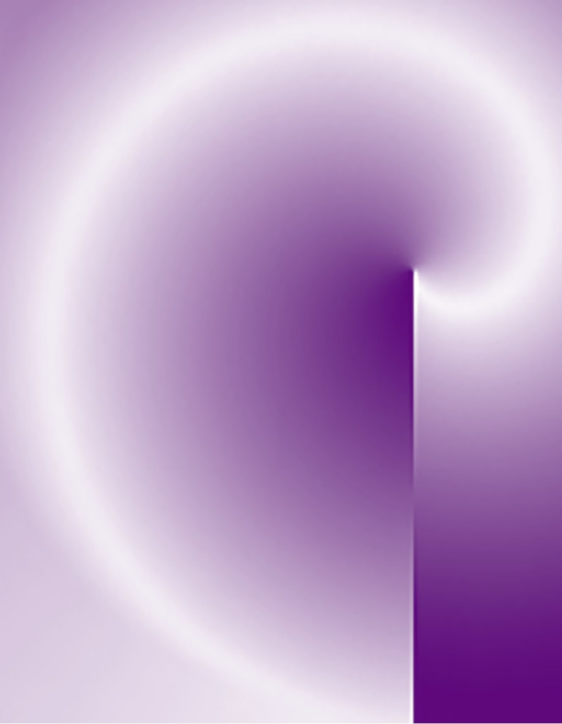


А. С. Солодков Е. Б. Сологуб

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

ОБЩАЯ · СПОРТИВНАЯ · ВОЗРАСТНАЯ

Учебник для высших учебных заведений
физической культуры



SPORT

ББК 28.707.3я73

С60

*Издание подготовлено на кафедре физиологии
Национального государственного университета
физической культуры, спорта и здоровья им. П.Ф. Лесгафта,
Санкт-Петербург*

Рецензенты:

В.И. Кулешов, доктор мед. наук, проф. (ВмедА им. С.М. Кирова)

И.М. Козлов, доктор биол. и доктор пед. наук, проф.

(НГУ им. П.Ф. Лесгафта, Санкт-Петербург)

Солодков А. С., Сологуб Е. Б.

С60 Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная
[Текст] : учебник. – 8-е издание. – М. : Спорт, 2018. –
620 с. : ил.

ISBN 978-5-9500179-3-3

Учебник подготовлен в соответствии с новой программой по физиологии для вузов физической культуры и требованиями Государственного стандарта высшего профессионального образования.

Для студентов, аспирантов, научных сотрудников, преподавателей, тренеров и врачей, работающих в области физической культуры.

ББК 28.707.3я73

ISBN 978-5-9500179-3-3

© Солодков А. С., Сологуб Е. Б.,
2001, 2005, 2008, 2015, 2017, 2018

© Оформление, издание,
ООО Издательство «Спорт», 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Часть I	
ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ	8
1. Введение. История физиологии	8
1.1. Предмет физиологии, ее связь с другими науками и значение для физической культуры и спорта	8
1.2. Методы физиологических исследований	9
1.3. Краткая история физиологии	10
2. Общие закономерности физиологии и ее основные понятия	12
2.1. Основные функциональные характеристики возбудимых тканей	12
2.2. Нервная и гуморальная регуляция функций	14
2.3. Рефлекторный механизм деятельности нервной системы	15
2.4. Гомеостаз	16
2.5. Возникновение возбуждения и его проведение	17
3. Нервная система	21
3.1. Основные функции ЦНС	21
3.2. Основные функции и взаимодействия нейронов	21
3.3. Особенности деятельности нервных центров	25
3.4. Координация деятельности ЦНС	29
3.5. Функции спинного мозга и подкорковых отделов головного мозга	33
3.6. Вегетативная нервная система	39
3.7. Лимбическая система	43
3.8. Функции коры больших полушарий	43
4. Высшая нервная деятельность	49
4.1. Условия образования и разновидности условных рефлексов	49
4.2. Внешнее и внутреннее торможение условных рефлексов	52
4.3. Динамический стереотип	52
4.4. Типы высшей нервной деятельности, первая и вторая сигнальная система	53
5. Нервно-мышечный аппарат	55
5.1. Функциональная организация скелетных мышц	55
5.2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна	57
5.3. Одиночное и тетаническое сокращение. Электрмиограмма	60

5.4. Морфофункциональные основы мышечной силы	63
5.5. Режимы работы мышцы	67
5.6. Энергетика мышечного сокращения	68
6. Произвольные движения	71
6.1. Основные принципы организации движений	71
6.2. Роль различных отделов ЦНС в регуляции позы-тонических реакций	75
6.3. Роль различных отделов ЦНС в регуляции движений	77
6.4. Нисходящие моторные системы	81
7. Сенсорные системы	83
7.1. Общий план организации и функции сенсорных систем	83
7.2. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов	84
7.3. Свойства рецепторов	86
7.4. Кодирование информации	87
7.5. Зрительная сенсорная система	88
7.6. Слуховая сенсорная система	93
7.7. Вестибулярная сенсорная система	96
7.8. Двигательная сенсорная система	99
7.9. Сенсорные системы кожи, внутренних органов, вкуса и обоняния	102
7.10. Переработка, взаимодействие и значение сенсорной информации	105
8. Кровь	109
8.1. Состав, объем и функции крови	110
8.2. Форменные элементы крови	112
8.3. Физико-химические свойства плазмы крови	116
8.4. Свертывание и переливание крови	118
8.5. Регуляция системы крови	121
9. Кровообращение	123
9.1. Сердце и его физиологические свойства	123
9.2. Движение крови по сосудам (гемодинамика)	128
9.3. Регуляция сердечно-сосудистой системы	132
10. Дыхание	136
10.1. Внешнее дыхание	136
10.2. Обмен газов в легких и их перенос кровью	139
10.3. Регуляция дыхания	143
11. Пищеварение	145
11.1. Общая характеристика пищеварительных процессов	145
11.2. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта	147
11.3. Всасывание продуктов переваривания пищи	153

12. Обмен веществ и энергии	155
12.1. Обмен белков	155
12.2. Обмен углеводов	156
12.3. Обмен липидов	157
12.4. Обмен воды и минеральных солей.....	159
12.5. Обмен энергии	160
12.6. Регуляция обмена веществ и энергии	163
13. Выделение	165
13.1. Общая характеристика выделительных процессов	165
13.2. Почки и их функции	165
13.3. Процесс мочеобразования и его регуляция	168
13.4. Гомеостатическая функция почек	170
13.5. Мочевыведение и мочеиспускание	170
13.6. Потоотделение	171
14. Тепловой обмен	173
14.1. Температура тела человека и изотермия	173
14.2. Механизмы теплообразования	174
14.3. Механизмы теплоотдачи	176
14.4. Регуляция теплообмена	177
15. Внутренняя секреция	178
15.1. Общая характеристика эндокринной системы.....	178
15.2. Функции желез внутренней секреции	181
15.3. Изменения эндокринных функций при различных состояниях	192

Часть II

СПОРТИВНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ 198

Раздел I

ОБЩАЯ СПОРТИВНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ 198

1. Спортивная физиология – учебная и научная дисциплина	199
1.1. Спортивная физиология, ее содержание и задачи	199
1.2. Кафедра физиологии и ее роль в становлении и развитии спортивной физиологии	201
1.3. Состояние и перспективы развития спортивной физиологии	206
2. Адаптация к физическим нагрузкам и резервные возможности организма	210
2.1. Динамика функций организма при адаптации и ее стадии	211
2.2. Физиологические особенности адаптации к физическим нагрузкам	215

2.3.	Срочная и долговременная адаптация к физическим нагрузкам	217
2.4.	Функциональная система адаптации	221
2.5.	Понятие о физиологических резервах организма	224
3.	Функциональные состояния спортсменов	226
3.1.	Общая характеристика функциональных состояний	226
3.2.	Физиологические закономерности развития функциональных состояний	229
3.3.	Виды функциональных состояний	231
4.	Функциональные изменения в организме при физических нагрузках	237
4.1.	Изменения функций различных органов и систем организма	237
4.2.	Функциональные сдвиги при нагрузках постоянной мощности	240
4.3.	Функциональные сдвиги при нагрузках переменной мощности	241
4.4.	Прикладное значение функциональных изменений для оценки работоспособности спортсменов	243
5.	Физиологическая характеристика состояний организма при спортивной деятельности	244
5.1.	Роль эмоций при спортивной деятельности	244
5.2.	Предстартовые состояния	247
5.3.	Разминка и вбрасывание	250
5.4.	Устойчивое состояние при циклических упражнениях	252
5.5.	Особые состояния организма при ациклических, статических и упражнениях переменной мощности	253
6.	Физическая работоспособность спортсмена	254
6.1.	Понятие о физической работоспособности и методические подходы к ее определению	255
6.2.	Принципы и методы тестирования физической работоспособности	257
6.3.	Связь физической работоспособности с направленностью тренировочного процесса в спорте	262
6.4.	Резервы физической работоспособности	264
7.	Физиологические основы утомления спортсменов	269
7.1.	Определение и физиологические механизмы развития утомления	269
7.2.	Факторы утомления и состояние функций организма	273

7.3. Особенности утомления при различных видах физических нагрузок	275
7.4. Предутомление, хроническое утомление и переутомление	278
8. Физиологическая характеристика восстановительных процессов	281
8.1. Общая характеристика процессов восстановления	281
8.2. Физиологические механизмы восстановительных процессов	283
8.3. Физиологические закономерности восстановительных процессов	285
8.4. Физиологические мероприятия повышения эффективности восстановления	288

Раздел II

ЧАСТНАЯ СПОРТИВНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ	291
9. Физиологическая классификация и характеристика физических упражнений	291
9.1. Различные критерии классификации упражнений	292
9.2. Современная классификация физических упражнений	293
9.3. Физиологическая характеристика спортивных поз и статических нагрузок	294
9.4. Физиологическая характеристика стандартных циклических и ациклических движений	298
9.5. Физиологическая характеристика нестандартных движений	303
10. Физиологические механизмы и закономерности развития физических качеств	305
10.1. Формы проявления, механизмы и резервы развития силы	306
10.2. Формы проявления, механизмы и резервы развития быстроты	310
10.3. Формы проявления, механизмы и резервы развития выносливости	313
10.4. Понятие о ловкости и гибкости. Механизмы и закономерности их развития	318
11. Физиологические механизмы и закономерности формирования двигательных навыков	320
11.1. Двигательные умения, навыки и методы их исследования	320
11.2. Физиологические механизмы формирования двигательных навыков	321

11.3. Физиологические закономерности и стадии формирования двигательных навыков	324
11.4. Физиологические основы совершенствования двигательных навыков	330
12. Физиологические основы развития тренированности	333
12.1. Физиологическая характеристика тренировки и состояния тренированности	334
12.2. Тестирование функциональной подготовленности спортсменов в покое	336
12.3. Тестирование функциональной подготовленности спортсменов при стандартных и предельных нагрузках	339
12.4. Физиологическая характеристика перетренированности и перенапряжения	343
13. Спортивная работоспособность в особых условиях внешней среды	346
13.1. Влияние температуры и влажности воздуха на спортивную работоспособность	346
13.2. Спортивная работоспособность в условиях измененного барометрического давления	348
13.3. Спортивная работоспособность при смене поясно-климатических условий	353
13.4. Физиологические изменения в организме при плавании	355
14. Физиологические основы спортивной тренировки женщин	357
14.1. Морфофункциональные особенности женского организма	357
14.2. Изменения функций организма в процессе тренировок	365
14.3. Влияние биологического цикла на работоспособность женщин	370
14.4. Индивидуализация тренировочного процесса с учетом фаз биологического цикла	373
15. Физиолого-генетические особенности спортивного отбора	375
15.1. Физиолого-генетический подход к вопросам спортивного отбора	376
15.2. Наследственные влияния на морфо-функциональные особенности и физические качества человека	378
15.3. Учет физиолого-генетических особенностей человека в спортивном отборе	383
15.4. Значение генетически адекватного и неадекватного выбора спортивной	

специализации, стиля соревновательной деятельности и сенсомоторного доминирования	390
15.5. Использование генетических маркеров для поиска высоко- и быстротренируемых спортсменов	395
16. Влияние генома на функциональное состояние, работоспособность и здоровье спортсменов	398
16.1. Хранение, передача наследственной информации и расшифровка генома	398
16.2. Генетические маркеры ДНК в спорте	402
16.3. Генетические допинги в спорте	405
16.4. Обнаружение допингов	415
16.5. Риск для здоровья	417
17. Физиологические основы оздоровительной физической культуры	421
17.1. Роль физической культуры в условиях современной жизни	422
17.2. Гипокинезия, гиподинамия и их влияние на организм человека	425
17.3. Основные формы оздоровительной физической культуры и их влияние на функциональное состояние организма	428

Часть III

ВОЗРАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ 435

1. Общие физиологические закономерности роста и развития организма человека	435
1.1. Периодизация и гетерохронность развития	435
1.2. Сенситивные периоды	438
1.3. Влияние наследственности и окружающей среды на развитие организма	441
1.4. Акселерация эпохальная и индивидуальная, биологический и паспортный возраст	444
2. Физиологические особенности организма детей дошкольного и младшего школьного возраста и их адаптация к физическим нагрузкам	448
2.1. Развитие центральной нервной системы, высшей нервной деятельности и сенсорных систем	448
2.2. Физическое развитие и опорно-двигательная система	456
2.3. Особенности крови, кровообращения и дыхания	457
2.4. Особенности пищеварения, обмена веществ и энергии	461

2.5. Особенности терморегуляции, процессов выделения и деятельности желез внутренней секреции	462
2.6. Физиологические особенности адаптации детей дошкольного и младшего школьного возраста к физическим нагрузкам	466
3. Физиологические особенности организма детей среднего и старшего школьного возраста и их адаптация к физическим нагрузкам	488
3.1. Развитие центральной нервной системы, высшей нервной деятельности и сенсорных систем	489
3.2. Физическое развитие и опорно-двигательная система	494
3.3. Особенности крови, кровообращения и дыхания	497
3.4. Особенности пищеварения, выделения и эндокринной системы	500
3.5. Особенности терморегуляции, обмена веществ и энергии	506
3.6. Физиологические особенности адаптации детей среднего и старшего школьного возраста к физическим нагрузкам	508
4. Физиологические особенности урока физической культуры в школе	530
4.1. Физиологическое обоснование нормирования физических нагрузок для детей школьного возраста	530
4.2. Изменение функций организма школьников на уроке физической культуры	533
4.3. Влияние занятий физической культурой на физическое, функциональное развитие, работоспособность и состояние здоровья школьников	536
4.4. Физиолого-педагогический контроль за занятиями физической культурой и физиологические критерии восстановления организма школьников	543
5. Физиологические особенности организма людей зрелого и пожилого возраста и их адаптация к физическим нагрузкам	548
5.1. Старение, продолжительность жизни, адаптивные реакции и реактивность организма	549
5.2. Возрастные особенности опорно-двигательного аппарата, вегетативных и сенсорных систем	553
5.3. Возрастные особенности регуляторных систем	557

5.4. Физиологические особенности адаптации людей зрелого и пожилого возраста к физическим нагрузкам	561
6. Физиологические особенности переработки информации у спортсменов разного возраста	573
6.1. Значение для спорта процессов переработки информации и их возрастные особенности	573
6.2. Физиологические основы процессов восприятия, принятия решения и программирования ответных действий	575
6.3. Скорость и эффективность тактического мышления. Пропускная способность мозга	579
6.4. Помехоустойчивость спортсменов, ее возрастные особенности	582
7. Функциональные асимметрии спортсменов разного возраста	583
7.1. Моторные асимметрии у человека, их возрастные особенности	583
7.2. Сенсорные и психические асимметрии. Индивидуальный профиль асимметрии	586
7.3. Проявление функциональной асимметрии у спортсменов	589
7.4. Физиологические основы управления тренировочным процессом с учетом функциональной асимметрии	593
8. Физиологические основы индивидуально-типологических особенностей спортсменов и их развитие в онтогенезе	595
8.1. Индивидуально-типологические особенности человека	596
8.2. Развитие типологических особенностей в онтогенезе	598
8.3. Индивидуально-типологические особенности спортсменов и их учет в тренировочном процессе	601
8.4. Индивидуально-типологические особенности биоритмов и их влияние на работоспособность человека	604
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	609

Часть I

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Любому тренеру и педагогу для успешной профессиональной деятельности необходимо знание функций организма человека. Лишь учет особенностей его жизнедеятельности может помочь правильно управлять ростом и развитием организма человека, сохранением здоровья детей и взрослых, поддержанием работоспособности даже в пожилом возрасте, рациональному использованию мышечных нагрузок в процессе физического воспитания и спортивной тренировки.

1. ВВЕДЕНИЕ. ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ

Датой становления современной физиологии является 1628 г., когда английский врач и физиолог Вильям Гарвей опубликовал результаты своего исследования по *кровообращению* у животных.

Физиология – *наука о функциях и механизмах деятельности клеток, тканей, органов, систем и всего организма в целом*. Физиологической функцией является проявление жизнедеятельности организма, имеющее приспособительное значение.

1.1. ПРЕДМЕТ ФИЗИОЛОГИИ, ЕЕ СВЯЗЬ С ДРУГИМИ НАУКАМИ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЗИЧЕСКОЙ КУЛЬТУРЫ И СПОРТА

Физиология как наука неразрывно связана с другими дисциплинами. Она базируется на знаниях физики, биофизики и биомеханики, химии и биохимии, общей биологии, генетики, гистологии, кибернетики, анатомии. В свою очередь, физиология является основой медицины, психологии, педагогики, социологии, теории и методики физического воспитания. В процессе развития физиологической науки из *общей физиологии* выделились различные *частные разделы*: физиология труда, физиология спорта, авиакосмическая физиология, физиология подводного труда, возрастная физиология, психофизиология и др.

Общая физиология представляет собой теоретическую основу физиологии спорта. Она описывает основные закономерности деятельности организма людей разного возраста и пола, различные функциональные состояния, механизмы работы отдельных органов и систем организма и их взаимодействия. Ее **практическое значение** состоит в научном обосновании возрастных этапов развития организма человека, индивидуальных особенностях отдельных людей, механизмов проявления их физических и умственных способностей, особенностей контроля и возможностей управления функциональным состоянием организма. Физиология вскрывает последствия вредных привычек у человека, обосновывает пути профилактики функциональных нарушений и сохранение здоровья. Знания физиологии помогают педагогу и тренеру в процессах спортивного отбора и спортивной ориентации, в прогнозировании успешности соревновательной деятельности спортсмена, в рациональном построении тренировочного процесса, в обеспечении индивидуализации физических нагрузок и открывают возможности использования функциональных резервов организма.

1.2. МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Физиология – наука экспериментальная. Знания о функциях и механизмах деятельности организма построены на опытах, проводимых на животных, наблюдениях в клинике, обследованиях здоровых людей в различных экспериментальных условиях. При этом в отношении здорового человека требуются методы, не связанные с повреждениями его тканей и проникновением во внутрь организма – так называемые **неинвазивные** методы.

В общей форме физиология использует три методических приема исследований: **наблюдение**, или метод «черного ящика», **острый опыт** и **хронический эксперимент**.

Классическими методами исследований являлись **методы удаления и методы раздражения** отдельных частей или целых органов, в основном применявшиеся в опытах на животных или во время операций в клинике. Они давали приблизительное представление о функциях удаленных или раздражаемых органов и тканей организма. В этом отношении прогрессивным методом исследования целостного организма стал **метод условных рефлексов**, разработанный И.П. Павловым.

В современных условиях наиболее распространены **электрофизиологические методы**, позволяющие регистрировать электрические процессы, не изменяя текущей деятельности изучаемых органов и без повреждения покровных тканей, – например, электрокардиография, электромиография, электроэнцефалография (регистрация электрической активности сердца, мышц и мозга). Развитие **радиотелеметрии** позволяет передавать эти получаемые записи на значительные расстояния, а **компьютерные технологии и специальные программы** обеспечивают тонкий анализ физиологических данных. Использование фотосъемки в инфракрасных лучах (**тепловидения**) позволяет выявить наиболее горячие или холодные участки тела, наблюдаемые в состоянии покоя или в результате деятельности. С помощью так называемой **компьютерной томографии**, не вскрывая мозга, можно увидеть морфофункциональные его изменения на различной глубине. Новые данные о работе мозга и отдельных частей тела дает изучение **магнитных колебаний**.

1.3. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ

Наблюдения за жизнедеятельностью организма производились с незапамятных времен. В XIV–XV веках до н. э. в **Древнем Египте** при изготовлении мумий люди хорошо знакомились с внутренними органами человека. В гробнице врача фараона Унаса изображены древние медицинские инструменты. В **Древнем Китае** только по пульсу удивительно тонко различали до 400 болезней. В IV–V веке до н. э. там было развито учение о функционально важных точках тела, которое в настоящее время явилось основой для современных разработок рефлексотерапии и иглоукалывания, Су-Джок терапии, тестирования функционального состояния скелетных мышц спортсмена по величине напряженности электрического поля кожи в биоэлектрически активных точках над ними. **Древняя Индия** прославилась своими особыми растительными рецептами, воздействием на организм упражнениями йоги и дыхательной гимнастики. В **Древней Греции** первые представления о функциях мозга и сердца высказывали в IV–V веке до н. э. Гиппократ (460–377 до н. э.) и Аристотель (384–322 до н. э.), а в **Древнем Риме** во II веке до н. э. – врач Гален (201–131 до н.э.).

Как экспериментальная наука физиология возникла в XVII веке, когда английский врач В. Гарвей открыл круги крово-

обращения. В этот же период французский ученый Р. Декарт ввел понятие рефлекс (отражение), описав путь внешней информации в мозг и обратный путь двигательного ответа. Работами гениального русского ученого М.В. Ломоносова и немецкого физика Г. Гельмгольца о трехкомпонентной природе цветного зрения, трактатом чеха Г. Прохазки о функциях нервной системы и наблюдениями итальянца Л. Гальвани о животном электричестве в нервах и мышцах отмечен **XVIII век**. В **XIX веке** разработаны представления английского физиолога Ч. Шеррингтона об интегративных процессах в нервной системе, изложенные в его известной монографии в 1906 г. Проведены первые исследования утомления итальянцем А. Моссо. Обнаружил изменения постоянных потенциалов кожи при раздражениях у человека И.Р. Тарханов (феномен Тарханова).

В XIX в. работами «отца русской физиологии» **И.М. Сеченова** (1829–1905) заложены основы развития многих областей физиологии – изучение газов крови, процессов утомления и «активного отдыха», а главное – открытие в 1862 г. торможения в центральной нервной системе («Сеченовского торможения») и разработка физиологических основ психических процессов человека, показавших рефлекторную природу поведенческих реакций человека («Рефлексы головного мозга», 1863). Дальнейшая разработка идей И.М. Сеченова шла двумя путями. С одной стороны, изучение тонких механизмов возбуждения и торможения проводилось в Санкт-Петербургском университете **И.Е. Введенским** (1852–1922). Им создано представление о физиологической лабильности как скоростной характеристике возбуждения и учение о парабииозе как общей реакции нервно-мышечной ткани на раздражение. В дальнейшем это направление было продолжено его учеником **А.А. Ухтомским** (1875–1942), который, изучая процессы координации в нервной системе, открыл явление доминанты (господствующего очага возбуждения) и роль в этих процессах усвоения ритма раздражений. С другой стороны, в условиях хронического эксперимента на целостном организме **И.П. Павлов** (1849–1936) впервые создал учение об условных рефлексах и разработал новую главу физиологии – физиологию высшей нервной деятельности. Кроме того, в 1904 г. за свои работы в области пищеварения И.П. Павлов, одним из первых русских ученых, был отмечен Нобелевской премией. Физиологические основы поведения человека, роль сочетанных рефлексов были разработаны **В.М. Бехтеревым**.

Крупный вклад в развитие физиологии внесли и другие выдающиеся отечественные физиологи: основатель эволюционной физиологии и адаптологии академик Л.А. Орбели; изучавший условно-рефлекторные влияния коры на внутренние органы акад. К.М. Быков; создатель учения о функциональной системе акад. П.К. Анохин; основатель отечественной электроэнцефалографии акад. М.Н. Ливанов; разработчик космической физиологии – акад. В.В. Парин; основатель физиологии активности Н.А. Бернштейн и многие др.

В области физиологии мышечной деятельности следует отметить основателя отечественной физиологии спорта – проф. **А.Н. Крестовникова** (1885–1955), написавшего первый учебник по физиологии человека для физкультурных вузов страны (1938) и первую монографию по физиологии спорта (1939), а также широко известных ученых – проф. Е.К. Жукова, В.С. Фарфеля, Н.В. Зимкина, А.С. Мозжухина и многих др., а среди зарубежных ученых – П.О. Астранда, А. Хилла, Р. Гранита, Р. Маргария и др.

2. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И ЕЕ ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Живые организмы представляют собой так называемые **открытые системы** (т.е. не замкнутые в себе, а неразрывно связанные с внешней средой). Они **состоят из белков и нуклеиновых кислот и характеризуются способностью к авторегуляции и самовоспроизведению**. Основные свойства живого организма – обмен веществ, раздражимость (возбудимость), подвижность, самовоспроизведение (размножение, наследственность) и саморегуляция (поддержание гомеостаза, приспособляемость-адаптивность).

2.1. ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Общим свойством всех живых тканей является раздражимость, т.е. **способность под влиянием внешних воздействий изменять обмен веществ и энергии**. Среди всех живых тканей организма особо выделяют возбудимые ткани (нервную, мышечную и железистую), реакция которых на раздражение связана с возникновением **специальных форм активности – электрических потенциалов и других явлений**.

Основными функциональными характеристиками возбудимых тканей являются возбудимость и лабильность.

Возбудимость – свойство возбудимых тканей отвечать на раздражение специфическим процессом возбуждения. Этот процесс включает электрические, ионные, химические и тепловые изменения, а также специфические проявления: в нервных клетках – импульсы возбуждения, в мышечных – сокращение или напряжение, в железистых – выделение определенных веществ. Он представляет собой переход из состояния физиологического покоя в деятельное состояние. Для нервной и мышечной ткани характерна также **способность передавать это активное состояние соседним участкам**, т.е. проводимость.

Возбудимые ткани характеризуются двумя основными нервными процессами – возбуждением и торможением. Торможение – это активная задержка процесса возбуждения. Взаимодействие этих двух процессов обеспечивает координацию нервной деятельности в целостном организме.

Различают местное (или локальное) возбуждение и распространяющееся. Местное возбуждение представляет незначительные изменения в поверхностной мембране клеток, а распространяющееся возбуждение связано с передачей всего комплекса физиологических изменений (импульса возбуждения) вдоль нервной или мышечной ткани. Для измерения возбудимости пользуются определением порога, т.е. **минимальной величины раздражения, при которой возникает распространяющееся возбуждение.** Величина порога зависит от функционального состояния ткани и от особенностей раздражителя, которым может быть любое изменение внешней среды (электрическое, тепловое, механическое и пр.). **Чем выше порог, тем ниже возбудимость, и наоборот.** Возбудимость может повышаться в процессе выполнения физических упражнений оптимальной длительности и интенсивности (например, под влиянием разминки, в ходе вработывания) и снижаться при утомлении, развитии перетренированности.

Лабильность – скорость протекания процесса возбуждения в нервной и мышечной ткани (лат. лабилис – «подвижный»). Понятие лабильности, или функциональной подвижности, было выдвинуто Н.Е. Введенским в 1892 г. В качестве одной из мер лабильности Н.Е. Введенский предложил максимальное количество волн возбуждения (электрических потенциалов действия), которое может воспроизводиться тканью в 1 секунду

в соответствии с ритмом раздражения. Лабильность характеризует скоростные свойства ткани. Она может повышаться под влиянием раздражений, тренировки, особенно у спортсменов при развитии качества быстроты.

2.2. НЕРВНАЯ И ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИЙ

У простейших одноклеточных животных одна единственная клетка осуществляет разнообразные функции. Усложнение же деятельности организма в процессе эволюции привело к разделению функций различных клеток – их специализации. Для управления такими сложными многоклеточными системами уже было недостаточно древнего способа – переноса регулирующих жизнедеятельность веществ жидкими средами организма.

Регуляция различных функций у высокоорганизованных животных и человека осуществляется двумя путями: гуморальным (лат. гумор – «жидкость») – через кровь, лимфу и тканевую жидкость и нервным.

Возможности гуморальной регуляции функций ограничены тем, что она действует **сравнительно медленно** и не может обеспечить срочных ответов организма (быстрых движений, мгновенной реакции на экстренные раздражители). Кроме того, гуморальным путем происходит широкое вовлечение различных органов и тканей в реакцию (по принципу **«Всем, всем, всем!»**). В отличие от этого, с помощью нервной системы возможно **быстрое и точное управление** различными отделами целостного организма, доставка сообщений точному адресату. Оба эти механизма тесно связаны, однако ведущую роль в регуляции функций играет нервная система.

В регуляции функционального состояния органов и тканей принимают участие особые вещества – нейропептиды, выделяемые железой внутренней секреции гипофизом и нервными клетками спинного и головного мозга. В настоящее время известно около сотни подобных веществ, которые являются осколками белков и, **не вызывая сами возбуждения клеток, могут заметно изменять их функциональное состояние**. Они влияют на сон, процессы обучения и памяти, на мышечный тонус (в частности, на позную асимметрию), вызывают обездвижение или обширные судороги мышц, обладают обезболивающим и наркотическим эффектом. Оказалось, что

концентрация нейропептидов в плазме крови у спортсменов может превышать средний уровень у нетренированных лиц в 6–8 раз, повышая эффективность соревновательной деятельности. В условиях чрезмерных тренировочных занятий происходит истощение нейропептидов и срыв адаптации спортсмена к физическим нагрузкам.

2.3. РЕФЛЕКТОРНЫЙ МЕХАНИЗМ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В деятельности нервной системы основным является рефлекторный механизм. Рефлекс – *это ответная реакция организма на внешнее раздражение, осуществляемая с участием нервной системы.*

Нервный путь рефлекса называется рефлекторной дугой. В состав рефлекторной дуги входят: 1) воспринимающее образование – рецептор; 2) чувствительный или афферентный нейрон, связывающий рецептор с нервными центрами; 3) промежуточные (или вставочные) нейроны нервных центров; 4) эфферентный нейрон, связывающий нервные центры с периферией; 5) рабочий орган, отвечающий на раздражение – мышца или железа.

Наиболее простые рефлекторные дуги включают всего две нервные клетки, однако множество рефлекторных дуг в организме состоят из значительного количества разнообразных нейронов, расположенных в различных отделах центральной нервной системы. Выполняя ответные реакции, нервные центры посылают команды к рабочему органу (например, скелетной мышце) через эфферентные пути, которые выполняют роль так называемых каналов прямой связи. В свою очередь, в ходе осуществления рефлекторного ответа или после него рецепторы, находящиеся в рабочем органе, и другие рецепторы тела посылают в центральную нервную систему информацию о результате действия. Афферентные пути этих сообщений – каналы обратной связи. Полученная информация используется нервными центрами для управления дальнейшими действиями, т.е. прекращением рефлекторной реакции, ее продолжением или изменением. Следовательно, основу целостной рефлекторной деятельности составляет не отдельная рефлекторная дуга, а замкнутое рефлекторное кольцо, образованное прямыми и обратными связями нервных центров с периферией.

2.4. ГОМЕОСТАЗ

Внутренняя среда организма, в которой живут все его клетки, – это **кровь, лимфа, межтканевая жидкость**. Ее характеризует **относительное постоянство** – гомеостаз различных показателей, так как любые ее изменения приводят к нарушению функций клеток и тканей организма, особенно высокоспециализированных клеток центральной нервной системы. К таким постоянным показателям гомеостаза относятся температура внутренних отделов тела, сохраняемая в пределах 36–37°C, кислотно-основное равновесие крови, характеризующееся величиной $\text{pH} = 7,4\text{--}7,35$, осмотическое давление крови (7,6–7,8 атм), концентрация гемоглобина в крови – 130–160 г/л и др.

Гомеостаз представляет собой не статическое явление, а **динамическое равновесие**. Способность сохранять гомеостаз в условиях постоянного обмена веществ и значительных колебаний факторов внешней среды обеспечивается комплексом регуляторных функций организма. Эти регуляторные процессы **поддержания динамического равновесия** получили название гомеостатического.

Степень сдвига показателей гомеостаза при существенных колебаниях условий внешней среды или при тяжелой работе у большинства людей очень невелика. Например, длительное изменение pH крови всего на 0,1–0,2 может привести к смертельному исходу. Однако в общей популяции имеются отдельные индивиды, обладающие способностью переносить гораздо большие сдвиги показателей внутренней среды. У высококвалифицированных спортсменов-бегунов в результате большого поступления молочной кислоты из скелетных мышц в кровь во время бега на средние и длинные дистанции pH крови может снижаться до величин 7,0 и даже 6,9. Лишь несколько человек в мире оказались способными подняться на высоту порядка 8800 м над уровнем моря (на вершину Эвереста) без кислородного прибора, т.е. существовать и двигаться в условиях крайнего недостатка кислорода в воздухе и, соответственно, в тканях организма. Эта способность определяется врожденными особенностями человека – так называемой **генетической нормой реакции**, которая даже для достаточно постоянных функциональных показателей организма имеет широкие индивидуальные различия.

2.5. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ЕГО ПРОВЕДЕНИЕ

2.5.1. Мембранные потенциалы

Мембрана клетки состоит из двойного слоя молекул липидов, повернутых «головками» наружу, а «хвостами» друг к другу. Между ними свободно плавают глыбы белковых молекул. Некоторые из них пронизывают мембрану насквозь. В части таких белков имеются особые поры или ионные каналы, через которые могут проходить ионы, участвующие в образовании мембранных потенциалов (рис. 1, А).

В возникновении и поддержании мембранного потенциала основная роль играют два специальных белка. Один из них выполняет роль особого натрий-калиевого насоса, который за счет энергии АТФ активно перекачивает натрий из клетки наружу, а калий внутрь клетки. В результате концентрация ионов калия становится внутри клетки выше, чем в омывающей клетку жидкости, а ионов натрия – выше снаружи.

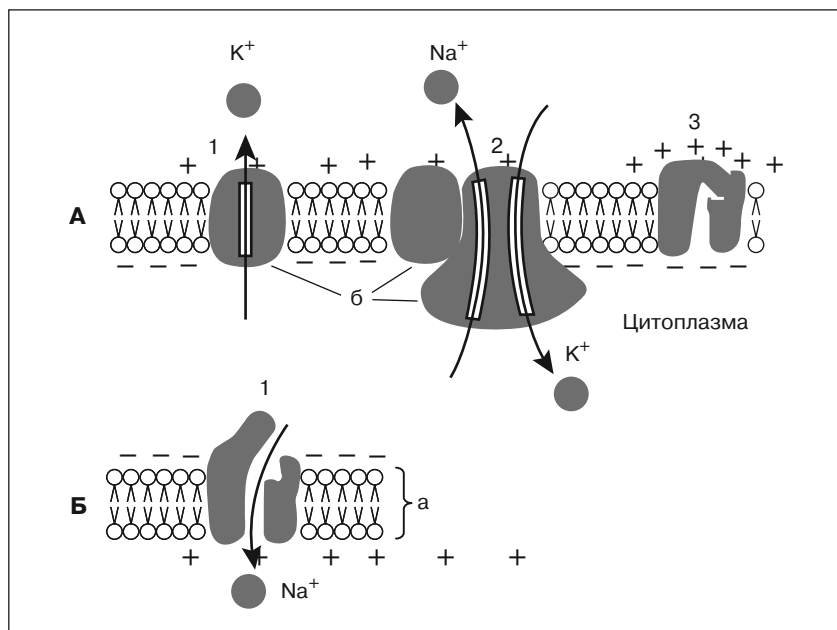


Рис. 1. Мембрана возбудимых клеток в покое (А) и при возбуждении (Б):

а – двойной слой липидов, б – белки мембраны;

А – каналы «утечки калия» (1), «натрий-калиевый насос» (2) и закрытый в покое натриевый канал (3); **Б** – открытый при возбуждении натриевый канал (1), вхождение ионов натрия в клетку и смена зарядов на наружной и внутренней стороне мембраны

Второй белок служит каналом утечки калия, через который ионы калия в силу диффузии стремятся выйти из клетки, где они содержатся в избытке. Ионы калия, выходя из клетки, создают положительный заряд на наружной поверхности мембраны. В результате внутренняя поверхность мембраны оказывается заряженной отрицательно по отношению к наружной. Таким образом, **мембрана в состоянии покоя поляризована, т.е. имеет определенную разность потенциалов по обе стороны мембраны**, называемая потенциалом покоя. Она равна для нейрона примерно минус 70 мВ, для мышечного волокна – минус 90 мВ. Измеряют мембранный потенциал покоя, вводя тонкий кончик микроэлектрода внутрь клетки, а второй электрод помещая в окружающую жидкость. В момент прокола мембраны и вхождения микроэлектрода внутрь клетки на экране осциллографа наблюдают смещение луча, пропорциональное величине потенциала покоя.

В основе возбуждения нервных и мышечных клеток лежит повышение проницаемости мембраны для ионов натрия – открытие натриевых каналов. Внешнее раздражение вызывает перемещение заряженных частиц внутри мембраны и уменьшение исходной разности потенциалов по обе стороны, или деполяризацию мембраны. Небольшие величины деполяризации приводят к открыванию части натриевых каналов и незначительному проникновению натрия внутрь клетки. Эти реакции являются подпороговыми и вызывают лишь **местные (локальные) изменения**.

При увеличении раздражения изменения мембранного потенциала достигают порога возбудимости, или критического уровня деполяризации, – около 20 мВ, при этом величина потенциала покоя снижается примерно до минус 50 мВ. В результате открывается значительная часть натриевых каналов. Происходит лавинообразное вхождение ионов натрия внутрь клетки, вызывающее резкое изменение мембранного потенциала, которое регистрируется в виде потенциала действия. Внутренняя сторона мембраны в месте возбуждения оказывается заряженной положительно, а внешняя – отрицательно (рис. 1,Б).

Весь этот процесс чрезвычайно кратковременный. Он занимает всего около 1–2 мс, после чего ворота натриевых каналов закрываются. К этому моменту достигает большой величины медленно нарастающая при возбуждении проницаемость для ионов калия. Выходящие из клетки ионы калия вызывают быстрое снижение потенциала действия. Однако окончательное восстановле-

ние исходного заряда продолжается еще некоторое время. В связи с этим в потенциале действия различают кратковременную высоковольтную часть – пик (или спайк) и длительные малые колебания – следовые потенциалы. Потенциалы действия мотонейронов имеют амплитуду пика около 100 мВ и длительность около 1,5 мс, в скелетных мышцах – амплитуда потенциала действия 120–130 мВ, а длительность 2–3 мс.

В процессе восстановления после потенциала действия **работа натрий-калиевого насоса** обеспечивает «откачку» излишних ионов натрия наружу и «накачивание» потерянных ионов калия внутрь, т.е. возвращение к исходной асимметрии их концентрации по обе стороны мембраны. На работу этого механизма тратится около 70% всей необходимой клетке энергии.

Возникновение возбуждения (потенциала действия) возможно лишь при сохранении достаточного количества ионов натрия в окружающей клетку среде. Большие потери натрия организмом (например, с потом при длительной мышечной работе в условиях высокой температуры воздуха) могут нарушить нормальную деятельность нервных и мышечных клеток, снизив работоспособность человека. В условиях кислородного голодания тканей (например, при наличии большого кислородного долга во время мышечной работы) процесс возбуждения также нарушается из-за поражения (инактивации) механизма вхождения в клетку ионов натрия, и клетка становится невозбудимой. На процесс инактивации натриевого механизма влияет концентрация ионов Ca^{2+} в крови. При повышении содержания Ca^{2+} снижается клеточная возбудимость, а при дефиците Ca^{2+} возбудимость повышается и появляются непроизвольные мышечные судороги.

2.5.2. Проведение возбуждения

Потенциалы действия (импульсы возбуждения) обладают способностью распространяться вдоль по нервным и мышечным волокнам.

В нервном волокне потенциал действия является очень сильным раздражителем для соседних участков волокна. Амплитуда потенциала действия обычно в 5–6 раз превышает пороговую величину деполяризации. Это обеспечивает высокую скорость и надежность проведения.

Между зоной возбуждения (имеющей на поверхности волокна отрицательный заряд и на внутренней стороне мембраны –

положительный) и соседним невозбужденным участком мембраны нервного волокна (с обратным соотношением зарядов) возникают электрические токи – так называемые местные токи. В результате развивается деполяризация соседнего участка, увеличение его ионной проницаемости и появление потенциала действия. В исходной же зоне возбуждения восстанавливается потенциал покоя. Затем возбуждением охватывается следующий участок мембраны и т.д. Таким образом ***с помощью местных токов происходит распространение возбуждения на соседние участки нервного волокна***, т.е. проведение нервного импульса. По мере проведения амплитуда потенциала действия не уменьшается – возбуждение не затухает даже при большой длине нерва.

В процессе эволюции с переходом от безмякотных нервных волокон к мякотным произошло существенное ***повышение скорости проведения*** нервного импульса. Для безмякотных волокон характерно непрерывное проведение возбуждения, которое охватывает последовательно каждый соседний участок нерва. Мякотные же нервы почти полностью покрыты изолирующей миелиновой оболочкой. Ионные токи в них могут проходить только в оголенных участках мембраны – перехватах Ранвье, лишенных этой оболочки. При проведении нервного импульса ***возбуждение перескакивает от одного перехвата к другому*** и может включать даже несколько перехватов. ***Такое проведение получило название сальтаторного*** (лат. saltus – «прыжок»). При этом повышается не только скорость, но и экономичность проведения. Возбуждение захватывает не всю поверхность мембраны волокна, а лишь небольшую ее часть. Следовательно, меньше энергии тратится на активный транспорт ионов через мембрану при возбуждении и в процессе восстановления.

Скорость проведения в разных волокнах различна. Более толстые нервные волокна проводят возбуждение с большей скоростью: у них расстояния между перехватами Ранвье больше и длиннее скачки. Наибольшую скорость проведения имеют двигательные и проприоцептивные афферентные нервные волокна – до 100 м/с. В тонких симпатических нервных волокнах (особенно в немиелинизированных волокнах) скорость проведения мала – порядка 0,5–15 м/с.

Во время развития потенциала действия мембрана полностью теряет возбудимость. Это состояние называют полной невозбудимостью, или абсолютной рефрактерно-

стью. За ним следует относительная рефрактерность, когда потенциал действия может возникать лишь при очень сильном раздражении. Постепенно возбудимость восстанавливается до исходного уровня.

3. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервную систему подразделяют на периферическую (нервные волокна и узлы) и центральную. К центральной нервной системе (ЦНС) относят спинной и головной мозг.

3.1. ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ ЦНС

Все важнейшие поведенческие реакции человека осуществляются с помощью ЦНС.

Основные функции ЦНС:

- **объединение всех частей организма** в единое целое и их регуляция;

- **управление состоянием и поведением** организма в соответствии с условиями внешней среды и его потребностями.

У высших животных и человека **ведущим отделом ЦНС является кора больших полушарий**. Она управляет наиболее сложными функциями в жизнедеятельности человека – психическими процессами (сознание, мышление, речь, память и др.).

Основные методы изучения функций ЦНС – методы удаления и раздражения (в клинике и на животных), регистрации электрических явлений, метод условных рефлексов.

Продолжают разрабатываться новые методы изучения ЦНС: с помощью так называемой **компьютерной томографии** можно увидеть морфофункциональные изменения мозга на различной его глубине; фотосъемки в инфракрасных лучах (**тепловидение**) позволяют обнаружить наиболее «горячие» точки мозга; новые данные о работе мозга дает изучение его **магнитных колебаний**.

3.2. ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕЙРОНОВ

Основными структурными элементами нервной системы являются нервные клетки или нейроны.