

**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 напрацювання, 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; **Наталя 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 осягнути 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, наше тіло має велику мережу механізмів зворотного зв'язку, які забезпечують баланс, без якого ми не змогли б жити. Цей високий рівень внутрішнього контролю фізіологі 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 невирішені 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 Грूलюв (Rebecca Gruliov) 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**



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

Загальна організація нервової системи	3
Основні рівні функцій центральної нервової системи	5
Порівняння нервової системи з комп'ютером	6
Синапси центральної нервової системи	6
Особливості синаптичної передачі	20

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

Типи сенсорних рецепторів і стимули, які вони виявляють	23
Трансдукція сенсорних подразників у нервові імпульси	24
Передача інтенсивності сигналу по нервових шляхах – просторова та часова сумація	28
Передача та оброблення сигналів у нейронних пулах	29
Нестабільність і стабільність нейронних ланцюгів	34

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

Сенсорні шляхи передачі соматичних сигналів у центральну нервову систему	37
Передача інформації в системі задній стовп – медіальна петля	39
Передача сенсорних сигналів через передньолатеральний шлях	40
	48

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

Швидкий і повільний біль та їх характеристики	51
Больові рецептори та їх стимуляція	51
Подвійні шляхи передачі больових сигналів у центральну нервову систему	52
Система пригнічення болю (аналгезія) у головному й спинному мозку	55
Відбитий біль	56
Вісцеральний біль	57
Температурні відчуття	61

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

Фізичні принципи оптики	67
Оптична система ока	70
Механізм «акомодації»	71
Рідина ока – внутрішньоочна рідина	76

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

Анатомія та функції структурних елементів сітківки	79
Фотохімія зору	81
Колірний зір	86
Нейронна функція сітківки	88

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

Зорові шляхи	95
Організація та функції зорової кори	96
Нейронні моделі стимуляції аналізу візуальних зображень	98
Руки очей та їх контроль	100

Автономний контроль акомодациі та зіничного отвору

103

**РОЗДІЛ 53****Слухова чутливість****107**

Барабанна перетинка і система кісточок

107

Завитка

108

Центральні слухові механізми

114

**РОЗДІЛ 54****Відчуття хімічної природи – смак і нюх****119**

Відчуття смаку

119

Відчуття запаху

123

**ЧАСТИНА XI****Нервова система. В. Моторна та інтегративна нейрофізіологія****РОЗДІЛ 55****Моторні функції спинного мозку.****Рефлекси спинного мозку****129**

Організація моторних функцій спинного мозку

129

М'язові сенсорні рецептори – м'язові веретена й сухожилкові органи Гольджі – і їх роль у м'язовому контролі

131

Згинальний рефлекс і рефлекси відсмикування

136

Перехресний розгинальний рефлекс

138

Реципрокне гальмування та реципрокна іннервація

138

Позотонічний рефлекс і локомоція

139

**РОЗДІЛ 56****Роль кори та стовбура мозку в контролі моторних функцій****143**

Моторна кора і кірково-спинномозковий шлях

143

Контроль моторних функцій стовбуром мозку

149

Відчуття та підтримка рівноваги

151

**РОЗДІЛ 57****Мозочок та основні ядра.****Внесок у загальний моторний контроль****157**

Мозочок та його моторні функції

157

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

Мозолисте тіло та передня спайка передають думки, інформацію пам'яті, навчання та іншу інформацію між двома півкулями мозку

181

Думки, свідомість та пам'ять

182

**РОЗДІЛ 59****Лімбічна система і гіпоталамус – поведінкові та мотиваційні механізми мозку****187**

Активуєча мотиваційна система мозку

187

Лімбічна система

190

Гіпоталамус – головний центр контролю лімбічної системи

191

Специфічні функції інших частин лімбічної системи

196

**РОЗДІЛ 60****Стани мозкової активності: сон, мозкові хвили, епілепсія, психози та деменція****199**

Сон

199

**РОЗДІЛ 61****Автономна нервова система та мозкова речовина надниркових залоз****211**

Загальна організація автономної нервової системи

211

Основні характеристики симпатичної та парасимпатичної функції

213

Вибіркова стимуляція органів-мішеней симпатичною і парасимпатичною системами або «масовий розряд»

222

**РОЗДІЛ 62****Церебральний кровотік.****Спинномозкова рідина. Метаболізм мозку****225**

Мозковий кровотік

225

Система спинномозкової рідини

229

Метаболізм мозку

232

**ЧАСТИНА XII****Фізіологія травної системи****РОЗДІЛ 63****Основні принципи роботи травної системи: рухова активність, нервова регуляція і кровообіг****237**

Основні принципи рухової активності травного шляху

237

Нервова регуляція функцій травної системи. Ентеральна нервова система

239

Гормональна регуляція рухової активності органів травлення

242

Рухи, зумовлені функціонуванням органів травної системи

243

Рух крові в органах травлення – нутрощевий кровообіг	244	<b>РОЗДІЛ 71</b>	
<b>РОЗДІЛ 64</b>		<b>Печінка</b>	<b>331</b>
<b>Просування і перемішування їжі у травному шляху</b>	<b>249</b>	<b>РОЗДІЛ 72</b>	
Споживання їжі	249	<b>Баланс у харчуванні. Регуляція споживання їжі. Ожиріння і голодування. Вітаміни та мінерали</b>	<b>337</b>
Рухові функції шлунка	252	Надходження та використання енергії у стаціонарних умовах збалансовані	337
Рухи тонкої кишки	255	Регуляція споживання їжі та накопичення енергії	339
Рухи ободової кишки	257	<b>РОЗДІЛ 73</b>	
Інші автономні рефлексії, які впливають на функцію кишки	259	<b>Енергетичний обмін та метаболізм</b>	<b>355</b>
<b>РОЗДІЛ 65</b>		<b>РОЗДІЛ 74</b>	
<b>Секреторні функції травного шляху</b>	<b>261</b>	<b>Регуляція температури тіла та гарячка</b>	<b>363</b>
Загальні закономірності травної секреції	261	Нормальні значення температури тіла	363
Секреція слини	263	Температура тіла контролюється балансуванням між утворенням та віддачею тепла	363
Шлункова секреція	265	Регуляція температури тіла – роль гіпоталамуса	368
Підшлункова секреція	270	Порушення регуляції температури тіла	372
Виділення жовчі печінкою	273		
Травні соки тонкої кишки	276		
<b>РОЗДІЛ 66</b>		<b>ЧАСТИНА XIV</b>	
<b>Перетравлення і всмоктування у травному шляху</b>	<b>279</b>	<b>Ендокринологія та репродукція</b>	
Перетравлення різних речовин шляхом гідролізу	279	<b>РОЗДІЛ 75</b>	
Основні принципи всмоктування у травному шляху	283	<b>Введення в ендокринологію</b>	<b>379</b>
Всмоктування у тонкій кишці	285	Координація функцій організму за допомогою хімічних месенджерів	379
Всмоктування у товстій кишці: утворення фекалій	289	Хімічна будова та синтез гормонів	380
<b>РОЗДІЛ 67</b>		Секреція, транспортування та виведення гормонів із крові	383
<b>Фізіологія розладів травлення</b>	<b>291</b>	Механізми дії гормонів	384
		<b>РОЗДІЛ 76</b>	
<b>ЧАСТИНА XIII</b>		<b>Гормони гіпофіза та їх контроль гіпоталамусом</b>	<b>393</b>
<b>Обмін речовин і терморегуляція</b>		Гіпофіз та його зв'язок з гіпоталамусом	393
<b>РОЗДІЛ 68</b>		Гіпоталамус контролює секрецію гіпофіза	394
<b>Метаболізм вуглеводів і синтез аденозинтрифосфату</b>	<b>301</b>	Фізіологічні функції гормону росту	396
<b>РОЗДІЛ 69</b>		Задня частка гіпофіза та її зв'язок із гіпоталамусом	403
<b>Метаболізм ліпідів</b>	<b>311</b>	<b>РОЗДІЛ 77</b>	
Загальні особливості хімічної структури тригліцеридів (нейтральних жирів)	311	<b>Метаболічні гормони щитоподібної залози</b>	<b>407</b>
Транспорт ліпідів у рідинах організму	311	Синтез і секреція метаболічних гормонів щитоподібної залози	407
<b>РОЗДІЛ 70</b>		Фізіологічні функції гормонів щитоподібної залози	411
<b>Метаболізм білків</b>	<b>325</b>	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 Жіночий статевий акт 512

**РОЗДІЛ 83****Вагітність і лактація**

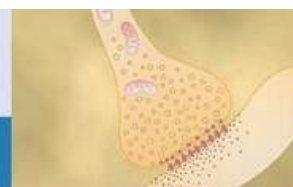
- 461 Дозрівання і запліднення яйцеклітини 517  
461 Раннє харчування ембріона 519  
461 Анатомія та функції плаценти 519  
463 Гормональні фактори під час вагітності 521  
468 Пологи 527  
470 Лактація 529

**РОЗДІЛ 84****Фізіологія плода та новонародженого**

- 474 533  
478

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

- 481 547  
487  
488 **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 рецеп-

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.

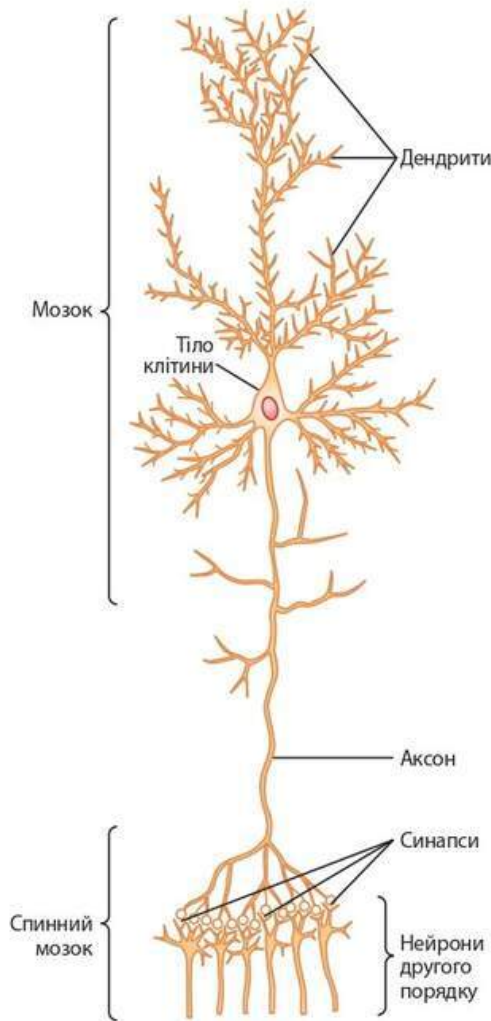
На **рис. 46-2** показано *соматичну* частину сенсорної системи, яка передає сенсорну інформацію від рецепторів усєї поверхні тіла й від деяких глибоких структур. Ця інформація надходить у центральну нервову систему через периферійні нерви й миттєво проводиться в кількох сенсорних ділянках у: 1) спинному 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,

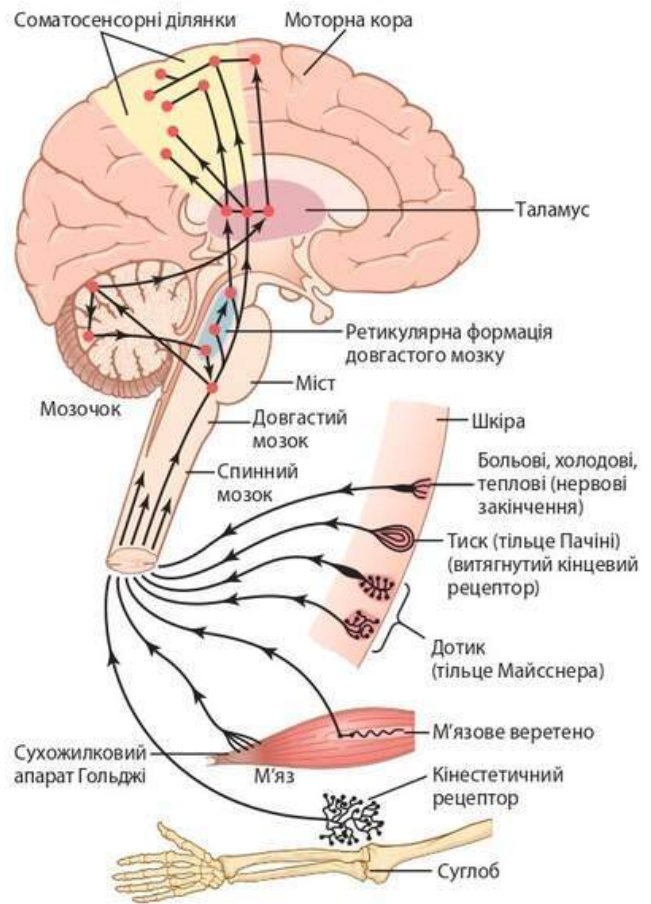


**Рисунок 46-1.** Структура великого нейрона в мозку; показано його важливі функціональні частини

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



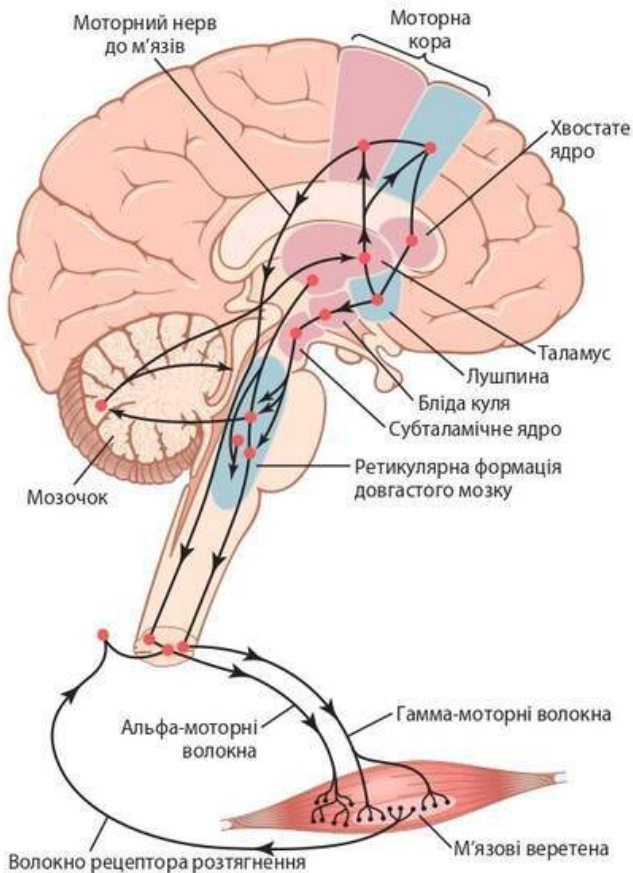
**Рисунок 46-2.** Соматосенсорна вісь нервової системи

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

наптичні 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 вибіркочу 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 спричинити: 1) рухи ходьби; 2) рефлекси, які ініціюють відведення частини тіла від небезпечних предметів; 3) рефлекси, які утримують позу ніг для підтримки положення тіла проти гравітації; 4) рефлекси, 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

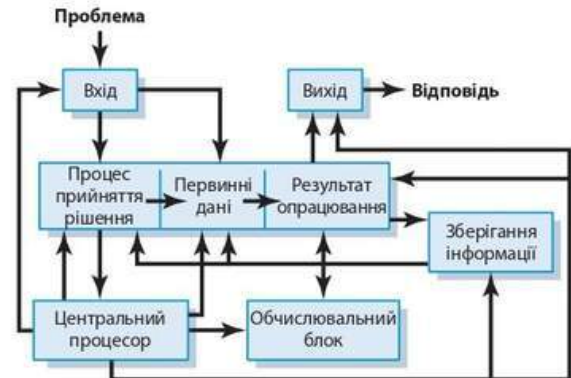


Рисунок 46-4. Структурна схема комп'ютера загального призначення, що показує основні компоненти та їх взаємозв'язок

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 *центральним 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.

### СИНАПСИ 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

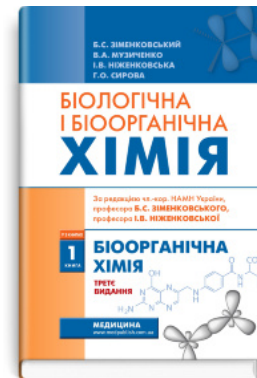
## Рекомендована література



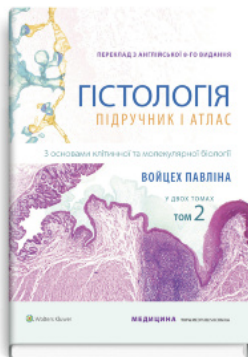
Медична фізіологія за  
Гайтоном і Голлом:  
14-е видання: у 2  
томах. Том 1



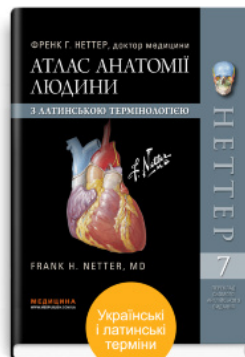
Біологічна і  
біоорганічна хімія: у 2  
книгах. Книга 2.  
Біологічна хімія:  
підручник



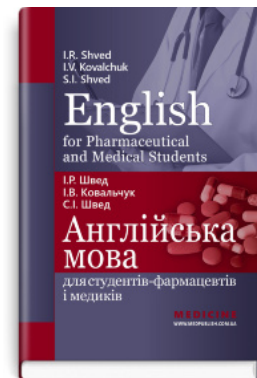
Біологічна і  
біоорганічна хімія: у 2  
книгах. Книга 1.  
Біоорганічна хімія:  
підручник



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**

**MEDLIT**  
медична література

**КУПИТИ**