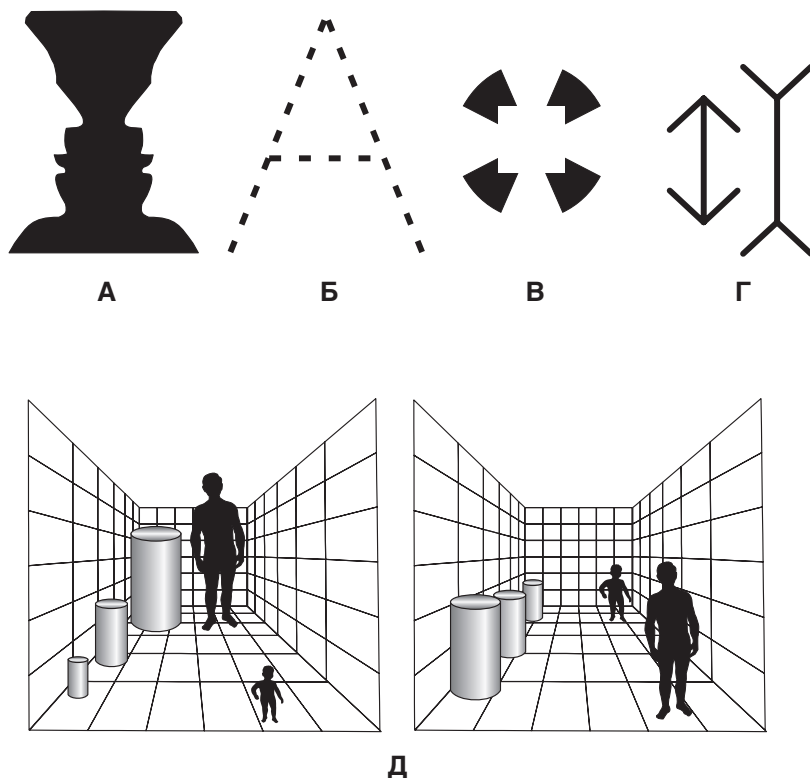


Рисунок 16.1. Законы восприятия и зрительные иллюзии. А. Закон фона и фигуры. Б. Заполнение пробелов. В. Построение гипотез. Г, Д. Зрительные иллюзии.

жением на сетчатке. Другой пример — монетка всегда кажется нам круглой, даже если повернута к нам почти в профиль и ее изображение на сетчатке эллипсоидное.

3. **Закон трансформации образа.** Этот закон констатирует тот факт, что выделение фигуры из фона и распознавание образа означают преобразование (трансформацию), порой значительное, поступающей информации (объективного образа). Для удобства можно разделить все виды трансформации образа на **ограничение** (устранение лишней информации), **дополнение** (добавление новой информации) и **изменение** (исправление поступающей информации), хотя все эти процессы почти всегда действуют одновременно.

- К механизмам ограничения относятся, в частности:
 - **ограниченность рецепторов** (например, мы не воспринимаем инфракрасные и ультрафиолетовые лучи);
 - **адаптация** (мы быстро перестаем воспринимать не изменяющуюся информацию — надетую на нас одежду; неподвижные предметы, если только не «ощупываем» их постоянно глазами; неизменные тактильные раздражители, именно поэтому мы кошку гладим, а не просто держим руку у нее на голове);
 - **избирательное внимание** на объекте, например упомянутый уже эффект вечеринки.
- К механизмам дополнения относятся:

- феномен **заполнения пробелов** — достраивание образа до знакомого. На рис. 16.1, *Б* изображены несколько черточек, которые наш мозг достраивает до буквы «А», мысленно заполняя пробелы между черточками;
- феномен **построения гипотез** — воспринимаемый образ мы пытаемся «подогнать» под какой-либо из уже знакомых, строя (неосознанно, разумеется) гипотезы — «а может, это квадрат? или круг? или, скажем, буква?» Пример приведен на рис. 16.1, *В*: мы четко видим на нем белый квадрат, хотя никакого квадрата на самом деле не изображено.
- Примеры изменения были приведены при обсуждении закона постоянства восприятия (монетка воспринимается всегда круглой, человек — всегда примерно одинакового роста).

Чрезвычайно важно, что все эти механизмы обусловлены тем, что *мозг сопоставляет объективный образ со знакомыми образами, хранящимися в памяти*, то есть пропускает поступающую информацию сквозь призму опыта. Более того, образ трансформируется в соответствии с нашим эмоциональным состоянием (ребенку в темной комнате костюм на вешалке кажется стоящим у стены черным человеком) и нашими ожиданиями («желаемое принимается за действительное»). Таким образом, в любом восприятии есть объективный компонент (поступающая информация) и накладывающийся на него субъективный компонент, или **апперцепция** («сверхвосприятие»).

Вклад объективного и субъективного компонентов может быть различным; чем больше дефицит объективной информации об образе, тем большую роль играет апперцепция. На этом основаны апперцепционные тесты, например тест чернильных пятен (тест Роршаха). В этом тесте на листок бумаги капают чернилами, затем этот листок складывают и разгибают; получается симметричная картинка (рис. 16.2). Человека просят рассказать, что он видит на этой картинке; поскольку на ней не изображено ничего, воспринимаемый человеком образ является почти чистой апперцепцией, и опытный психолог может по рассказу пациента распознать его настроение, мысли и ожидания.



Рисунок 16.2. Пятна Роршаха.

Любопытным примером трансформации образа с целью постоянства восприятия служат **иллюзии** — ошибочные восприятия реально существующих объектов. Наиболее распространены зрительные иллюзии, некоторые из которых приведены на рис. 16.1, *Г—Д*. На рис. 16.1, *Г* правая линия кажется длиннее, чем левая, хотя на самом деле они одинаковы. В левой части рис. 16.1, *Д* бочонки и человечки на заднем плане кажутся гораздо большими, чем на переднем плане; если же посмотреть на правую часть этого рисунка, то нам покажется, что бочонки и человечки на переднем и заднем плане примерно одинаковы (на самом деле соотношение между размерами бочонков и человечков и слева, и справа одинаковое). Зрительные иллюзии — это своеобразная плата за особенности нашего восприятия, но это очень небольшая плата за то, что человек на наших глазах не превращается из карлика в гиганта только потому, что шагнул нам навстречу!

Итак, сформулируем главные положения, следующие из психологических особенностей восприятия.

- Восприятие активно — воспринимаемый образ *трансформируется* мозгом.
- Эта трансформация направлена на то, чтобы доставить сознанию *оптимальный образ* — наиболее важный для текущей деятельности и по возможности распознанный.
- В этой трансформации ключевую роль играют *опыт* человека, а также его эмоциональный настрой и ожидания.

Общая сенсорная физиология

Основные понятия

Чувствительность и чувства

- **Чувствительность** — это вся та информация, которая поступает в ЦНС. Она включает как информацию об окружающей среде (зрительная, слуховая и пр.), так и информацию о состоянии организма (проприоцептивная, вестибулярная, интероцептивная, болевая).
- **Чувствами** традиционно называют те виды чувствительности, которые несут информацию об окружающей среде, то есть позволяют познать мир. Поскольку любой предмет можно увидеть, услышать, пощупать, понюхать и попробовать на вкус, выделяют пять чувств:
 - зрение;
 - слух;
 - осязание (в широком смысле — кожную чувствительность, включающую не только тактильную, но и температурную и болевую);
 - вкус;
 - обоняние.

Раздражители и модальности

- **Раздражители** — это физические и химические факторы, вызывающие активацию рецепторов и воспринимаемые сенсорными системами. Раздражители делятся на:
 - механические;
 - химические;
 - температурные;
 - электромагнитные (световые).
- **Модальность** — это качество ощущения, обусловленное активацией определенной сенсорной системы. Один и тот же раздражитель в зависимости от того, на какие рецепторы он действует, может вызывать разные ощущения (разных модальностей) — например, под действием механических раздражителей возникают слуховые, тактильные и вестибулярные ощущения, активируются проприорецепторы и барорецепторы и пр. Примеры модальностей — зрительная, слуховая, вкусовая, обонятельная, осморецепторная и другие. Таким образом, *раздражитель* — понятие *объективное*, а *модальность* — *субъективное*. Например, молекула глюкозы — это химический раздражитель, а сладкий вкус — модальность; фотон с длиной волны 600 нм — это электромагнитный раздражитель, а красный цвет — это модальность и т. п.

Адекватные и неадекватные раздражители

Каждый рецептор настроен на восприятие определенного раздражителя, но и другие раздражители могут вызвать активацию этого рецептора, если они доста-