

Авторский материал

Макаров Л.М.



*Конспект лекций  
"Биофизика"*

Санкт Петербург  
2013

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
Глава 1. Биофизика .....	4
1.1 Основные понятия и определения биофизики .....	4
1.2 Биологические ритмы (Б.Р).....	4
1.3 Энергетика живого организма.....	5
1.4 Биологическая термодинамика.....	10
1.5 Производство энтропии в открытой системе.....	15
Глава 2. Организм - биологическая система.....	17
2.1 Механизмы саморегуляции .....	17
2.2 Внутренняя среда организма.....	17
2.3 Жидкие биологические среды.....	24
2.4 Кинетика биопроцессов.....	38
2.5 Качественный анализ кинетической модели.....	40
Глава 3. Биологическая клетка.....	42
3.1 Строение клетки.....	42
3.2 Пассивный и активный транспорт.....	53
3.3 Электрическая проводимость биологических растворов .....	54
3.4 Измерение электропроводности. Метод Кольрауша.....	58
3.5 Закон Нернста .....	59
3.6 Клеточные биопотенциалы .....	61
3.7 Калиево-натриевый насос клетки.....	64
3.8 Потенциал покоя .....	67
3.9 Потенциал действия.....	68
Глава 4. Молекулярная биофизика .....	70
4.1 Вычислительная биология .....	70
4.2 Биофизика клетки .....	71
4.3 Измерение белковых структур.....	72
4.4 Биосинтез белка .....	75
Глава 5. Регистрация биоэлектрических явлений.....	79
5.1 Электроэнцефалография.....	79
5.2 Электромиография.....	81
5.3 Электрокардиография.....	82
5.4 Пульсография.....	89
5.5 Биологически активные точки (БАТ).....	89
Глава 6. Сенсорные системы.....	96
6.1 Биофизика сенсорных систем .....	96
6.2 Топология областей головного мозга .....	104
6.3 Спинной мозг.....	110
6.4 Сенсорные системы.....	115
6.5 Взаимная связь сенсорных систем .....	124
6.6 Психофизиология и биофизика восприятия .....	125
6.7 Рецептивное поле рецепторов .....	132
6.8 Бионика .....	137
Заключение .....	142
Литература.....	142

## **Введение**

Развитие представление о живой материи – объектах, способных самостоятельно осуществлять многочисленные действия, направленные на воспроизведение жизни, представляло интерес для многих поколений людей. Внутренне понимая всю сложность организации процесса рождения живого организма постоянно поддерживалось желание познать Природные механизмы создания столь сложных объектов.

Изучение Природы – природных объектов начиналось с физики. Физические знания окружающих человека объектах постоянно дополнялись новыми, в числе которых рассматривались биологические системы. Понятие взаимной связи объектов среды обитания и живых объектов появилось сравнительно недавно и связано с успехами в области биологии, биофизики, биохимии, вычислительной техники и медицинской практики.

Следует указать, что технический прогресс способствует укреплению представлений о актуальности создания новых медицинских аппаратов, систем и комплексов, ориентированных как на более углубленное изучение живых организмов, так создание прогрессивных терапевтических средств. В этом отношении надо отметить, что сравнительно недавно основная концепция формирования прогрессивных знаний в области биологии, медицинской практики и конструирования технических средств базировалась на актуализации разработок новой аппаратуры – средств диагностики и терапии, а также создании новых фармакологических препаратов. Стремительное развитие микроэлектроники и вычислительных средств воспроизвело новую среду обмена знаниями и опытом, которая сформировала другое представление о организации медицинских услуг. Наличие повсеместно развитой сети связи позволяет вести постоянный мониторинг не только за производственными процессами, но и за условиями эксплуатации практически каждого аппарата (прибора) в медицинской практике, что позволяет накапливать огромные массивы данных о диагностических и терапевтических процедурах. Такое представление указывает на возможность создания баз данных и баз знаний. В свою очередь наличие таких массивов информации требует активного участия в медико-биологическом процессе технических специалистов, естественно, обладающих базовыми знаниями в области практической медицины.

Успехи в области генетики, инженерных разработок по созданию автоматизированных клиничко-лабораторных диагностических комплексов, а также повсеместное использование вычислительных средств, позволяет рассматривать широкий перечень важных направлений развития медицинской практики, где большое внимание уделяется биофизике – науке изучающей сложные природные процессы, в системах над которыми практически не возможно экспериментировать.

Актуализируя разработки в области нейронных и генных исследований, появляется возможность искусственно создавать необходимые «элементы» организма, получившие в процессе жизнедеятельности те или иные нарушения – отклонения от нормы. Исполнение таких проектов формируется на знаниях о структурах биологических систем, их особенностях функционирования. Формируя первоначально математические модели, с учетом индивидуальных особенностей организма, а затем и реальные биосистемы, представляется возможным реализовывать широкий перечень медицинских услуг.

## Глава 1. Биофизика

### 1.1 Основные понятия и определения биофизики

Биофизика – наука, изучающая физические и физико-химические процессы, протекающие в биосистемах на разных уровнях организации. Возникновение биофизики произошло, как прогресс в физике, вклад внесли биология, математика, химия.

Живые организмы – открытая, саморегулирующаяся, самовоспроизводящаяся и развивающаяся гетерогенная система, важнейшими функциональными веществами в которой являются биополимеры: белки и нуклеиновые кислоты сложного атомно-молекулярного строения.

#### Задачи биофизики:

1. Раскрытие общих закономерностей поведения открытых неравновесных систем. Теоретическое обоснование термодинамических (т/д) основ жизни.)
2. Научное истолкование явлений индивидуального и эволюционного развития, саморегуляции и самовоспроизведения.
3. Выяснение связей между строением и функциональными свойствами биополимеров и других биологически активных веществ.
4. Создание и теоретическое обоснование физ-хим методов исследования биообъектов.
5. Физическое истолкование обширного комплекса функциональных явлений (генерация и распределение нервного импульса, мышечное сокращение, рецепция, фотосинтез и др.)

#### Разделы биофизики:

1. Молекулярная – изучает строение и физико-химических свойства, биофизику молекул.
2. Биофизика клетки – изучает особенности строения и функционирования клеточных и тканевых систем.
3. Биофизика сложных систем – изучает кинетику биопроцессов, поведение во времени разнообразных процессов присущих живой материи и термодинамику биосистем.

Понятие биологической системы характеризует совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих живых элементов различной сложности (гены, клетки, ткани, органы, организмы, биоценозы, экосистемы, биосфера). Биологические системы обладают свойствами целостности” относительной устойчивости, а также способностью адаптации к условиям внешней среды, развитию, самовоспроизведению и эволюции. Биологические системы — открытые системы, условием существования которых служит обмен энергией, веществом и информацией, как между частями системы, так и с окружающей средой. В основе саморегуляции биологических систем лежит принцип обратной связи.

Развивая это представление, часто требуется достаточно детально проводить фиксацию внешних факторов, чтобы установить их влияние на сложные процессы функционирования биологической системы. Так, например, хорошо известно влияние электромагнитного и электрического поля на внутренние процессы организма. Сезонное действие электромагнитного поля на организм человека воспроизводит направленную смену деятельности отдельных подсистем. Это так называемые годовые и около суточные ритмы.

### 1.2 Биологические ритмы (Б.Р)

Биологические ритмы - периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений. Б. р. в той или иной форме присущи, по-видимому, всем живым организмам и отмечаются на всех уровнях организации: от внутриклеточных процессов до популяционных и биосферных. Ритмы растений проявляются, например, в суточном движении листьев, лепестков, в ряде физиологических процессов (осенние листопады, сезонное одревеснение зимующих побегов и т. д.). Ритмы животных чётко выражены в периодичности двигательной активности и многих физиологических -биохимических функций (температурные колебания, секреция гормонов, синтез РНК, образование рибосом, деление клеток и др.).

Ритмический характер могут носить колебания численности популяций и т. д. У многоклеточных организмов отд. клетки или их группы берут на себя роль синхронизаторов, управ-

ляя ритмикой органов или всего организма в целом. Независимые ритмы индивидуальных органов, тканей, клеток и клеточных компонентов участвуют в создании временной упорядоченности биол. явлений, что может служить основой для интеграции всех процессов, протекающих в живом организме. Б. р. наследственно закреплены и являются важнейшими факторами естественного отбора и адаптации организмов. Б. р. могут возникать как реакция на периодические изменения среды (экзогенные Б. р.), но чаще они генерируются самим организмом. В этом случае они возникают на основе саморегулирующихся процессов с запаздывающей обратной связью. Внеш. воздействия могут сдвигать фазу этих Б. р. и менять их амплитуду.

Такие Б. р. называются эндогенными. Одни Б. р. имеют частоту, существенно варьирующую в зависимости от состояния организма (биение сердца, дыхательные движения и другие физиологические ритмы); частота других, так называемых экологических, Б. р. очень стабильна и соответствует циклическим изменениям среды. Они также имеют эндогенную природу, но испытывают существенное влияние факторов среды. Для этого понятия есть расширения: суточные ритмы, приливные ритмы, лунные ритмы.

Эндогенный компонент ритма даёт организму возможность ориентироваться во времени (биологические часы) и заранее готовиться к предстоящим изменениям среды. Он сохраняется в постоянных лабораторных условиях на фоне температурных сдвигов и изменений химического состава среды, его период почти не зависит от интенсивности обменных процессов. Так, на ритмы спорообразования у некоторых водорослей не влияют вещества, тормозящие обменные процессы, в аквариуме длительно сохраняется приливно-лунная периодичность открывания створок раковин морских моллюсков и т. д.

Существует предположение о регуляции эндогенных ритмов млекопитающих гипоталамусом. Экологические ритмы способны подстраиваться к изменениям цикличности внеш. условий, но лишь в определенном диапазоне частот. Такая подстройка возможна благодаря тому, что в течение каждого периода имеются определенные интервалы времени (время потенциальной готовности), когда организм готов к восприятию сигнала извне, напр. яркого света или темноты.

Если сигнал несколько запаздывает или приходит преждевременно, соответственно сдвигается фаза ритма. В экспериментальных условиях при постоянном освещении и температуре этот же механизм обеспечивает регулярный сдвиг фазы в течение каждого периода. Поэтому период ритма в этих условиях обычно не соответствует природному циклу и постепенно расходится по фазе с местным временем. Искажение или ослабление ритмичности среды может привести к нарушению системы Б. р. организма и развитию у него патологических состояний. Ритмический характер свойствен многим физиологическим процессам, протекающим в организме человека (суточные колебания артериального давления, количеств, показателей белой крови и др.). Имеются данные, свидетельствующие о циклическом характере физических состояний и психологических функций. Поэтому нарушение установившихся ритмов жизнедеятельности может снижать работоспособность, оказывать неблагоприятное воздействие на здоровье человека. Изучение характера Б. р. имеет большое значение при организации рационального режима труда и отдыха человека, особенно в экстремальных условиях (в полярных условиях, в космосе, при быстром перемещении в другие часовые пояса и т. д.). В целом природа ритмических процессов в биологических системах требует инструментальных методов изучения.

### **1.3 Энергетика живого организма**

Для жизнедеятельности организма требуется питание. Энергетическая ценность различных пищевых продуктов сильно отличается. Здоровые люди достигают сбалансированности своей диеты потреблением самой разнообразной пищи. Очевидно, что, чем более активный образ жизни ведет человек, тем больше он нуждается в пище.

Всю необходимую для жизнедеятельности энергию человек получает вместе с пищей. Единицей измерения энергии является калория. Одна калория – это количество тепла, необхо-

димое для нагрева 1 кг воды на 1°C. Большую часть энергии мы получаем из следующих питательных веществ:

- Углеводы – 4ккал (17кДж) на 1г
- Белки (протеин) – 4ккал (17кДж) на 1г
- Жиры – 9ккал (37кДж) на 1г

Углеводы (сахара и крахмал) являются важнейшим источником энергии, больше всего их содержится в хлебе, рисе и макаронах. Хорошими источниками протеина служат мясо, рыба и яйца. Сливочное и растительное масло, а также маргарин почти полностью состоят из жирных кислот. Волокнистая пища, а также алкоголь также дают организму энергию, но уровень их потребления сильно отличается у разных людей.

Витамины и минералы сами по себе не дают организму энергию, однако, они принимают участие в важнейших процессах энергообмена в организме.

Самым важным источником энергии для человека являются углеводы. Сбалансированная диета обеспечивает организм разными видами углеводов, но большая часть энергии должна поступать из крахмала. В последние годы немало внимания уделялось изучению связи между компонентами питания людей и различными болезнями. Исследователи сходятся во мнении, что людям необходимо уменьшать потребление жирной пищи в пользу углеводов.

Схема питания разворачивается в такой последовательности событий: после того, как пища проглатывается, она некоторое время находится в желудке. Там под воздействием пищеварительных соков начинается ее переваривание. Этот процесс продолжается в тонком кишечнике, в результате компоненты пищи распадаются на более мелкие единицы, и становится возможной их абсорбция через стенки кишечника в кровь. После этого организм может использовать питательные вещества на производство энергии, которая вырабатывается и хранится в виде аденозин трифосфат<sup>1</sup> (АТФ).

Молекула АТФ из аденозина и трех фосфатных групп, соединенных в ряд. Запасы энергии «сосредоточены» в химических связях между фосфатными группами. Чтобы высвободить эту потенциальную энергию одна фосфатная группа должна отсоединиться, т.е. АТФ распадается до АДФ (аденозин дифосфат) с выделением энергии.

В каждой клетке содержится очень ограниченное количество АТФ, которое обычно расходуется за считанные секунды. Для восстановления АДФ до АТФ требуется энергия, которая и получается в процессе окисления углеводов, протеина и жирных кислот в клетках.

Запасы энергии в организме ограничены. После того, как питательные вещества абсорбируются в организме, некоторая их часть откладывается в запас как резервное топливо в виде гликогена или жира. Гликоген также относится к классу углеводов. Запасы его в организме ограничены и хранятся в печени и мышечной ткани. Во время физических нагрузок гликоген распадается до глюкозы, и вместе с жиром и глюкозой, циркулирующей в крови, обеспечивает энергией работающие мышцы. Пропорции расходуемых питательных веществ зависят от типа и продолжительности физических упражнений. Гликоген состоит из молекул глюкозы, соединенных в длинные цепочки. Если запасы гликогена в организме в норме, то избыточные углеводы, поступающие в организм, будут превращаться в жир.

Обычно протеин и аминокислоты не используются в организме как источники энергии. Однако при дефиците питательных веществ на фоне повышенных энергозатрат аминокислоты, содержащиеся в мышечной ткани, могут также расходоваться на энергию. Протеин, поступающий с пищей, может служить источником энергии и превращаться в жир в том случае, если потребности в нем, как в строительном материале, полностью удовлетворены. Энергетическая ценность различных пищевых продуктов сильно отличается.

---

<sup>1</sup> В цитоплазме каждой клетки, а также в митохондриях, хлоропластах и ядрах содержится **аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)**. Она поставляет энергию для большинства реакций, происходящих в клетке. С помощью АТФ клетка синтезирует новые молекулы белков, углеводов, жиров, избавляется от отходов, осуществляет активный транспорт веществ

Здоровые люди достигают сбалансированности своей диеты потреблением самой разнообразной пищи. Очевидно, что, чем более активный образ жизни ведет человек, тем больше он нуждается в пище, или тем более энергоемкой она должна быть.

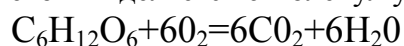
Энергия, освобождающаяся при распаде органических веществ, накапливается в форме АТФ, количество которой в тканях организма поддерживается на высоком уровне. АТФ содержится в каждой клетке организма. Наибольшее количество ее обнаруживается в скелетных мышцах — 0,2—0,5%. Любая деятельность клетки всегда точно совпадает по времени с распадом АТФ.

Разрушившиеся молекулы АТФ должны восстановиться. Это происходит за счет энергии, которая освобождается при распаде углеводов и других веществ. О количестве затраченной организмом энергии можно судить по количеству тепла, которое он отдает во внешнюю среду.

*Методы измерения затрат энергии (прямая и непрямая калориметрия).*

*Дыхательный коэффициент.* Прямая калориметрия основана на непосредственном определении тепла, высвобождающегося в процессе жизнедеятельности организма. Человека помещают в специальную калориметрическую камеру, в которой учитывают все количество тепла, отдаваемого телом человека. Тепло, выделяемое организмом, поглощается водой, протекающей по системе труб, проложенных между стенками камеры. Метод очень громоздок, применение его возможно в специальных научных учреждениях. Вследствие этого в практической медицине широко используют метод непрямой калориметрии. Сущность этого метода заключается в том, что сначала определяют объем легочной вентиляции, а затем — количество поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа. Отношение объема выделенного углекислого газа к объему поглощенного кислорода носит название дыхательного коэффициента. По величине дыхательного коэффициента можно судить о характере окисляемых веществ в организме.

При окислении углеводов дыхательный коэффициент равен 1 так как для полного окисления 1 молекулы глюкозы до углекислого газа и воды потребуется 6 молекул кислорода, при этом выделяется 6 молекул углекислого газа:



Дыхательный коэффициент при окислении белка равен 0,8, при окислении жиров — 0,7. Определение расхода энергии по газообмену. Количество тепла, высвобождающегося в организме при потреблении 1 л кислорода — калорический эквивалент кислорода — зависит от того, на окислении каких веществ используется кислород. Калорический эквивалент<sup>2</sup> кислорода при окислении углеводов равен 21,13 кДж (5,05 ккал), белков — 20,1 кДж (4,8 ккал), жиров — 19,62 кДж (4,686 ккал).

Расход энергии у человека определяют следующим образом. Человек дышит в течение 5 мин, через мундштук (загубник), взятый в рот. Мундштук, соединенный с мешком из прорезиненной ткани, имеет клапаны. Они устроены так, что человек свободно вдыхает атмосферный воздух, а выдыхает воздух в мешок. С помощью газовых часов измеряют объем выдохнутого воздуха. По показателям газоанализатора определяют процентное содержание кислорода и углекислого газа во вдыхаемом и выдыхаемом человеком воздухе. Затем рассчитывают количест-

---

<sup>2</sup> 1 Дж = 1 кг·м<sup>2</sup>/с<sup>2</sup> = 1 Н·м = 1 Вт·с.

1 Дж = 10<sup>7</sup> эрг

1 Дж ≈ 6,2415·10<sup>18</sup> эВ

1 МДж = 0,277(7) кВт·ч

1 кВт·ч = 3,6 МДж

1 Дж ≈ 0,238846 калория<sub>м</sub>

1 калория<sub>м</sub> (международная) = 4,1868 Дж.

1 термохимическая калория = 4,1840 Дж

во поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа, а также дыхательный коэффициент. С помощью соответствующей таблицы по величине дыхательного коэффициента устанавливают калорический эквивалент кислорода и определяют расход энергии.

#### *Основной обмен и его значение.*

Основной обмен — минимальное количество энергии, необходимое для поддержания нормальной жизнедеятельности организма в состоянии полного покоя при исключении всех внутренних и внешних влияний, которые могли бы повысить уровень обменных процессов. Основной обмен веществ определяют утром натощак (через 12—14 ч после последнего приема пищи), в положении лежа на спине, при полном расслаблении мышц, в условиях температурного комфорта (18—20° С). Выражается основной обмен количеством энергии, выделенной организмом (кДж/сутки).

В состоянии полного физического и психического покоя организм расходует энергию на: 1) постоянно совершающиеся химические процессы; 2) механическую работу, выполняемую отдельными органами (сердце, дыхательные мышцы, кровеносные сосуды, кишечник и др.); 3) постоянную деятельность железисто-секреторного аппарата.

Основной обмен веществ зависит от возраста, роста, массы тела, пола. Самый интенсивный основной обмен веществ в расчете на 1 кг массы тела отмечается у детей. С увеличением массы тела усиливается основной обмен веществ. Средняя величина основного обмена веществ у здорового человека равна приблизительно 4,2 кДж (1 ккал) в 1 ч на 1 кг массы тела.

По расходу энергии в состоянии покоя ткани организма неоднородны. Более активно расходуют энергию внутренние органы, менее активно — мышечная ткань. Интенсивность основного обмена веществ в жировой ткани в 3 раза ниже, чем в остальной клеточной массе организма. Худые люди производят больше тепла на 1 кг массы тела, чем полные.

Отмечены сезонные колебания величины основного обмена веществ — повышение его весной и снижение зимой. Мышечная деятельность вызывает повышение обмена веществ пропорционально тяжести выполняемой работы.

К значительным изменениям основного обмена приводят нарушения функций органов и систем организма. При повышенной функции щитовидной железы, малярии, брюшном тифе, туберкулезе, сопровождающихся лихорадкой, основной обмен веществ усиливается.

#### *Расход энергии при физической нагрузке.*

При мышечной работе значительно увеличиваются энергетические затраты организма. Это увеличение энергетических затрат составляет рабочую прибавку, которая тем больше, чем интенсивнее работа. По сравнению со сном при медленной ходьбе расход энергии увеличивается в 3 раза, а при беге на короткие дистанции во время соревнований — более чем в 40 раз.

При кратковременных нагрузках энергия расходуется за счет окисления углеводов. При длительных мышечных нагрузках в организме расщепляются преимущественно жиры (80% всей необходимой энергии). У тренированных спортсменов энергия мышечных сокращений обеспечивается исключительно за счет окисления жиров. У человека, занимающегося физическим трудом, энергетические затраты возрастают пропорционально интенсивности труда.

Восполнение энергетических затрат организма происходит за счет питательных веществ. В пище должны содержаться белки, углеводы, жиры, минеральные соли и витамины в небольших количествах и правильном соотношении. Усвояемость пищевых веществ зависит от индивидуальных особенностей и состояния организма, от количества и качества пищи, соотношения различных составных частей ее, способа приготовления. Растительные продукты усваиваются хуже, чем продукты животного происхождения, потому что в растительных продуктах содержится большее количество клетчатки.

Белковый режим питания способствует осуществлению процессов всасывания и усвояемости пищевых веществ. При преобладании в пище углеводов усвоение белков и жиров снижается. Замена растительных продуктов продуктами животного происхождения усиливает обмен-



ные процессы в организме. Если вместо растительных давать белки мясных или молочных продуктов, а вместо ржаного хлеба — пшеничный, то усвояемость продуктов питания значительно повышается.

Таким образом, чтобы обеспечить правильное питание человека, необходимо учитывать степень усвоения продуктов организмом. Кроме того, пища должна обязательно содержать все незаменимые (обязательные) питательные вещества: белки и незаменимые аминокислоты, витамины, высоконепредельные жирные кислоты, минеральные вещества и воду. Основную массу пищи (75-80%) составляют углеводы и жиры. Пищевой рацион – количество и состав продуктов питания, необходимых человеку в сутки. Он должен восполнять суточные энергетические затраты организма и включать в достаточном количестве все питательные вещества.

Для составления пищевых рационов необходимо знать содержание белков, жиров и углеводов в продуктах и их энергетическую ценность. Имея эти данные, можно составить научно обоснованный пищевой рацион для людей разного возраста, пола и рода занятий.

Необходимо соблюдать определенный режим питания, правильно его организовать: постоянные часы приема пищи, соответствующие интервалы между ними, распределение суточного рациона в течение дня. Принимать пищу следует всегда в определенное время не реже 3 раз в сутки: завтрак, обед и ужин. Завтрак по энергетической ценности должен составлять около 30% от общего рациона, обед — 40—50%, а ужин — 20—25%. Рекомендуется ужинать за 3 ч до сна.

Правильное питание обеспечивает нормальное физическое развитие и психическую деятельность, повышает работоспособность, реактивность и устойчивость организма к влиянию окружающей среды.

Согласно учению И. П. Павлова об условных рефлексах, организм человека приспосабливается к определенному времени приема пищи: появляется аппетит и начинают выделяться пищеварительные соки. Правильные промежутки между приемами пищи обеспечивают чувство сытости в течение этого времени.

Трехкратный прием пищи в общем физиологичен. Однако предпочтительнее четырехразовое питание, при котором повышается усвоение пищевых веществ, в частности белков, не ощущается чувство голода в промежутках между отдельными приемами пищи и сохраняется хороший аппетит. В этом случае энергетическая ценность завтрака составляет 20%, обед — 35%, полдник—15%, ужин — 25%.

*Рациональное питание.* Питание считается рациональным, если полностью удовлетворяется потребность в пище в количественном и качественном отношении, возмещаются все энергетические затраты. Оно содействует правильному росту и развитию организма, увеличивает его сопротивляемость вредным воздействиям внешней среды, способствует развитию функциональных возможностей организма и повышает интенсивность труда. Рациональное питание предусматривает разработку пищевых рационов и режимов питания применительно к различным контингентам населения и условиям жизни. Каждая диета имеет определенные составные части пищевого рациона и характеризуется следующими признаками: 1) энергетической ценностью; 2) химическим составом; 3) физическими свойствами (объем, температура, консистенция); 4)режимом питания.

#### *Регуляция обмена веществ и энергии.*

Условнорефлекторные изменения обмена веществ и энергии наблюдаются у человека в предстартовых и предрабочих состояниях. У спортсменов до начала соревнования, а у рабочего перед работой отмечается повышение обмена веществ, температуры тела, увеличивается потребление кислорода и выделение углекислого газа. Можно вызвать условнорефлекторные изменения обмена веществ, энергетических и тепловых процессов у людей на словесный раздражитель.

Влияние нервной системы на обменные и энергетические процессы в организме осуществляется несколькими путями:

- Непосредственное влияние нервной системы (через гипоталамус, эфферентные нервы) на ткани и органы;
- опосредованное влияние нервной системы через гипофиз (соматотропин);
- опосредованное влияние нервной системы через тропные гормоны гипофиза и периферические железы внутренней секреции;
- прямое влияние нервной системы (гипоталамус) на активность желез внутренней секреции и через них на обменные процессы в тканях и органах.

Основным отделом центральной нервной системы, который регулирует все виды обменных и энергетических процессов, является гипоталамус. Выраженное влияние на обменные процессы и теплообразование оказывают железы внутренней секреции. Гормоны коры надпочечников и щитовидной железы в больших количествах усиливают катаболизм, т. е. распад белков.

В организме ярко проявляется тесное взаимосвязанное влияние нервной и эндокринной систем на обменные и энергетические процессы. Так, возбуждение симпатической нервной системы не только оказывает прямое стимулирующее влияние на обменные процессы, но при этом увеличивается секреция гормонов щитовидной железы и надпочечников (тироксин и адреналин). За счет этого дополнительно усиливается обмен веществ и энергии. Кроме того, эти гормоны сами повышают тонус симпатического отдела нервной системы. Значительные изменения в метаболизме и теплообмене происходят при дефиците в организме гормонов желез внутренней секреции. Например, недостаток тироксина приводит к снижению основного обмена. Это связано с уменьшением потребления кислорода тканями и ослаблением теплообразования. В результате снижается температура тела.

Гормоны желез внутренней секреции участвуют в регуляции обмена веществ и энергии, изменяя проницаемость клеточных мембран (инсулин), активируя ферментные системы организма (адреналин, глюкагон и др.) и влияя на их биосинтез (глюкокортикоиды). Таким образом, регуляция обмена веществ и энергии осуществляется нервной и эндокринной системами, которые обеспечивают приспособление организма к меняющимся условиям его обитания.

#### **1.4 Биологическая термодинамика**

Термодинамика является разделом физики, в котором изучают энергию, её передачу из одного места в другое и преобразование из одной формы в другую. Термодинамика основана на наиболее общих принципах, которые являются универсальными и базируются на опытных данных многих наук.

Одним из основных специфических свойств живых существ является их способность превращать и хранить энергию в различных формах. Все биологические объекты для поддержания жизни требуют поступления энергии. Все биологические процессы связаны с передачей энергии. Растения способны получаемую ими энергию солнца накапливать в процессе фотосинтеза в форме энергии химических связей органических веществ. Животные используют энергию химических связей органических веществ, получаемых с пищей. Все процессы превращения энергии в растениях и животных происходят в пределах ограничений термодинамических принципов. Основные принципы термодинамики универсальны для живой и неживой природы. Термодинамика использует понятие системы. Любая совокупность изучаемых объектов может быть названа термодинамической системой. Примерами систем могут служить клетка, сердце, организм, биосфера и т.п. Существует три вида термодинамических систем в зависимости от их взаимодействия с окружающей средой:

1. Изолированные системы не обмениваются с внешней средой ни энергией, ни веществом. Таких систем в реальных условиях не существует, но понятие изолированной системы используют для понимания главных термодинамических принципов.
2. Закрытые системы обмениваются со средой энергией, но не веществом. Примером такой системы может служить закрытый термос с налитым в него чаем.

3. Открытые системы обмениваются с внешней средой как энергией, так и веществом. Все живые существа относятся к открытым термодинамическим системам.

Классическая термодинамика не рассматривает поведение отдельных атомов и молекул, а стремится описать состояние термодинамических систем с помощью макроскопических переменных величин, которые называются параметрами состояния. Такими параметрами являются температура, объем, давление, химический состав, концентрация и т.п., то есть такие физические величины, с помощью которых можно описать состояние конкретной термодинамической системы в данное время.

Термодинамическое равновесие является состоянием системы, в котором параметры состояния не изменяются во времени. Это полностью стабильное состояние, в котором система может находиться в течение неограниченного периода времени. Если изолированная система выведена из равновесия, она стремится возвратиться к этому состоянию самопроизвольно.

Например, если в термос, заполненный горячей водой, температура которой в каждой точке одинакова, бросить кусочек льда, то температурное равновесие нарушится и появится различие температур в объеме жидкости. Известно, что передача тепла будет происходить из области с более высокой температурой в область с более низкой температурой, пока постепенно во всем объеме жидкости не установится одинаковая температура. Таким образом, разница температур исчезнет, и равновесие восстановится.

Другим примером является концентрационное равновесие. Предположим, что в изолированной системе существует различие концентрации некоторого вещества. Оно вызывает перемещение вещества, которое продолжается до тех пор, пока не установится состояние равновесия, при котором концентрация вещества в пределах всей системы будет одинаковой. Это понятие позволяет рассматривать сложные процессы в клетках, где имеется направленный поток веществ из одной части клетки в другой. Такие процессы протекают через разделительную среду – биологическую мембрану.

Энергия в широком значении - способность системы выполнять некоторую работу. Существует механическая, электрическая, химическая энергия и т.п. Внутренняя энергия системы - сумма кинетической и потенциальной энергии всех молекул, составляющих систему. Величина внутренней энергии газа зависит от его температуры и числа атомов в молекуле газа. В одноатомных газах (например, гелии) внутренняя энергия является действительно суммой кинетической энергии молекул. В полиатомных газовых молекулах атомы могут вращаться и вибрировать. Такая молекула будет обладать дополнительной кинетической энергией.

В твердых веществах и жидкостях взаимодействие между молекулами также способствует увеличению внутренней энергии. Общая энергия системы складывается из её внутренней энергии и кинетической и потенциальной энергии системы, взятой в целом. Величина внутренней энергии зависит от параметров состояния термодинамической системы. Абсолютная величина внутренней энергии не может быть определена, но физический смысл имеет изменение внутренней энергии, которое может быть измерено.

Энергия может накапливаться и отдаваться системой. Она может передаваться от одной системы к другой. Есть две формы передачи энергии: работа и теплота. Эти величины не являются параметрами состояния системы, так как зависят от пути процесса, в ходе которого изменяется энергия системы.

Теплота является энергией, переданной от одной системы другой из-за разницы их температур. Есть несколько путей теплопередачи: теплопроводность, конвекция и излучение. Теплопроводность - процесс теплопередачи между объектами при их непосредственном контакте. Процесс происходит из-за столкновения молекул, в результате чего они передают избыточную энергию друг другу. Конвекция - это процесс теплопередачи с одного объекта на другой движением жидкости или газа. Как электропроводность, так и конвекция требуют присутствия некоторого вещества. Однако теплота может передаваться и через вакуум. Примером этому служит передача солнечной энергии через космическое пространство к Земле. Этот про-

цесс называется излучением, при котором теплота передаётся электромагнитными волнами разной длины волны. Другой формой передачи энергии от одной термодинамической системы другой является работа, которая совершается над системой при действии определённых сил или в самой системе. Путь совершения работы может быть различным.

В биологических системах совершаются различные формы работы: механическая работа, выполняемая против механических сил; осмотическая работа, состоящая в транспорте различных веществ благодаря разности их концентраций; электрическая работа, заключающаяся в ионном транспорте в электрическом поле и т.п.

### *Первый закон термодинамики*

Первый закон термодинамики является законом сохранения энергии. Он указывает, что общая энергия в изолированной системе - величина постоянная и не изменяется во времени, а лишь переходит из одной формы в другую. Когда в системе происходит некоторый процесс, сумма всей энергии, переданной через границу системы (теплотой или работой), равна общему изменению энергии этой системы.

Первый закон термодинамики связывает изменение внутренней энергии системы  $dU$ , теплоту  $\Delta Q$ , переданную системе, и работу  $\Delta A$ , совершённую системой:

$$\Delta Q = \Delta U + \Delta A \quad (1.1)$$

Это уравнение является математическим выражением первого закона термодинамики. При передаче теплоты в систему  $\Delta Q$  положительно (при передаче теплоты системой  $\Delta Q$  отрицательно). Работа, совершённая системой считается положительной (работа, совершённая над системой - отрицательна).

Смысл первого закона термодинамики можно понять, используя в качестве простого примера газ, закрытый в цилиндре с установленным подвижным поршнем. Если мы добавляем теплоту к газу, но не допускаем перемещения поршня, внутренняя энергия и, следовательно, температура газа возрастёт. Внутренняя энергия газа может быть повышена при его сжатии поршнем. Если при нагревании газа мы позволяем ему расширяться (не удерживаем поршень), теплота, которую мы сообщаем газу, частично расходуется на увеличение его внутренней энергии, а частично - на совершение внешней работы, в результате которой поршень будет подниматься.

### *Первый закон термодинамики для живых организмов*

В 19 столетии было доказано экспериментально, что первый закон термодинамики применим к процессам, которые происходят в биологических системах. Поступление пищи обеспечивает энергию, которая используется для выполнения различных функций организма или сохраняется для последующего использования. Энергия высвобождается из пищевых продуктов в процессе их биологического окисления, которое является многоступенчатым процессом.

Энергия пищевых продуктов используется в клетках первоначально для синтеза макроэргических соединений - например, аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). АТФ, в свою очередь, может использоваться как источник энергии почти для всех процессов в клетке.

Величина энергии, высвобождаемой из каждого грамма глюкозы в этой реакции, составляет 4,1 килокалории (кКал). Столько же энергии, образуется при окислении глюкозы в живых клетках, несмотря на то, что процесс окисления в них является многоступенчатым процессом и происходит в несколько стадий. Этот вывод основан на принципе Гесса, который является следствием первого закона термодинамики: тепловой эффект многоступенчатого химического процесса не зависит от его промежуточных этапов, а определяется лишь начальным и конечным состояниями системы.

С другой стороны, в конечном итоге вся энергия, поступившая в организм, превращается в теплоту. Также при образовании АТФ лишь часть энергии запасается, большая - рассеивается в форме тепла. При использовании энергии АТФ функциональными системами организма большая часть этой энергии также переходит в тепловую.

Оставшаяся часть энергии в клетках идёт на выполнении ими функции, однако, в конечном счёте, превращается в теплоту. Например, энергия, используемая мышечными клетками, расходуется на преодоление вязкости мышцы и других тканей. Вязкое перемещение вызывает трение, что приводит к образованию тепла.

Другим примером является расход энергии, передаваемой сокращающимся сердцем крови. При течении крови по сосудам вся энергия превращается в тепло вследствие трения между слоями крови и между кровью и стенками сосудов.

Следовательно, по существу вся энергия, потраченная организмом, в конечном счёте, преобразуется в теплоту. Из этого принципа существует лишь единственное исключение: в случае, когда мышцы выполняют работу над внешними телами.

Если человек не выполняет внешней работы, то уровень высвобождения организмом энергии можно определить по величине общего количества теплоты, выделенной телом. Для этого применяют метод прямой калориметрии, для реализации которого используют большой, специально оборудованный калориметр. Организм помещают в специальную камеру, которая хорошо изолирована от среды, то есть не происходит обмена энергией с окружающей камерой средой. Количество теплоты, выделенной исследуемым организмом, можно точно измерить. Эксперименты, выполненные этим методом, показали, что количество энергии, поступающей в организм, равно энергии, выделяющейся при проведении калориметрии.

Прямая калориметрия в проведении трудоёмка, поэтому в настоящее время используют метод не прямой калориметрии, который основан на вычислении энергетического выхода организма по использованию им кислорода.

### ***Второй закон термодинамики***

Первый закон термодинамики утверждает только о сохранении энергии, но не указывает направления, в котором могут осуществляться термодинамические процессы. Возможное направление термодинамических процессов является предметом второго закона термодинамики.

Второй закон термодинамики указывает, что все реальные процессы (в том числе в биологических системах), сопровождаются рассеянием некоторой части энергии в теплоту. Все формы энергии (механическая, химическая, электрическая и т.п.) могут быть превращены в теплоту без остатка. Но сама теплота не может превращаться полностью в другие формы энергии. Не существует двигателя или процесса, который бы преобразовывал теплоту в другую форму энергии с 100% эффективностью. Как известно, рассеяние теплоты означает энергетическое разложение. Теплота - деградированная форма энергии, поскольку термическое движение молекул беспорядочный и вероятностный процесс. Таким образом, энергетическое рассеивание в форме теплоты необратимо.

Согласно второму закону термодинамики, каждый реальный процесс, происходящий в термодинамической системе, может осуществляться только в одном направлении. Противоположный процесс, при котором как система, так и окружающая среда возвращались бы в их первоначальные состояния, невозможен.

Одна из формулировок второго закона термодинамики (Клаузиуса) указывает, что теплота не может передаваться самопроизвольно от тела, обладающего более низкой температурой, телу с более высокой температурой. Любой реальный процесс является в той или иной мере необратимым.

### ***Энтропия биологической системы***

Направление спонтанных процессов в изолированных системах характеризуется параметром состояния, который называется энтропией (из греч. "преобразование"). Изменение энтропии системы  $dS$  определяется отношением теплоты  $dQ$ , введённой в систему или выведенного из системы, к абсолютной температуре  $T$  системы, при которой этот процесс происходит:

$$dS = dQ/T \quad (1.2)$$

Энтропия изолированной системы возрастает, если система стремится в состояние равновесия, и достигает своей максимальной величины в этом состоянии. Энтропия возрастает во всех реальных термодинамических процессах.

Энтропия системы имеет тесное отношение к показателю упорядоченности или беспорядка составляющих системы. Согласно принципу Больцмана, энтропия системы  $S$  в данном состоянии пропорциональна термодинамической вероятности  $W$  этого состояния:

$$S = k \ln W \quad (1.3)$$

где  $k$  - константа Больцмана.

Термодинамическая вероятность является числом микросостояний системы, посредством которых реализуется данное макросостояние системы. Чем больше возможно микросостояний (вариантов расположения частиц), тем более неупорядочена система, тем больше - величины  $W$  и  $S$ .

Каждая система стремится к переходу из менее вероятного высокоупорядоченного состояния в статистически более вероятные состояния, характеризующиеся беспорядочным расположением молекул. Можно сказать, что каждая система характеризуется тенденцией самопроизвольного перехода к состоянию максимального молекулярного беспорядка или хаоса.

### ***Термодинамический потенциал***

Состояние каждой термодинамической системы может полностью определяться с помощью термодинамических потенциалов. Каждому из них приписывается определенный набор независимых параметров состояния. Кроме упомянутой выше внутренней энергии  $U$ , к термодинамическим потенциалам относят: энтальпию  $H$ , свободную энергию Гельмгольца  $F$ , свободную энергию Гиббса  $G$ . Они могут быть определены с помощью формул, где  $P$  - давление,  $V$  - объем,  $S$  - энтропия и  $T$  - температура.

$$H = U + PV \quad (1.4)$$

$$F = U - ST \quad (1.5)$$

$$G = U + PV - ST \quad (1.6)$$

Свободная энергия Гиббса соответствует состоянию системы, при котором давление и температура являются постоянными. Поэтому этот термодинамический потенциал употребляют для описания биологических систем. Полезная работа в таких системах выполняется за счет уменьшения потенциала Гиббса.

Величина свободной энергии Гиббса, приходящейся на один ион вещества, называется электрохимическим потенциалом, который включает химическую, осмотическую и электрическую составляющие энергии:

$$\mu \sim = \mu_0 + RT \ln C + zF\phi \quad (1.7)$$

здесь  $\mu_0$  - стандартный электрохимический потенциал, зависящий от химической природы вещества;  $C$  - концентрация вещества,  $R$  - универсальная газовая постоянная,  $T$  - термодинамическая температура,  $z$  - электрический заряд частицы,  $F$  - константа Фарадея,  $\phi$  - электрический потенциал.

Электрохимический потенциал натрия, калия и некоторых других веществ играет решающую роль в таком важном процессе как перенос веществ в мембранах клеток.

### ***Термодинамика неравновесных процессов***

Термодинамика равновесных систем основана на принципах, которые в известной мере идеализируются. Биологические объекты не находятся в состоянии равновесия. Процессы, проходящие в таких системах, являются необратимыми. Термодинамика неравновесных процессов

основана на таких принципах и понятиях как линейные соотношения, производство энтропии, стационарное состояние, теорема Пригожина<sup>3</sup>.

**Теорема Пригожина** — теорема термодинамики неравновесных процессов. Согласно этой теореме, стационарному состоянию системы (в условиях, препятствующих достижению равновесного состояния) соответствует минимальное производство энтропии. Если таких препятствий нет, то производство энтропии достигает своего абсолютного минимума — нуля.

### 1.5 Производство энтропии в открытой системе

Изменение энтропии в открытой системе  $dS$  состоит из двух компонентов. Один из них -  $dSi$  - производство энтропии в системе в результате необратимости процессов. Второй компонент  $dSe$  - отражает взаимодействие между системой и окружающей средой.

$$ds = dSi + dSe \quad (1.8)$$

Термодинамика необратимых процессов рассматривается также показатель производства энтропии в открытых системах:

$$ds/dt = dSi/dt + dSe/dt \quad (1.9)$$

Как видно, два компонента играют роль в процессе производства энтропии в открытой системе: показатель производства энтропии в системе и показатель изменения энтропии из-за энергообмена с окружающей средой. Согласно второму закону термодинамики, первый компонент всегда положительный. Второй компонент может быть как положительным, так и отрицательным в зависимости от направления энергетического обмена через границу системы.

#### *Стационарное состояние открытой системы*

Состояние системы называется стационарным, если величина энтропии не изменяется во времени, то есть  $dS = 0$ . Это возможно, когда производство энтропии в системе полностью компенсируется энтропией, выходящей из системы ( $dSi = -dSe$ ).

Стационарное состояние открытой системы имеет сходство с термодинамическим равновесием, поскольку оба состояния характеризуются устойчивостью характеризующих их параметров состояния. Но стационарное состояние существенно отличается от состояния равновесия, поскольку обменивается энергией с окружающей средой: количество свободной энергии в системе необходимо поддерживать. Энтропия системы в стационарном состоянии - стабильная, но не максимальная. Градиенты и потоки сохраняются в системе.

Основная характеристика стационарного состояния определена теоремой Пригожина, согласно которой производство энтропии в стационарном состоянии минимально ( $dS = \min$ ). Это означает, что система рассеивает минимальную энергию в среду и нуждается в минимальном поступлении свободной энергии для поддержания своего состояния.

Теорема Пригожина объясняет устойчивость стационарных состояний в открытых системах. Если система выходит из этого состояния самопроизвольно, происходит увеличение энтропии. В результате в системе возникают процессы, которые стремятся вернуть её в стационарное состояние.

Многие физиологические параметры являются достаточно стабильными. Их стационарный уровень регулируют специальные физиологические механизмы. В качестве примера поддержания стационарного состояния можно привести терморегуляцию организма. Постоянство температуры обеспечивается поддержанием баланса теплопродукции и теплоотдачи. В результате температура тела поддерживается неизменной, несмотря на колебания внешней температуры. Механизмы, с помощью которых живые организмы поддерживают гомеостаз, то есть статические условия своей внутренней среды, изучает физиология.

---

<sup>3</sup> Илья Романович Пригожин (25 января 1917, Москва — 28 мая 2003, Брюссель) — бельгийский и американский физик и химик российского происхождения, лауреат Нобелевской премии по химии 1977 года.

## **КПД**

КПД – это отношение произведенной работы к изменению свободной энергии, затраченной на эту работу.  $KПД = W/dF \leq 1$  КПД может выражаться в абсолютных единицах или процентах. Согласно второму закону т/д, КПД обратимого процесса должно быть равно 1. КПД необратимых процессов  $< 1$ . КПД реальных биологических процессов  $< 1$ . Приблизительное значение КПД реальных биологических процессов:

Гликолиз – 36%

Сокращение мышц – 40%

Свечение бактерий – 96%

## **Важные понятия**

*Осмотический потенциал* характеризуется избыточным давлением со стороны раствора, препятствующее проникновению растворителя из менее концентрированного в более концентрированный раствор через разделяющую эти два раствора мембрану

*Онкотическое давление* - коллоидно-осмотическое давление, доля осмотического давления, создаваемая высокомолекулярными компонентами раствора. В плазме крови человека составляет лишь около 0,5 % осмотического давления (3—4 кн/м<sup>2</sup>, или 0,03—0,04 ат). Тем не менее онкотическое давление играет важнейшую роль в образовании межклеточной жидкости, первичной мочи и др. Стенка капилляров свободно проницаема для воды и низкомолекулярных веществ, но не для белков. Скорость фильтрации жидкости через стенку капилляра определяется разницей между онкотическим давлением белков плазмы и гидростатическим давлением крови, создаваемым работой сердца. На артериальном конце капилляра солевой раствор вместе с питательными веществами переходит в межклеточное пространство. На венозном конце капилляра процесс идёт в противоположном направлении, поскольку венозное давление ниже онкотического давления. В результате в кровь переходят вещества, отдаваемые клетками.

*Электрический потенциал:*

- **ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ** между внутренней и наружной средой клетки, возникающий на ее мембране; у нейронов и мышечных клеток достигает величины 0,05—0,09 В; возникает из-за неравномерного распределения и накопления ионов по разные стороны клеточной мембраны.
- **ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ**, разновидность биопотенциала, возникающего на мембране электровозбудимых клеток в ответ на раздражение электрическим полем, химическим или другим стимулом. При этом мембрана возбудимой клетки способна увеличивать свою проницаемость к ионам натрия, калия, кальция.



## Глава 2. Организм - биологическая система

### 2.1 Механизмы саморегуляции

Саморегуляция в биологии, способность биологических систем (на любом уровне организации жизни) к автоматическому установлению и поддержанию жизненных функций на определенном, относительно постоянном уровне. Такое поведение системы характеризуется законом *гомеостазиса*. Управляющие факторы формируются в самой биосистеме. Толчком к мобилизации механизмов, восстанавливающих нормальное функционирование биосистемы, служит отклонение ее от стабильного уровня. Механизмы саморегуляции очень разнообразны (в зависимости от конкретного уровня организации живой материи). Они основаны, как правило, на сходных принципах, прежде всего на принципе обратной связи. Примерами саморегуляции на уровне надорганизменных систем (популяций, биоценозов, биосферы) служат: регуляция численности популяций, соотношения полов в них, соотношение рождаемости и смертности, гомеостаз экосистем и т. д.

К саморегулируемым биологическим системам относят системы, в которых регулируемые параметры константны, а результаты регуляции стереотипны, а также адаптивные системы (саморегулирующиеся, самообучающиеся), которые автоматически адаптируются к меняющимся внешним условиям. Саморегуляция является одним из фундаментальных свойств живых систем.

Представление о живом организме как системе, в некотором смысле похожем на искусственную систему, сформировалось в кибернетике биологической (КБ).

**Кибернетика биологическая** - биокибернетика, научное направление, связанное с проникновением идей, методов и технических средств кибернетики в биологию. Зарождение и развитие К. б. связаны с эволюцией представления об обратной связи в живой системе и попытками моделирования особенностей ее строения и функционирования (П. К. Анохин, Н. А. Бернштейн и др.). Эффективность математического и системного подходов к исследованию живого показали и многие работы в области общей биологии (ДЖ. Холдейн, Э. С. Бауэр, Р. Фишер, И. И. Шмальгаузен и др.). Процесс «кибернетизации» биологии осуществляется как в теоретической, так и в прикладной областях. Основная теоретическая задача К. б. - изучение общих закономерностей управления, а также хранения, переработки и передачи информации, где большое внимание уделяется обратной связи.

Обратная связь (ОС) - обратное воздействие результатов процесса на его протекание или управляемого процесса на управляющий орган. О. с. характеризует системы регулирования и управления в живой природе, обществе и технике. Различают положительную и отрицательную О. с. Если результаты процесса усиливают его, то О. с. является положительной. Когда результаты процесса ослабляют его действие, то имеет место отрицательная О. с. Отрицательная О. с. стабилизирует протекание процессов. Положительная О. с., напротив, обычно приводит к ускоренному развитию процессов и к колебательным процессам.

### 2.2 Внутренняя среда организма

Любой организм - одноклеточный или многоклеточный - нуждается в определенных условиях существования. Эти условия обеспечивает организмам та среда, к которой они приспособились в ходе эволюционного развития.

Внутренней средой для клеток и органов человека служат кровь, лимфа и тканевая жидкость. Если сильно порезать палец, то потечет кровь; если порез неглубокий и сосуды не повреждены, то вместо крови на разрезе иногда проступает несколько капелек прозрачной жидкости - это и есть тканевая жидкость. Тканевая жидкость постоянно омывает клетки и служит для них средой существования. Тканевая жидкость постоянно обновляется через систему лимфатических сосудов: тканевая жидкость собирается в эти сосуды (внутри лимфатических сосудов она называется лимфой), а затем по самому крупному лимфатическому сосуду попадает в общий кровоток, где смешивается с кровью.

Первые живые образования возникли в водах Мирового океана, и средой обитания для них служила морская вода. По мере усложнения живых организмов часть их клеток изолировалась от внешней среды. Так часть среды обитания оказалась внутри организма, что позволило многим организмам покинуть водную среду и начать жить на суше.

"Маленькое море", усложняясь, постепенно превратилось во внутреннюю среду животных. В связи с этим не должен вызывать удивления тот факт, что содержание солей в морской воде и во внутренней среде организма сходно.

Во внутренней среде организма, помимо солей, содержится очень много различных веществ - белки, сахар, жироподобные вещества, гормоны и т. д. Каждый орган постоянно выделяет во внутреннюю среду продукты своей деятельности и получает из нее необходимые для себя вещества. И, несмотря на такой активный обмен, состав внутренней среды остается практически неизменным.

**Гомеостаз.** Поддержание постоянства условий жизни во внутренней среде называют гомеостазом. Отдельные клетки и группы клеток человеческого организма чрезвычайно чувствительны к изменению окружающей их среды. Что же касается целого организма, то границы изменений внешней среды, которые он может переносить, значительно шире, чем у отдельных клеток. Клетки человека нормально функционируют лишь при температуре 36-38° С. Повышение или снижение температуры за пределы этих границ приводит к нарушению функций клеток. Человек же, как известно, может нормально существовать при значительно более широких колебаниях температуры внешней среды. Реализация постоянства внутренней среды, в некоторых заданных пределах существования важнейших процессов, обеспечивающих жизнедеятельность организма, реализуется посредством использования так называемых, обратных связей. В этом отношении живой организм традиционно позиционируется кибернетической системой, где развиты сложные процедуры управления, поддержания жизнедеятельности целого организма.

В клетках поддерживается постоянное количество воды и минеральных веществ. Многие клетки почти мгновенно гибнут при помещении их в дистиллированную воду. Организм же как целое может переносить и водное голодание, и избыточное поступление воды и солей.

Отдельные клетки чрезвычайно чувствительны к незначительным изменениям концентрации ионов водорода. Целый организм способен поддерживать постоянную концентрацию водородных ионов, даже когда в тканевую жидкость поступает много кислых или щелочных продуктов обмена веществ.

Этих примеров достаточно, для того чтобы убедиться в наличии у организмов специальных приспособлений для обеспечения постоянства среды обитания их клеток. Очень важной особенностью внутренней среды является то, что содержание веществ в ней не абсолютно одинаково, а изменяется в определенных пределах, т. е. для содержания каждого Вещества нормой является не одна какая-то цифра, а определенный диапазон показателей. Например, в справочнике можно прочитать: содержание ионов калия в крови здорового человека - 16-20 мг % (т. е. 16-20 мг в 100 мл).

Практически содержание любого вещества во внутренней среде никогда не является абсолютно одинаковым - оно постоянно колеблется, но в строго определенных пределах.

Диапазон показателей для разных веществ различен. Некоторые показатели поддерживаются особенно точно; они получили название констант. К числу констант относится, например, реакция крови (т. е. концентрация в ней водородных ионов - рН).

В организме на относительно постоянном уровне удерживаются такие показатели, как кровяное давление, температура тела, осмотическое давление крови и тканевой жидкости, содержание в них белков и сахара, ионов натрия, калия, кальция, хлора, водорода.

Постоянным остается не только состав внутренней среды, но и ее объем. Однако постоянство объема внутренней среды не абсолютно неизменно. Часть жидкости из внутренней среды выводится из организма через почки с мочой, через легкие с выдыхаемыми парами воды и в пищеварительный тракт с пищеварительными соками. Часть воды испаряется с поверхности тела в виде пота. Эти потери воды постоянно пополняются за счет всасывания воды из пищева-

рительного тракта. Происходит постоянное обновление воды при общем сохранении ее объема. В поддержании постоянства объема жидкости во внутренней среде принимают участие и клетки. Вода, находящаяся внутри клеток, составляет примерно 50% массы тела. Если по каким-либо причинам во внутренней среде уменьшается количество жидкости, то начинается движение воды из клеток в межклеточное пространство. Это способствует сохранению постоянства объема внутренней среды. Постоянство внутренней среды - гомеостаз - поддерживается непрерывной работой органов и тканей. Роль разных органов в сохранении гомеостаза различна. Система органов пищеварения обеспечивает поступление в кровь питательных веществ в таком виде, в каком они могут быть усвоены клетками организма.

Органы кровообращения осуществляют непрерывное движение крови и доставляют кислород и питательные вещества клеткам, а продукты распада уносят от них. Органы дыхания обеспечивают поступление кислорода в кровь и удаление углекислого газа.

Через легкие, почки, кожу из организма удаляются конечные продукты обмена веществ и некоторые другие вещества.

В поддержании гомеостаза важнейшая роль принадлежит нервной системе. Быстро реагируя на различные изменения внешней или внутренней среды, нервная система так изменяет деятельность органов, что выравниваются сдвиги или нарушения в организме.

Благодаря развитию приспособлений, обеспечивающих постоянство внутренней среды организма, его клетки менее подвержены изменяющимся влияниям внешней среды.

Нарушение гомеостаза приводит к значительным изменениям в работе органов и к различным заболеваниям. Вот почему измерение таких показателей, как температура тела, физико-химический состав крови, артериальное давление, имеет большое значение для диагностики, т. е. распознавания болезней.

Кровь, а также органы, принимающие участие в образовании и разрушении ее клеток, вместе с механизмами регуляции объединяют в единую систему крови.

*Физиологические функции крови.*

- Транспортная функция крови состоит в том, что она переносит газы, питательные вещества, продукты обмена веществ, гормоны, медиаторы, электролиты, ферменты и др.
- Дыхательная функция заключается в том, что гемоглобин эритроцитов переносит кислород от легких к тканям организма, а углекислый газ от клеток к легким.
- Питательная функция — перенос основных питательных веществ от органов пищеварения к тканям организма.
- Экскреторная функция (выделительная) осуществляется за счет транспорта конечных продуктов обмена веществ (мочевины, мочевой кислоты и др.) и лишних количеств солей и воды от тканей к местам их выделения (почки, потовые железы, легкие, кишечник).
- Водный баланс тканей зависит от концентрации солей и количества белка в крови и тканях, а также от проницаемости сосудистой стенки.
- Регуляция температуры тела осуществляется за счет физиологических механизмов, способствующих быстрому перераспределению крови в сосудистом русле. При поступлении крови в капилляры кожи теплоотдача увеличивается, переход же ее в сосуды внутренних органов способствует уменьшению потери тепла.
- Защитная функция - кровь является важнейшим фактором иммунитета. Это обусловлено наличием в крови антител, ферментов, специальных белков крови, обладающих бактерицидными свойствами, относящихся к естественным факторам иммунитета.
- Одним из важнейших свойств крови является ее способность свертываться, что при травмах предохраняет организм от кровопотери.
- Регуляторная функция заключается в том, что поступающие в кровь продукты деятельности желез внутренней секреции, пищеварительные гормоны, соли, ионы водорода и др. через центральную нервную систему и отдельные органы (либо непосредственно, либо рефлекторно) изменяют их деятельность.

### *Количество крови в организме.*

Общее количество крови в организме взрослого человека составляет в среднем 6—8%, или 1/13, массы тела, т. е. приблизительно 5—6 л. У детей количество крови относительно больше: у новорожденных оно составляет в среднем 15% от массы тела, а у детей в возрасте 1 года —11%. В физиологических условиях не вся кровь циркулирует в кровеносных сосудах, часть ее находится в так называемых кровяных депо (печень, селезенка, легкие, сосуды кожи). Общее количество крови в организме сохраняется на относительно постоянном уровне.

### *Вязкость и относительная плотность (удельный вес) крови.*

Вязкость крови обусловлена наличием в ней белков и красных кровяных телец — эритроцитов. Если вязкость воды принять за 1, то вязкость плазмы будет равна 1,7—2,2, а вязкость цельной крови около 5,1.

Относительная плотность крови зависит в основном от количества эритроцитов, содержания в них гемоглобина и белкового состава плазмы крови. Относительная плотность крови взрослого человека равна 1,050—1,060, плазмы —1,029—1,034.

### *Состав крови.*

Периферическая кровь состоит из жидкой части — плазмы и взвешенных в ней форменных элементов или кровяных клеток (эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов)

Если дать крови отстояться или провести ее центрифугирование, предварительно смешав с противосвертывающим веществом, то образуются два резко отличающихся друг от друга слоя: верхний — прозрачный, бесцветный или слегка желтоватый — плазма крови; нижний — красного цвета, состоящий из эритроцитов и тромбоцитов. Лейкоциты за счет меньшей относительной плотности располагаются на поверхности нижнего слоя в виде тонкой пленки белого цвета. Объемные соотношения плазмы и форменных элементов определяют с помощью гематокрита. В периферической крови плазма составляет приблизительно 52—58% объема крови, а форменные элементы 42—48%.

### *Плазма крови, ее состав.*

В состав плазмы крови входят вода (90—92%) и сухой остаток (8—10%). Сухой остаток состоит из органических и неорганических веществ.

К органическим веществам плазмы крови относятся: 1) белки плазмы — альбумины (около 4,5%), глобулины (2—3,5%), фибриноген (0,2—0,4%):

- Общее количество белка в плазме составляет 7—8%;
- небелковые азотсодержащие соединения (аминокислоты, полипептиды, мочевины, мочевая кислота, креатин, креатинин, аммиак). Общее количество небелкового азота в плазме (так называемого остаточного азота) составляет 11—15 ммоль/л (30—40 мг%). При нарушении функции почек, выделяющих шлаки из организма, содержание остаточного азота в крови резко возрастает;
- безазотистые органические вещества: глюкоза — 4,4—6,65 ммоль/л (80—120 мг%), нейтральные жиры, липиды;
- ферменты и проферменты: некоторые из них участвуют в процессах свертывания крови и фибринолиза, в частности протромбин и профибринолизин. В плазме содержатся также ферменты, расщепляющие гликоген, жиры, белки и др.

Неорганические вещества плазмы крови составляют около 1 % от ее состава. К этим веществам относятся преимущественно катионы —  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^{+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  и анионы  $\text{Cl}^{-}$ ,  $\text{HPO}_4$ ,  $\text{HCO}_3$

Из тканей организма в процессе его жизнедеятельности в кровь поступает большое количество продуктов обмена, биологически активных веществ (серотонин, гистамин), гормонов; из кишечника всасываются питательные вещества, витамины и т. д. Однако состав плазмы существенно не изменяется. Постоянство состава плазмы обеспечивается регуляторными механизмами, оказывающими влияние на деятельность отдельных органов и систем организма, восстанавливающих состав и свойства его внутренней среды.

### Роль белков плазмы.

- Белки обуславливают онкотическое давление. В среднем оно равно 26 мм рт.ст.
- Белки, обладая буферными свойствами, участвуют в поддержании кислотно-основного равновесия внутренней среды организма
- Участвуют в свертывании крови
- Гамма-глобулины участвуют в защитных (иммунных) реакциях организма
- Повышают вязкость крови, имеющую важное значение в поддержании АД
- Белки (главным образом альбумины) способны образовывать комплексы с гормонами, витаминами, микроэлементами, продуктами обмена веществ и, таким образом, осуществлять их транспорт.
- Белки предохраняют эритроциты от агглютинации (склеивание и выпадение в осадок)
- Глобулин крови – эритропоэтин – участвует в регуляции эритропоэза
- Белки крови являются резервом аминокислот, обеспечивающих синтез тканевых белков

### *Осмотическое и онкотическое давление крови.*

Осмотическое давление обусловлено электролитами и некоторыми неэлектролитами с низкой молекулярной массой (глюкоза и др.). Чем больше концентрация таких веществ в растворе, тем выше осмотическое давление. Осмотическое давление плазмы зависит в основном от содержания в ней минеральных солей и составляет в среднем 768,2 кПа (7,6 атм.). Около 60% всего осмотического давления обусловлено солями натрия.

Онкотическое давление плазмы обусловлено белками. Величина онкотического давления колеблется в пределах от 3,325 кПа до 3,99 кПа (25—30 мм рт. ст.). За счет него жидкость (вода) удерживается в сосудистом русле. Из белков плазмы наибольшее участие в обеспечении величины онкотического давления принимают альбумины; вследствие малых размеров и высокой гидрофильности они обладают выраженной способностью притягивать к себе воду.

Постоянство коллоидно-осмотического давления крови у высокоорганизованных животных является общим законом, без которого невозможно их нормальное существование.

Если эритроциты поместить в солевой раствор, имеющий одинаковое осмотическое давление с кровью, то они заметным изменениям не подвергаются. В растворе с высоким осмотическим давлением клетки сморщиваются, так как вода начинает выходить из них в окружающую среду. В растворе с низким осмотическим давлением эритроциты набухают и разрушаются. Это происходит потому, что вода из раствора с низким осмотическим давлением начинает поступать в эритроциты, оболочка клетки не выдерживает повышенного давления и лопается. Солевой раствор, имеющий осмотическое давление, одинаковое с кровью, называют изосмотическим, или изотоническим (0,85—0,9 % раствор NaCl). Раствор с более высоким осмотическим давлением, чем давление крови, получил название гипертонического, а имеющий более низкое давление — гипотонического.

Если человек теряет большое количество крови, то нарушается постоянство объема внутренней среды организма. И потому уже с древних времен в случае кровопотери, при заболеваниях люди пытались переливать больным кровь животных или здорового человека. В письменных памятниках древних египтян, в трудах греческого ученого и философа Пифагора, в произведениях греческого поэта Гомера и римского поэта Овидия описываются попытки использовать кровь для лечения. Больным давали пить кровь животных или здоровых людей. Естественно, это не приносило успеха.

В 1667 г. во Франции Ж. Дени произвел первое в истории человечества внутривенное переливание крови человеку. Обескровленному умирающему юноше перелили кровь ягненка. Хотя чужеродная кровь и вызвала тяжелую реакцию, больной перенес ее и выздоровел. Успех окрылил врачей. Однако последующие попытки переливания крови были неудачными. Родственники потерпевших возбудили против врачей судебный процесс, и переливание крови было запрещено законом.

В конце XVIII в. было доказано, что неудачи и тяжелые осложнения, которые возникали при переливании человеку крови животных, объясняются тем, что эритроциты животного

склеиваются и разрушаются в кровяном русле человека. При этом из них выделяются вещества, действующие на человеческий организм как яды. Стали пробовать переливать человеческую кровь.

Первое в мире переливание крови от человека человеку было сделано в 1819 г. в Англии. В России его произвел впервые в 1832 г. петербургский врач Вольф. Успех этого переливания был блестящим: жизнь женщины, находившейся при смерти из-за большой кровопотери, была спасена. А дальше все пошло по-старому: то блистательный успех, то тяжелое осложнение вплоть до смерти. Осложнения очень напоминали тот эффект, который наблюдался после переливания человеку крови животных. Значит, в некоторых случаях кровь одного человека может оказаться чужеродной для другого.

Научный ответ на этот вопрос дали почти одновременно два ученых - австриец Карл Ландштейнер и чех Ян Янский. Они обнаружили у людей 4 группы крови. Ландштейнер обратил внимание на то, что иногда сыворотка крови одного человека склеивает эритроциты крови другого. Это явление получило название агглютинации. Свойство эритроцитов склеиваться при действии на них плазмы или сыворотки крови другого человека стало основой разделения крови всех людей на 4 группы (табл. 2.1).

Таблица 2.1 Группы крови

Обозначения группы крови	Обозначения группы крови по Янскому	Агглютиноген в эритроцитах	Агглютинин в плазме крови или сыворотке
О	I	Нет	$\alpha$ и $\beta$
A	II	A	$\beta$
B	III	B	$\alpha$
AB	IV	AB	нет

Почему же происходит склеивание, или агглютинация, эритроцитов? На этот вопрос со временем появился ответ - в эритроцитах были обнаружены вещества белковой природы, которые назвали агглютиногенами (склеиваемыми веществами). У людей их существуют два вида. Условно их обозначили буквами латинского алфавита - A и B.

У людей с I группой крови в эритроцитах агглютиногены отсутствуют, кровь II группы содержит агглютиноген A, в эритроцитах крови III группы есть агглютиноген B, кровь IV группы содержит агглютиногены A и B. В связи с тем что в эритроцитах I группы крови агглютиногенов не содержится, эту группу обозначают нулевой (0) группой. II группу из-за наличия в эритроцитах агглютиногена A обозначают A, III группу - B, IV группу - AB. В плазме крови обнаружены агглютинины (склеивающие вещества) двух видов. Их обозначают буквами греческого алфавита -  $\alpha$  (альфа) и  $\beta$  (бета). Агглютинин  $\alpha$  склеивает эритроциты с агглютиногеном A, агглютинин  $\beta$  склеивает эритроциты с агглютиногеном B. В сыворотке крови I (0) группы содержатся агглютинины  $\alpha$  и  $\beta$ , в крови II (A) группы - агглютинин  $\beta$ , в крови III (B) группы - агглютинин  $\alpha$ , в крови IV (AB) группы агглютининов нет.

Определить группу крови можно, если иметь готовые сыворотки крови II и III групп. Принцип методики определения группы крови следующий. В пределах одной группы крови нет агглютинации (склеивания) эритроцитов. Однако агглютинация может произойти, и эритроциты соберутся в комочки, если они попадут в плазму или сыворотку крови другой группы. Следовательно, совмещая кровь испытуемого с заведомо известной (стандартной) сывороткой, можно по реакции агглютинации решить вопрос о групповой принадлежности исследуемой крови. Стандартные сыворотки в ампулах можно получить на станции (или в пунктах) переливания крови.

### *Резус-фактор*

При переливании крови, даже при тщательном учете групповой принадлежности донора и реципиента, иногда встречались тяжелые осложнения. Оказалось, в эритроцитах 85% людей имеется так называемый резус-фактор.

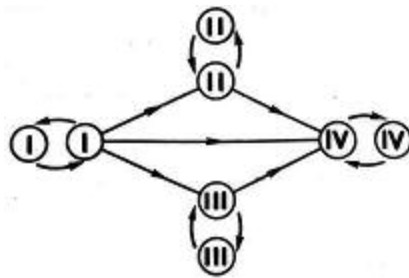


Рисунок 2.1 . Схема совместимости групп крови.

*Стрелками показано, кровь каких групп можно переливать лицам, имеющим ту или иную группу крови*

Так он назван потому, что впервые был обнаружен в крови мартышки *Macacus rhesus*.

Резус-фактор - белок. Людей, эритроциты крови которых содержат этот белок, называют резус-положительными. В эритроцитах крови 15% людей резус-фактора нет, это - резус-отрицательные люди.

В отличие от агглютиногенов, для резус-фактора в плазме крови людей готовых антител (агглютининов) не имеется. Но антитела против резус-фактора могут образоваться. Если в кровь резус-отрицательным людям перелить кровь резус-положительную, то разрушения эритроцитов при первом переливании не наступит, поскольку в крови реципиента нет готовых антител к резус-фактору. Но после первого же переливания они образуются, так как резус-фактор является чужеродным белком для крови резус-отрицательного человека. При повторном переливании резус-положительной крови в кровь резус-отрицательного человека образовавшиеся ранее антитела вызовут разрушение эритроцитов перелитой крови. Поэтому при переливании крови надо учитывать совместимость и по резус-фактору.

Очень давно врачи обратили внимание на тяжелее, в прошлом часто смертельное заболевание младенцев - гемолитическую желтуху. Причем в одной семье заболевало несколько детей, что наводило на мысль о наследственном характере болезни. Единственное, что не укладывалось в это предположение, - отсутствие признаков недуга у первого родившегося ребенка и нарастание тяжести заболевания у второго, третьего и последующих детей.

Оказалось, гемолитическая болезнь новорожденных вызывается несовместимостью эритроцитов матери и плода по резус-фактору. Это происходит в том случае, если мать имеет резус-отрицательную кровь, а плод унаследовал от отца резус-положительную кровь. В период внутриутробного развития происходит следующее (рис. 13). Эритроциты плода, имеющие резус-фактор, попадая в кровь матери, эритроциты которой не содержат его, являются там "чужеродными", антигенами, и против них вырабатываются антитела. Но вещества крови матери через плаценту снова попадают в организм ребенка, теперь уже имея антитела против эритроцитов плода. Возникает резус-конфликт, следствием чего является разрушение эритроцитов ребенка и болезнь гемолитическая желтуха.

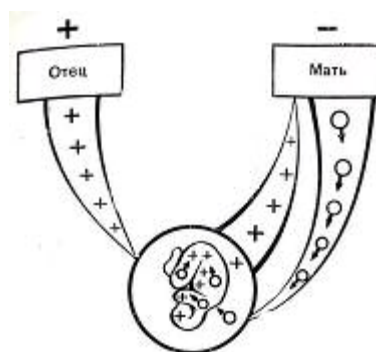


Рисунок 2.2. Схема возникновения гемолитической болезни новорожденных.

Обозначив резус-фактор знаком + легко проследить его путь: от отца он передается плоду, а от него - матери; образовавшиеся в ее организме резус-антитела (кружочки со стрелками) возвращаются к плоду и разрушают его эритроциты. С каждой новой беременностью концентрация антител в крови матери возрастает, что может приводить даже к гибели плода.

В браке резус-отрицательного мужчины с резус-положительной женщиной дети рождаются здоровыми. К болезни ребенка может привести лишь комбинация "резус-отрицательная мать и резус-положительный отец".

Знание этого явления дает возможность заранее планировать профилактические и лечебные мероприятия, с помощью которых в наши дни удается спасти 90-98% новорожденных. С этой целью все беременные женщины с резус-отрицательной кровью берутся на особый учет, осуществляется их ранняя госпитализация, заготавливается резус-отрицательная кровь на случай появления младенца с признаками гемолитической желтухи. Обменные переливания с введением резус-отрицательной крови спасают таких детей.

### *Способы переливания крови*

Существуют два способа переливания крови. При прямом (непосредственном) переливании кровь с помощью специальных приспособлений прямо от донора переливают реципиенту (рис. 14). Прямое переливание крови применяют редко и только в специальных лечебных учреждениях.

Для непрямого переливания кровь донора предварительно собирают в сосуд, где смешивают с веществами, препятствующими ее свертыванию (чаще всего добавляют лимоннокислый натрий). Кроме того, к крови прибавляют консервирующие вещества, которые позволяют хранить ее в годном для переливания виде длительное время. Такую кровь можно перевозить в запаянных ампулах на далекие расстояния.

В некоторых случаях переливают не цельную кровь, а ее составные части: плазму или эритроцитарную массу, которую применяют при лечении малокровия. Тромбоцитарную массу переливают при кровотечениях.

Несмотря на большую лечебную ценность консервированной крови, все же есть необходимость в растворах, могущих заменить кровь. Предложено много рецептов заменителей крови. Состав их отличается большей или меньшей сложностью. Все они обладают теми или иными свойствами плазмы крови, но не имеют свойств форменных элементов.

Имеются случаи забор крови от трупа. В последнее время в лечебных целях используют кровь, взятую от трупа. Кровь, извлеченная в первые шесть часов после внезапной смерти от несчастного случая, сохраняет все ценные биологические свойства. Переливание крови или ее заменителей получило в нашей стране широкое распространение и является одним из эффективных способов сохранения жизни при больших кровопотерях.

## **2.3 Жидкие биологические среды**

Истинной внутренней средой для клеток является тканевая жидкость. Она омывает клетки. Кровь - это промежуточная внутренняя среда, находящаяся в сосудах и не соприкасающаяся непосредственно с большинством клеток организма. Однако, находясь в непрерывном движении, она обеспечивает постоянство состава тканевой жидкости.

Кровь доставляет клеткам кислород и выносит из них углекислый газ. Обогащение крови кислородом происходит через тончайшие стенки эпителиальных клеток капилляров легких, там же кровь отдает углекислый газ, который затем удаляется в окружающую среду с выдыхаемым воздухом. Протекая через капилляры различных тканей и органов, кровь отдает им кислород и поглощает углекислый газ.

В процессе пищеварения происходит расщепление пищевых продуктов и образование из них веществ, которые могут быть легко усвоены организмом. Эти вещества поступают в кровь и разносятся ею по организму.



Кровь выносит из организма продукты распада. Кровь участвует в регуляции температуры тела. Температура различных частей тела неодинакова: под мышкой у здорового человека она составляет 36,5-36,8° С. Кожа голени имеет температуру около 30° С, а ушные раковины - даже 25-25,5° С. Внутренние же органы даже у здорового человека согреты до 38-38,2° С. Прилив крови от внутренних органов в сосуды кожи вызывает их покраснение, повышение температуры кожи, а следовательно, и усиление теплоотдачи. Напротив, сужение кожных сосудов приводит к сохранению тепла для организма.

Кровь выполняет защитную функцию: попавшие в нее микробы и различные чужеродные вещества разрушаются, уничтожаются, обезвреживаются фагоцитами и антителами.

*Кровь участвует в регуляции деятельности организма.* Для определения количества крови у человека предложены различные методы. В последнее время для этих целей пользуются радиоактивными изотопами. У человека из вены берут небольшое количество крови и добавляют к ней определенное количество радиоактивного фосфора Р<sup>32</sup>. После того как радиоактивный фосфор проникнет внутрь эритроцитов, их отделяют от плазмы крови с помощью центрифуги и вводят в кровеносную систему человека. "Меченые" таким образом эритроциты смешиваются со всей кровью. Через несколько минут берут из вены пробу крови и определяют ее радиоактивность. После этого вычисляют общее количество крови. У взрослого человека количество крови составляет примерно 7-8% массы тела. У детей крови относительно массы тела больше, чем у взрослых. У новорожденных кровь составляет 15% массы тела.

Обычно не вся кровь циркулирует в кровеносных сосудах. Некоторая часть ее находится в депо крови, как бы в резерве. Роль депо крови выполняют селезенка, кожа, печень и легкие. В кровеносных сосудах кожи, например, может храниться до 1 л крови. В тех случаях, когда в организме человека возникает недостаток кислорода, - при усиленной мышечной работе, при потере больших количеств крови от ранений и во время хирургических операций, при некоторых заболеваниях - запасы крови из депо поступают в общий кровоток. Депо крови участвуют в поддержании постоянства количества крови.

При отстаивании, а еще лучше при центрифугировании кровь разделяется на два слоя. Верхний слой - слегка желтоватая жидкость, называемая плазмой; нижний слой - осадок темно-красного цвета, образованный эритроцитами. На границе между плазмой и эритроцитами имеется тонкая светлая пленка, состоящая из лейкоцитов и тромбоцитов.

Процентное соотношение между плазмой и форменными элементами крови называют гематокритом. У здоровых людей примерно 55% объема крови приходится на плазму и 45% - на долю форменных элементов. При некоторых заболеваниях, например анемии (малокровии), увеличивается объем плазмы, при других заболеваниях - форменных элементов. Поэтому величина гематокрита<sup>4</sup> может служить одним из показателей при установлении диагноза того или другого заболевания.

### *Плазма крови*

Обратимся к рассмотрению плазмы крови, в которой содержится много воды. Это очень важно для организма, который постоянно нуждается в больших количествах жидкого растворителя. В 100 мл плазмы крови здорового человека содержится около 93 г воды. Остальная часть плазмы состоит из органических и неорганических веществ. Плазма содержит минеральные вещества, белки (в том числе ферменты), углеводы, жиры, продукты обмена веществ, гормоны, витамины.

Минеральные вещества плазмы представлены солями: хлоридами, фосфатами, карбонатами и сульфатами натрия, калия, кальция, магния. Они могут находиться как в виде ионов, так и в неионизированном состоянии.

---

<sup>4</sup> Гематокрит (гематокритная величина, гематокритное число) — часть объема крови, приходящаяся на эритроциты (иногда определяется как отношение всех форменных элементов (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты) к общему объему крови). Гематокрит (Ht) выражают в процентах к общему объему крови

### *Осмотическое давление плазмы крови*

Даже незначительные нарушения солевого состава плазмы могут оказаться губительными для многих тканей, и прежде всего для клеток самой крови. Суммарная концентрация минеральных солей, белков, глюкозы, мочевины и других веществ, растворенных в плазме, создает осмотическое давление.

Явления осмоса возникают везде, где имеются два раствора различной концентрации, разделенные полупроницаемой мембраной, через которую легко проходит растворитель (вода), но не проходят молекулы растворенного вещества. В этих условиях растворитель движется в сторону раствора с большей концентрацией растворенного вещества. Одностороннюю диффузию жидкости через полупроницаемую перегородку называют осмосом (рис.2.3). Сила, которая вызывает движение растворителя через полупроницаемую мембрану, есть осмотическое давление. С помощью специальных методов удалось установить, что осмотическое давление плазмы крови человека удерживается на постоянном уровне и составляет 7,6 атм. (1 атм.  $\approx 105\text{н/м}^2$ ).

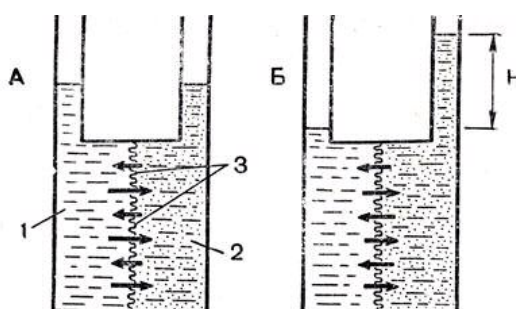


Рисунок 2.3 Осмотическое давление:

*1 - чистый растворитель; 2 - солевой раствор; 3 - полупроницаемая перепонка (мембрана), разделяющая сосуд на две части; длина стрелок показывает скорость движения воды через перепонку; А - осмос, начавшийся после заполнения жидкостью обеих частей сосуда; Б - установление равновесия; Н-давление, уравнивающее осмос*

*Осмотическое давление плазмы* в основном создается неорганическими солями, поскольку концентрация сахара, белков, мочевины и других органических веществ, растворенных в плазме, невелика. Благодаря осмотическому давлению происходит проникновение жидкости через клеточные оболочки, что обеспечивает обмен воды между кровью и тканями.

Постоянство осмотического давления крови имеет важное значение для жизнедеятельности клеток организма. Мембраны многих клеток, в том числе и клеток крови, тоже являются полупроницаемыми. Поэтому при помещении кровяных телец в растворы с различной концентрацией солей, а следовательно, и с разным осмотическим давлением в клетках крови за счет осмотических сил происходят серьезные изменения.

Солевой раствор, имеющий такое же осмотическое давление, как плазма крови, называют **изотоническим раствором**. Для человека изотоничен 0,9-процентный раствор поваренной соли (NaCl), а для лягушки - 0,6-процентный раствор этой же соли.

Солевой раствор, осмотическое давление которого выше, чем осмотическое давление плазмы крови, называют гипертоническим; если осмотическое давление раствора ниже, чем в плазме крови, то такой раствор называют гипотоническим.

**Гипертонический раствор** (обычно это 10-процентный раствор поваренной соли) применяют при лечении гнойных ран. Если на рану наложить повязку с гипертоническим раствором, то жидкость из раны будет выходить наружу, на повязку, поскольку концентрация солей в ней выше, чем внутри раны. При этом жидкость будет увлекать за собой гной, микробы, отмершие частицы тканей, и в результате рана скорее очистится и заживет.

Поскольку растворитель движется всегда в сторону раствора с более высоким осмотическим давлением, то при погружении эритроцитов в гипотонический раствор вода, по законам осмоса, интенсивно начинает проникать внутрь клеток. Эритроциты набухают, их оболочки разрываются, и содержимое поступает в раствор. *Наблюдается гемолиз*<sup>5</sup>

Кровь, эритроциты которой подверглись гемолизу, становится прозрачной, или, как иногда говорят, лаковой. В крови человека гемолиз начинается при помещении эритроцитов в 0,44-0,48-процентный раствор NaCl, а в 0,28-0,32-процентных растворах NaCl уже почти все эритроциты оказываются разрушенными. Если эритроциты попадают в гипертонический раствор, они сморщиваются.

#### *Физиологический раствор*

Для нормальной деятельности организма важно не только количественное содержание солей в плазме крови, что обеспечивает определенное осмотическое давление. Чрезвычайно важен и качественный состав этих солей. Изотонический раствор хлористого натрия не способен длительное время поддерживать работу омываемого им органа. Сердце, например, остановится, если из протекающей через него жидкости полностью исключить соли кальция, то же произойдет при избытке солей калия.

Растворы, которые по своему качественному составу и концентрации солей соответствуют составу плазмы, называют физиологическими растворами. Они различны для разных животных. В физиологии часто применяют жидкости Рингера и Тироде (табл. 2.2).

Таблица 2.2 Характеристика жидкостей Рингера и Тироде  
Состав жидкостей Рингера и Тироде (в г на 100 мл воды)

Соль	Жидкость Рингера для холоднокровных	Жидкость Рингера для теплокровных	Жидкость Тироде
NaCl	0.6	0.8	0.8
KCl	0.01	0.042	0.02
CaCl <sub>2</sub>	0.01	0.024	0.02
NaHCO <sub>3</sub>	0.01	0.01	0.01
MgCl <sub>2</sub>	-	-	0.01
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	-	-	0.005

В жидкости для теплокровных животных часто, помимо солей, добавляют еще глюкозу и насыщают раствор кислородом. Такие жидкости используют для поддержания жизнедеятельности изолированных от тела органов, а также как заменители крови при кровопотерях.

Правило гомеостазиса «чрезвычайно прочно» работает с плазмой крови. Рассмотрим *реакцию крови* на внешние факторы.

**Плазма крови** имеет не только постоянное осмотическое давление и определенный качественный состав солей, в ней поддерживается постоянство реакции. Практически реакция среды определяется концентрацией водородных ионов. Для характеристики реакции среды пользуются водородным показателем, обозначаемым рН.

Для дистиллированной воды величина рН составляет 7,07, кислая среда характеризуется рН меньше 7,07, а щелочная - более 7,07. Водородный показатель крови человека при температуре тела 37°C равен 7,36. Активная реакция крови слабощелочная. Даже незначительные сдвиги величины рН крови нарушают деятельность организма и угрожают его жизни. Вместе с тем в процессе жизнедеятельности в результате обмена веществ в тканях происходит образование

<sup>5</sup> Гемолиз — разрушение эритроцитов крови с выделением в окружающую среду гемоглобина. В норме гемолиз завершает жизненный цикл эритроцитов (около 125 суток) и происходит в организме человека и животных непрерывно.

значительных количеств кислых продуктов, например молочной кислоты при физической работе. При усиленном дыхании, когда из крови удаляется значительное количество угольной кислоты, кровь может подщелачиваться. Организм обычно быстро справляется с такими отклонениями величины рН. Эту функцию осуществляют буферные вещества, находящиеся в крови. К ним относятся гемоглобин, кислые соли угольной кислоты (гидрокарбонаты), соли фосфорной кислоты (фосфаты) и белки крови.

Постоянство реакции крови поддерживается деятельностью легких, через которые удаляется из организма углекислый газ; через почки и потовые железы выводится избыток веществ, имеющих кислую или щелочную реакцию.

#### *Белки плазмы крови*

Из органических веществ плазмы наибольшее значение имеют белки. Они обеспечивают распределение воды между кровью и тканевой жидкостью, поддерживая водно-солевое равновесие в организме. Белки участвуют в образовании защитных иммунных тел, связывают и обезвреживают проникшие в организм ядовитые вещества. Белок плазмы фибриноген - основной фактор свертывания крови. Белки придают крови необходимую вязкость, что важно для поддержания на постоянном уровне давления крови.

#### *Свертывание крови*

Пока кровь течет по неповрежденным кровеносным сосудам, она остается жидкой. Но стоит поранить сосуд, как довольно быстро образуется сгусток. Кровяной сгусток (тромб), словно пробка, закупоривает ранку, кровотечение останавливается, и ранка постепенно заживает. Если бы кровь не свертывалась, то человек мог бы погибнуть от самой маленькой царапины. Кровь человека, выпущенная из кровеносного сосуда, свертывается в течение 3-4 мин.

Свертывание крови является важной защитной реакцией организма, препятствующей кровопотере и, таким образом, сохраняющей постоянство объема циркулирующей крови. В основе свертывания крови лежит изменение физико-химического состояния растворенного в плазме крови белка фибриногена. Фибриноген в процессе свертывания крови превращается в нерастворимый фибрин. Фибрин выпадает в виде тонких нитей. Нити фибрина образуют густую мелкоячеистую сеть, в которой задерживаются форменные элементы. Образуется сгусток, или тромб. Постепенно происходит уплотнение кровяного сгустка. Уплотняясь, он стягивает края раны и этим способствует ее заживлению. При уплотнении сгустка из него выдавливается прозрачная желтоватая жидкость - сыворотка. Сыворотка - это плазма крови, из которой удален белок фибриноген. В уплотнении сгустка важная роль принадлежит тромбоцитам, в которых содержится вещество, способствующее сжатию сгустка.

Свертывание крови - сложный процесс. В нем принимают участие соли кальция, находящиеся в плазме крови. Обязательным условием свертывания крови является разрушение кровяных пластинок (тромбоцитов). Согласно современным представлениям превращение растворенного в плазме крови белка фибриногена в нерастворимый белок фибрин совершается под влиянием фермента тромбина. В крови имеется неактивная форма тромбина - протромбин, который образуется в печени.

Протромбин превращается в активный тромбин под влиянием тромбoplastина в присутствии солей кальция. Соли кальция есть в плазме крови, а тромбoplastина в циркулирующей крови нет. Он образуется при разрушении тромбоцитов или при повреждении других клеток тела. Образование тромбoplastина также сложный процесс. Кроме тромбоцитов, в образовании тромбoplastина принимают участие еще некоторые белки плазмы крови. Отсутствие в крови некоторых белков резко сказывается на процессе свертывания крови. Если в плазме крови отсутствует один из глобулинов (крупномолекулярных белков), то наступает заболевание гемофилия, или кровоточивость. У людей, страдающих гемофилией, резко понижена свертываемость крови. Даже небольшое ранение может вызвать у них опасное кровотечение. Чаще гемофилией болеют мужчины. Это заболевание передается по наследству. Процесс свертывания

крови регулируется нервной системой и гормонами желез внутренней секреции. Он может ускоряться и замедляться.

Если при кровотечениях важно, чтобы кровь свертывалась, то не менее важно, чтобы она, циркулируя в кровеносной системе, оставалась жидкой, не свертывалась.

В организме образуются вещества, препятствующие свертыванию крови. Такими свойствами обладает гепарин, находящийся в клетках легких и печени. В сыворотке крови обнаружен белок фибринолизин - фермент, растворяющий образовавшийся фибрин. В крови, таким образом, одновременно имеются две системы: свертывающая и противосвертывающая. При определенном равновесии этих систем кровь внутри сосудов не свертывается. При ранениях и некоторых заболеваниях равновесие нарушается, что приводит к свертыванию крови. Тормозят свертывание крови соли лимонной и щавелевой кислот, осаждавая необходимые для свертывания соли кальция. В шейных железах медицинских пиявок образуется гирудин, обладающий мощным противосвертывающим действием. Противосвертывающие вещества широко применяют в медицине.

*Эритроциты. Форма и количество эритроцитов.*

У человека и многих млекопитающих животных красные кровяные клетки, или эритроциты, представляют собой безъядерные клетки двояковогнутой формы. Они эластичны, что помогает им проходить по узким капиллярам. Диаметр эритроцита человека 7-8 мкм, а толщина - 2-2,5 мкм. Отсутствие ядра и форма двояковогнутой линзы (поверхность двояковогнутой линзы в 1,6 раза больше поверхности шара) увеличивают поверхность эритроцитов, а также обеспечивают быструю и равномерную диффузию кислорода внутрь эритроцита.

Общая поверхность всех эритроцитов человека более 3000 м<sup>2</sup>, что в 1500 раз превышает поверхность его тела. Общее количество эритроцитов, находящихся в крови человека, огромно. Оно примерно в 10 000 раз больше населения нашей планеты. Если выстроить все эритроциты человека в один ряд, то получилась бы цепочка длиной около 180 000 км; если же положить эритроциты один на другой, то образовалась бы колонна высотой, превосходящей длину экватора земного шара (50 000- 60 000 км).

В 1 мм<sup>3</sup> крови содержится от 4 000 000 до 5 000 000 эритроцитов (у женщин 4 000 000-4 500 000, у мужчин 4 500 000 - 5 000 000).

*Количество эритроцитов не строго постоянно.* Оно может значительно увеличиваться при недостатке кислорода на больших высотах, при мышечной работе. У людей, живущих в высокогорных районах, эритроцитов примерно на 30% больше, чем у жителей морского побережья. Не случайно, в первые дни пребывания в горной местности человек испытывает слабость, головокружение, снижается его работоспособность. Эти явления связаны с недостаточным поступлением в организм кислорода в условиях разреженного воздуха. Однако через некоторое время состояние человека значительно улучшается, так как в организме увеличивается количество эритроцитов, а следовательно, улучшается обеспечение его кислородом. При переезде из низменных районов в высокогорные количество эритроцитов в крови увеличивается. Когда же потребность в кислороде уменьшается, количество эритроцитов в крови снижается. Содержание эритроцитов в крови меняется с возрастом

*Подсчет эритроцитов*

Подсчет эритроцитов производится при помощи специальных счетных камер. Для подсчета форменных элементов взятую из пальца кровь разбавляют в специальных смесителях, чтобы создать нужную концентрацию клеток, удобную для счета. Для разбавления крови при подсчете эритроцитов применяют гипертонический (3-про-центный) раствор NaCl, в котором эритроциты сморщиваются.

Таблица 2.3 Возрастные изменения количества эритроцитов

Возраст	Количество эритроцитов в 1мм <sup>3</sup> крови	
	Среднее значение /шт./	Вариации /млн. шт./
1 день жизни	5 250 000	4,5 – 6
1 месц жизни	6 000 000	5,0 – 7,5
6 месца жизни	4 700 000	3,5 – 5,6
2 -4 года	4 100 000	3,5 – 5,0
10 -15 лет	4 600 000	4,0 – 5,2
Взрослый человек	4 800 000	4,2 -5,3
	5 000 000	4,0 - 5,5

В практической медицине существует много ручных методов диагностики. Рассмотрим технику подсчета эритроцитов, сравнительно недавно широко используемую в практической медицине. Смеситель (*меланжер*) состоит из градуированной капиллярной трубочки с яйцевидным расширением (ампулой). В ампулу помещена стеклянная бусинка для лучшего размешивания крови (рис. 2.4). Имеются смесители для подсчета красных и белых кровяных телец. В смесителях для эритроцитов бусинка внутри ампулы окрашена в красный цвет, а для лейкоцитов - в белый. На капилляре смесителей имеются метки 0,5 и 1,0; они обозначают половину или целый объем капилляра. Выше яйцевидного расширения метка 101 в смесителе для эритроцитов означает, что полость расширения (ампулы) имеет объем в 100 раз больший, чем объем полости капилляра. На смесителе для лейкоцитов имеется метка И, свидетельствующая о том, что полость ампулы в 10 раз больше полного объема капилляра. Когда в смеситель для эритроцитов набирают кровь до метки 1,0, а затем разбавляют ее 3-процентным раствором NaCl, доводя общий объем до метки 101, кровь будет разведена в 100 раз. При разведении в 200 раз следует набрать кровь в капилляр смесителя до метки 0,5 и добавить разбавляющей жидкости до метки 101.



Рисунок 2.4. Смеситель для разведения крови:

1 - капиллярная трубочка; 2 - ампула; 3 - стеклянная бусинка для перемешивания крови; 4 - стеклянная трубка

Перед употреблением смеситель должен быть тщательно вымыт, высушен продуванием воздуха с помощью водоструйного насоса или резиновой груши. Достаточно ли просушен смеситель, определяют по передвижению бусинки в ампуле: прилипание бусинки к стенкам свидетельствует о наличии влаги.

Счетная камера представляет собой толстое предметное стекло, на верхней поверхности которого имеются три поперечные площадки, разделенные между собой углублениями (рис. 2.5). Средняя площадка ниже крайних на 0,1 мм, и при наложении на боковые площадки покровного стекла над сеткой средней площадки образуется камера глубиной 0,1 мм. Камера Горяева имеет на средней площадке поперечный желобок. По обе стороны от этого желобка находится квадратная сетка, нарезанная специальной делительной машиной.

Сетка может иметь разный рисунок в зависимости от конструкции камеры. В сетке камеры Горяева имеется 225 больших квадратов, 25 из которых разделены на 16 маленьких квадратиков каждый. Размеры маленьких квадратиков в камере любой конструкции одинаковы. Сторона малого квадрата равна 1/20 мм, следовательно, его площадь  $1/20 \times 1/20 = 1/400$  (мм<sup>2</sup>). Если учесть, что высота камеры (расстояние от поверхности средней площадки до покровного стекла) равна 1/10 мм, то объем крови над малым квадратом равен:  $1/400 \times 1/10 = 1/4000$  (мм<sup>3</sup>).

*Рукотворный метод определения количества эритроцитов.*

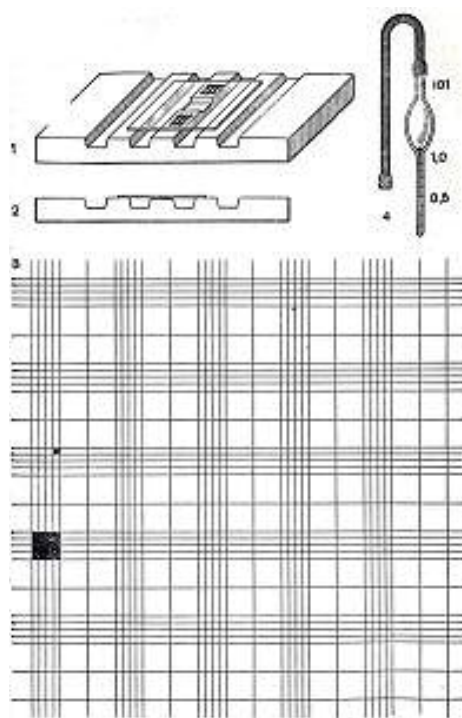


Рисунок 2.5 Счетная камера (камера Горяева)

Налейте в чашечку Петри раствор для разбавления крови (3-процентный раствор NaCl). Проколите иглой кожу пальца, первую выступившую из пальца каплю крови сотрите ватным тампоном и, когда на пальце появится капля крови достаточной величины, погрузите в нее кончик смесителя. Наконечник смесителя (4 на рис. 5) возьмите в рот и насосите кровь до метки 0,5. Надо следить, чтобы в капилляр не попали пузырьки воздуха. Для этого кончик капилляра должен быть погружен в каплю крови до конца насыпания. Нельзя прижимать смеситель к пальцу, чтобы не закупорить отверстие смесителя. Нужно стараться, чтобы кровь не поднималась выше указанной метки на смесителе, но если это случилось, то можно осторожно опустить кончик капилляра на вату или фильтровальную бумагу, и уровень крови опустится. Разумеется, ошибка при подсчете увеличится. Затем быстро погрузите кончик капилляра в разбавляющую жидкость (3-процентный раствор NaCl). Не выпуская кровь из смесителя, насосите в него ртом разбавляющий раствор до метки 101. Кровь теперь будет разведена в 200 раз. Закончив набор жидкости, переведите смеситель в горизонтальное положение, снимите резиновую трубку, закройте капилляр с обоих концов большим и указательным пальцами и тщательно перемешайте жидкости в расширении смесителя. Теперь смеситель в горизонтальном положении опустите на стол.

Плотно притрите покровное стекло к крайним площадкам счетной камеры так, чтобы при опрокидывании камеры стекло не падало. Из смесителя выпустите 2-3 капли жидкости на вату или фильтровальную бумагу, а следующую каплю с кончика капилляра выпустите под покровное стекло в счетную камеру. Смесь жидкостей в силу капиллярности должна ее равномерно заполнить, а положение покровного стекла не должно измениться. Если стекло "всплывает", то камеру тщательно протрите и процедуру заполнения повторите. Заполненную камеру поместите под микроскоп.

При малом увеличении подсчитайте число эритроцитов в 80 маленьких квадратиках, что соответствует 5 большим часто разграфленным квадратам. 5 больших квадратов выбирайте по диагонали через всю счетную камеру. Это делается для того, чтобы уменьшить ошибку, связанную с неравномерностью заполнения камеры.

Чтобы облегчить подсчет эритроцитов, на листе бумаги нарисуйте 5 больших квадратов, каждый из них разделите на 16 маленьких квадратиков. Подсчитав под микроскопом число эритроцитов в каждом маленьком квадратике, впишите эту величину в квадратике на бумаге.

Для того чтобы не ошибиться в подсчете и дважды не подсчитать эритроциты, лежащие на границах между малыми квадратиками, пользуйтесь таким правилом: относящимися к данному квадрату считаются эритроциты, лежащие как внутри квадрата, так и на его левой и верхней границе. Эритроциты, лежащие на правой и нижней границе квадрата, не считаются.

Исходным для дальнейших расчетов принимают объем жидкости над одним малым квадратиком. Поскольку он равен  $1/4000 \text{ мм}^3$ , то количество эритроцитов в  $1 \text{ мм}^3$  крови можно подсчитать, умножив среднее количество эритроцитов в малом квадратике на 4000 и на величину разведения крови.

$$\mathcal{E} = \frac{n * 4000 * 200}{80} \quad 2.1$$

где  $\mathcal{E}$  - число эритроцитов в  $1 \text{ мм}^3$  крови;  $n$  - число эритроцитов, подсчитанное в 80 малых квадратиках; 200 - разведение крови.

Закончив подсчет эритроцитов, вымойте счетную камеру и вытрите ее насухо чистой марлей.

Значение эритроцитов в поддержании постоянства внутренней среды. Основная функция эритроцитов заключается в переносе кислорода от легких ко всем клеткам тела. Находящийся в эритроцитах гемоглобин легко соединяется с кислородом и легко отдает его в определенных условиях.

Велика роль эритроцитов и в удалении углекислого газа из тканей. При участии эритроцитов углекислый газ, образующийся в процессе жизнедеятельности клеток, превращается в углекислые соли, которые постоянно циркулируют в крови. В капиллярах легких эти соли, опять же при обязательном участии эритроцитов, распадаются с образованием углекислого газа и воды. Углекислый газ и часть воды тут же удаляются из организма через дыхательные пути. Эритроциты поддерживают относительное постоянство газового состава крови. При нарушении их функции во внутренней среде организма резко повышается содержание углекислого газа и развивается кислородная недостаточность, что губительно сказывается на деятельности всего организма.

### *Гемоглобин*

В составе эритроцитов содержится белковое вещество гемоглобин, придающее крови красный цвет. Гемоглобин состоит из белковой части - глобина - и небелкового вещества - гема, содержащего двухвалентное железо. В капиллярах легких гемоглобин соединяется с кислородом, образуя оксигемоглобин.

В капиллярах тканей оксигемоглобин легко распадается с освобождением кислорода и гемоглобина. Этому способствует высокое содержание в тканях углекислого газа.

Оксигемоглобин имеет ярко-красный цвет, а гемоглобин - темно-красный. Этим объясняется различие в окраске венозной и артериальной крови.

Оксигемоглобин обладает свойствами слабой кислоты, что имеет важное значение в поддержании постоянства реакции крови (рН).

Гемоглобин способен образовывать соединение и с углекислым газом. Этот процесс происходит в капиллярах тканей. В капиллярах легких, где содержание углекислого газа значительно меньше, чем в капиллярах тканей, соединение гемоглобина с углекислым газом распадается. Таким образом, гемоглобин переносит не только кислород от легких к тканям. Он участвует и в переносе углекислого газа.

Наиболее прочно гемоглобин соединяется с угарным газом (СО). При содержании в воздухе 0,1% угарного газа больше половины гемоглобина крови связывается с окисью углерода, в связи с чем клетки и ткани не обеспечиваются необходимым количеством кислорода. В результате кислородного голодания появляются мышечная слабость, судороги, происходит потеря сознания и может наступить смерть.

Первая помощь при отравлении угарным газом - обеспечить приток чистого воздуха, напоить пострадавшего крепким чаем, а дальше необходимо медицинское вмешательство.



В 100 мл крови человека содержится в среднем около 16 г гемоглобина. Определение количества гемоглобина производится колориметрическим способом, основанным на следующем принципе: если исследуемый раствор путем разбавления довести до окраски, одинаковой со стандартным раствором, то концентрация растворенных веществ в обоих растворах будет одинакова, а количества веществ будут соотноситься как их объемы. Зная количество вещества в стандартном растворе, можно вычислить его содержание в исследуемом растворе. Прибор для определения количества гемоглобина в крови называют гемометром.

Гемометр (рис. 2.6) представляет собой штатив, задняя стенка которого сделана из стекла молочного цвета. В штатив вставлены три пробирки одинакового диаметра. Две крайние пробирки сверху запаяны и содержат стандартный раствор солянокислого гематина (соединение гемоглобина с соляной кислотой). Средняя пробирка градуирована и открыта сверху. Она предназначена для исследуемой крови. К прибору приложены пипетка на 20 мм<sup>3</sup> и тонкая стеклянная палочка. Раствор, взятый для стандарта, содержит в 100 мл 16,7 г гемоглобина. Такое содержание гемоглобина считается высшим пределом нормы и принимается за 100%. Для проведения исследования гемоглобин испытуемой крови нужно перевести в солянокислый гематин. Это вещество коричневого цвета, а стандартный раствор его имеет окраску крепкого чая.

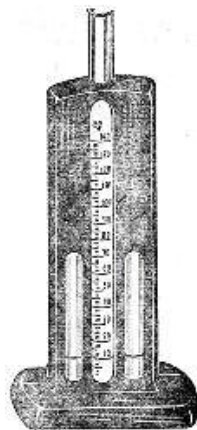


Рисунок 2.6. Гемометр

#### *Рукотворный метод определения количества эритроцитов.*

В среднюю пробирку гемометра налейте 0,1-нормального раствора соляной кислоты до метки 10. В специальную пипетку, прилагаемую к гемометру, наберите 20 мм<sup>3</sup> крови; обтерев кончик пипетки ваткой (уровень крови в ней при этом не должен меняться), осторожно выдуйте кровь на дно пробирки с соляной кислотой. Не вынимая из пробирки пипетку, несколько раз сполосните ее соляной кислотой. Наконец, прикоснитесь пипеткой к стенке пробирки и тщательно выдуйте ее содержимое. Раствор оставьте на 5-10 мин, перемешивая его стеклянной палочкой. Это время необходимо для полного превращения гемоглобина в солянокислый гематин.

Затем в среднюю пробирку по каплям приливайте пипеткой дистиллированную воду до тех пор, пока цвет полученного раствора не будет одинаковым с цветом стандарта (добавляя воду, раствор перемешивайте палочкой). Особенно осторожно добавляйте последние капли.

Цифра, стоящая на уровне поверхности раствора в средней пробирке, покажет содержание гемоглобина в исследуемой крови в процентах по отношению к норме, условно принятой за 100 %.

*Реакция оседания эритроцитов (РОЭ).* Если кровь предохранить от свертывания и оставить на несколько часов в капиллярных трубочках, то эритроциты, находящиеся в крови, в силу тяжести начинают оседать. Они оседают с определенной скоростью. У женщин нормальная скорость оседания эритроцитов 7-12 мм в 1 ч, а у мужчин - 3-9 мм в 1 ч.

Определение скорости оседания эритроцитов имеет важное диагностическое значение в медицине. При туберкулезе, различных воспалительных процессах в организме скорость оседания эритроцитов повышается.

*Реакцию оседания эритроцитов (РОЭ)* определяют с помощью прибора Панченкова (рис. 2.7). Прибор представляет собой штатив, в котором укреплены в вертикальном положении капиллярные трубочки. На капиллярах нанесены деления в миллиметрах. Кроме того, на каждом капилляре имеются еще три метки: метка К (кровь), метка Р (реактив) и метка О, которая стоит на одном уровне с меткой К.

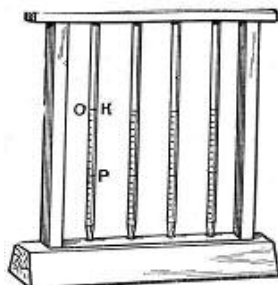


Рисунок 2.7. Прибор Панченкова

### Лейкоциты

Форма и количество лейкоцитов. Лейкоциты, или белые кровяные тельца, - это бесцветные клетки, содержащие ядра разнообразной формы. В  $1 \text{ мм}^3$  крови здорового человека содержится около 6000- 8000 лейкоцитов.

При рассматривании в микроскоп мазка окрашенной крови можно заметить, что лейкоциты имеют разнообразную форму. Различают *две группы* лейкоцитов: зернистые и незернистые. У первых в цитоплазме имеются мелкие зерна (гранулы), окрашивающиеся разными красителями в синий, красный или фиолетовый цвет. У незернистых форм лейкоцитов таких зерен нет.

Лейкоциты, или белые кровяные тельца,— бесцветные клетки, содержащие ядро и протоплазму. Размер их 8—20 мкм. В крови здоровых людей в состоянии покоя количество лейкоцитов колеблется в пределах 4,0—9,0- 109/л (4000—9000 в  $1 \text{ мм}^3$ ). Увеличение количества лейкоцитов в крови называется *лейкоцитозом*, уменьшение — *лейкопенией*.

Среди незернистых лейкоцитов различают лимфоциты - круглые клетки с очень темными округлыми ядрами - и моноциты - клетки большей величины с ядрами неправильной формы. Зернистые лейкоциты по-разному относятся к различным красителям. Если зерна цитоплазмы лучше окрашиваются основными (щелочными) красками, то такие формы называют базофилами, если кислыми - эозинофилами (эозин - кислый краситель), а если цитоплазма окрашивается нейтральными красками - нейтрофилами.

Между отдельными формами лейкоцитов существует определенное соотношение. Соотношение различных форм лейкоцитов, выраженное в процентах, принято называть лейкоцитарной формулой. Хотя это выражение использует математическое понятие, здесь нет привычных атрибутов. Обратимся к рассмотрению таблицы, позиционирующей лейкоцитарную формулу.

Таблица 2.4 «Лейкоцитарная формула» крови здорового человека

Зернистые лейкоциты			Незернистые лейкоциты	
Базофилы	Эозинофилы	Нейтрофилы	Лимфоциты	Моноциты
Предельные колебания в %				
0-1	3-5	57-73	25-35	3-5
Абсолютные колебания количества в $\text{мм}^3$ крови				
35-70	140-350	4200-5250	1750-2450	350-560

При некоторых заболеваниях наблюдаются характерные изменения соотношения отдельных форм лейкоцитов. При наличии глистов увеличивается число эозинофилов, при воспалениях возрастает число нейтрофилов. При туберкулезе обычно отмечают увеличение количества лимфоцитов.

Часто лейкоцитарная формула меняется в течение заболевания. В острый период инфекционного заболевания, при тяжелом течении болезни эозинофилы могут не обнаруживаться в крови, а с началом выздоровления, еще до видимых признаков улучшения состояния больного, они отчетливо видны под микроскопом.

На лейкоцитарную формулу оказывают влияние и некоторые лекарства. При длительном лечении пенициллином, стрептомицином и другими антибиотиками в крови может увеличиться число эозинофилов, что должно насторожить врача в отношении дальнейшего применения этих лекарственных средств.

Лейкоциты подсчитывают так же, как и эритроциты – методика аналогична (см. опыт б).

#### *Рукотворный метод определения количества эритроцитов.*

Кровь при подсчете лейкоцитов разбавьте в 10 или 20 раз. При разведении в 20 раз наберите кровь в смеситель для лейкоцитов до метки 0,5, а затем насосите разбавляющий раствор до метки 11.

Разбавьте кровь 3-процентным раствором уксусной кислоты, подкрашенным метиленовой синью. Уксусная кислота необходима для того, чтобы разрушить эритроциты, наличие которых мешало бы подсчету лейкоцитов, а метиленовая синь подкрашивает ядра лейкоцитов, которые служат основным ориентиром при подсчете.

Подсчет лейкоцитов ведите при малом увеличении микроскопа. Для большей точности лейкоциты подсчитывайте в 25 больших квадратах, что соответствует 400 малым квадратикам. Формула для подсчета количества лейкоцитов:

$$Л = \frac{n * 4000 * 20}{400} \quad 2.2$$

где Л - число лейкоцитов в 1 мм<sup>3</sup> крови;

п - число лейкоцитов в 400 малых (25 больших) квадратах; 20 - разведение крови.

В крови разных людей содержится неодинаковое количество лейкоцитов. В теле взрослого человека содержится в среднем 60 млрд. лейкоцитов. Количество лейкоцитов в крови может меняться. После приема пищи, тяжелой мышечной работы содержание этих клеток в крови увеличивается. Особенно много лейкоцитов появляется в крови при воспалительных процессах.

Период жизни лейкоцитов 2-4 дня. Они образуются в красном костном мозге, селезенке и лимфатических узлах. В отличие от эритроцитов лейкоциты способны самостоятельно передвигаться по кровеносной системе в организме.

#### *Свойства лейкоцитов*

Амебовидная подвижность — способность лейкоцитов активно передвигаться за счет образования протоплазматических выростов — ложноножек (псевдоподий). Под диапедезом следует понимать свойство лейкоцитов проникать через стенку капилляра. Кроме того, лейкоциты могут поглощать и переваривать инородные тела и микроорганизмы - фагоцитоз.

Лейкоциты, поглощающие и переваривающие микроорганизмы, называют фагоцитами. Лейкоциты поглощают не только попавшие в организм бактерии, но и отмирающие клетки самого организма.

#### *Функции лейкоцитов.*

Одной из важнейших функций, выполняемых лейкоцитами, является защитная. Лейкоциты способны вырабатывать специальные вещества — лейкины, которые вызывают гибель микроорганизмов, попавших в организм человека. Некоторые лейкоциты (базофилы, эозинофилы) образуют антитоксины — вещества, обезвреживающие продукты жизнедеятельности бактерий, и обладают, таким образом, дезинтоксикационным свойством. Лейкоциты способны к выработке антител. Антитела могут длительное время сохраняться в организме, поэтому повторное заболевание человека становится невозможным. Наконец, лейкоциты (базофилы, эозинофилы) имеют отношение к процессам свертывания крови и фибринолиза — защитным реакциям организма.

Лейкоциты стимулируют регенеративные (восстановительные) процессы в организме, ускоряют заживление ран.

Моноциты принимают активное участие в процессах разрушения отмирающих клеток и тканей организма за счет фагоцитоза.

*Ферментативная функция.*

Лейкоциты содержат различные ферменты, необходимые для осуществления процесса внутриклеточного пищеварения.

Иммунитет — невосприимчивость организма к инфекционным и неинфекционным агентам и веществам, обладающим антигенными свойствами. Иммунная система - совокупность всех лимфоидных органов (вилочковая железа, селезенка, лимфатические узлы) и скопление лимфоидных клеток. Основным элементом лимфоидной системы является лимфоцит.

*Различают гуморальный и клеточный иммунитет.* Гуморальный иммунитет - продуцирование антител. В результате развития гуморального иммунитета организм освобождается от чужеродных веществ (бактерии, вирусы и др.), которые попадают в него из окружающей среды. Клеточный иммунитет (реакция отторжения пересаженной ткани, уничтожение генетически переродившихся клеток собственного организма) обеспечивается главным образом лимфоцитами. В реакциях клеточного иммунитета могут принимать также участие и макрофаги (моноциты).

Основная функция лейкоцитов - защита организма от микроорганизмов, чужеродных белков, инородных тел, проникающих в кровь и ткани. Лейкоциты обладают способностью самостоятельно двигаться, выпуская ложноножки (псевдоподии). Они могут покидать кровеносные сосуды, проникая через сосудистую стенку, и передвигаться между клетками различных тканей организма.

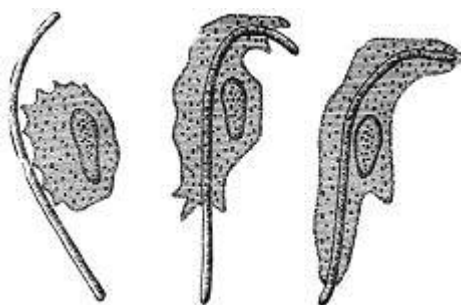


Рисунок 2.8. Фагоцитоз бактерии лейкоцитом (три последовательные стадии)

В кровеносных сосудах лейкоциты передвигаются вдоль стенок, иногда даже против тока крови. Скорость движения разных лейкоцитов не одинакова. Наиболее быстро движутся нейтрофилы - около 30 мкм в 1 мин; лимфоциты и базофилы передвигаются медленнее. При заболеваниях скорость движения лейкоцитов, как правило, возрастает. Это связано с тем, что проникшие в организм болезнетворные микробы в результате жизнедеятельности выделяют ядовитые для человека вещества - токсины. Они-то и вызывают ускоренное движение лейкоцитов.

Приблизившись к микроорганизму, лейкоциты ложноножками обволакивают его и втягивают внутрь цитоплазмы (рис. 9.). Один нейтрофил может поглотить 20-30 микробов. Через 1 час все они оказываются переваренными внутри нейтрофила. Это происходит при участии специальных ферментов, разрушающих микроорганизмы.

Если инородное тело по своим размерам превышает лейкоцит, то вокруг него накапливаются группы нейтрофилов, образуя барьер. Переваривая или разрушая это инородное тело вместе с окружающими его тканями, лейкоциты гибнут. В результате вокруг чужеродного тела

образуется гнойник, который через некоторое время разрывается и его содержимое выбрасывается из организма.

Поглощение и переваривание лейкоцитами различных микробов, простейших организмов и всяких чужеродных веществ, попадающих в организм, называют фагоцитозом, а сами лейкоциты - фагоцитами.

Явление фагоцитоза было изучено И. И. Мечниковым. Лейкоциты играют важную роль и в освобождении организма от отмерших клеток. В теле человека постоянно происходит процесс старения и отмирания клеток и рождение новых клеток. Если бы отмершие клетки не уничтожались, то организм был бы отравлен продуктами распада и жизнь стала бы невозможной. Лейкоциты собираются вокруг отмерших клеток, втягивают их внутрь себя и с помощью ферментов расщепляют до более простых соединений, которые используются организмом. Фагоцитоз - защитная реакция организма, способствующая сохранению постоянства его внутренней среды.

#### *Тромбоциты (красные пластинки)*

Тромбоциты человека представляют собой плазматические образования овальной или округлой формы, диаметром 2-5 мкм. У человека они не имеют ядер. В 1 мм<sup>3</sup> крови человека содержится от 200 000 до 400 000 тромбоцитов. Количество тромбоцитов в крови меняется. Днем их больше, а ночью меньше. После тяжелой мышечной работы количество красных пластинок увеличивается в 3-5 раз.

Тромбоциты образуются в красном костном мозге и селезенке. Продолжительность жизни тромбоцитов 5-7 дней. Разрушение их происходит в селезенке. Основная функция тромбоцитов связана с их участием в свертывании крови. При ранении кровеносных сосудов тромбоциты разрушаются. При этом из них выходит в плазму ряд веществ, необходимых для формирования кровяного сгустка - тромба. Как правило, образование тромба сопровождается сужением кровеносных сосудов. Этому способствует выделяющееся при разрушении красных пластинок особое сосудосуживающее вещество.

Путем двухступенчатого центрифугирования тромбоциты удается отделить от плазмы и эритроцитов и лейкоцитов. Для предотвращения разрушения тромбоцитов центрифугирование производят на холоду, а полученную в виде белой пленки тромбоцитарную массу сохраняют в специальном консервирующем растворе. Тромбоцитарную массу применяют в медицинской практике для остановки кровотечений.

#### *Врожденный и приобретенный иммунитет*

Защитные (иммунные) вещества обнаруживаются в организме с момента рождения. В этих случаях говорят о врожденном иммунитете. Он наследуется от родителей. Наследственным иммунитетом объясняется невосприимчивость человека к возбудителю чумы рогатого скота. Иммунные вещества могут через плаценту проникать от матери к плоду. Некоторые иммунные вещества новорожденные получают с материнским молоком. Известно, что в течение первых месяцев жизни дети не болеют корью, полиомиелитом (детский паралич) и другими инфекционными заболеваниями.

Иммунитет может выработаться у человека после перенесения инфекционного заболевания. Это приобретенный иммунитет. После выздоровления в крови человека остаются защитные вещества против возбудителя болезни, которую он перенес. Если теперь возбудитель этой болезни проникает в кровь человека, то он и выделяемые им яды будут обезврежены соответствующими иммунными телами и болезнь не разовьется. Вот почему люди, переболев в детстве коклюшем, корью, обычно не заболевают ими повторно.

Невосприимчивость к тому или иному заболеванию, полученную организмом по наследству или приобретенную в результате перенесенного заболевания, называют естественным иммунитетом. Естественный иммунитет прочный, держится многие годы.

Иммунитет можно вызвать искусственно. При активной форме искусственного иммунитета в организм вводят ослабленных или убитых возбудителей той или иной болезни. Ослабленные

таким путем яды возбудителей болезни вызывают выработку против них соответствующих защитных веществ (антитоксинов). В этом случае организм активно участвует в создании невосприимчивости к той или другой болезни. Примером искусственного иммунитета являются предохранительные прививки.

В медицинской практике широко пользуются пассивной иммунизацией. При этом заболевшему человеку вводят сыворотку крови переболевших людей или животных. В такой сыворотке уже есть готовые иммунные тела против возбудителей болезни. Когда ребенок заболевает корью, ему впрыскивают сыворотку крови человека, переболевшего корью. В ней содержатся антитела против возбудителей кори. Такую же роль выполняет противодифтерийная сыворотка, которая содержит готовые иммунные вещества против возбудителя дифтерии. Готовят ее из сыворотки крови лошадей, которым предварительно впрыскивали под кожу яд дифтерийных микробов. В крови лошади вырабатываются иммунные тела против возбудителя дифтерии. Их-то и вводят вместе с сывороткой лошадиной крови заболевшему дифтерией человеку или в целях профилактики от этого заболевания. Иммунитет, который приобретается путем предохранительных прививок или введением лечебных сывороток, называют искусственным. Эта форма иммунитета менее прочная, чем естественный иммунитет.

Известно, что предупреждать болезнь легче, чем лечить. Именно поэтому велика роль предохранительных прививок в снижении заболеваемости оспой, дифтерией, коклюшем и другими инфекционными болезнями.

Важная роль в борьбе с инфекцией принадлежит повышению температуры тела. При этом защитные силы организма активизируются: повышаются подвижность фагоцитов и их способность пожирать микробы, нейтрализация чужеродных веществ, токсинов и микробов антителами происходит более эффективно.

## 2.4 Кинетика биопроцессов

Кинетика теория неравновесных макроскопических процессов, то есть процессов, возникающих в системах, выведенных из состояния теплового (термодинамического) равновесия. К кинетике можно отнести термодинамику неравновесных процессов, кинетическую теорию газов (в том числе плазмы), теорию процессов переноса в твёрдых телах, а также общую статистическую теорию неравновесных процессов, которая начала развиваться лишь в 50-е гг. XX столетия.

Все неравновесные процессы в адиабатических изолированных системах (системах, не обменивающихся теплом с окружающими телами) являются необратимыми процессами. Необратимые процессы — происходят с увеличением энтропии. В равновесном состоянии энтропия достигает максимума.

Как и в случае равновесных состояний, в кинетике возможны два способа описания систем: феноменологический, или термодинамический (термодинамика неравновесных процессов), и статистический.

Термодинамический метод описания неравновесных процессов обычно осуществляется для медленно меняющихся процессов. Для газов это означает, что все термодинамические параметры, характеризующие состояние системы, мало меняются на длине свободного пробега и за время, равное среднему времени свободного пробега молекул (среднему времени между двумя последовательными столкновениями молекул). Медленные процессы встречаются практически очень часто, так как установление равновесия происходит только после очень большого числа столкновений.

К ним относятся: диффузия, теплопроводность, электропроводность и т.д. Отклонения от состояния термодинамического равновесия характеризуются Градиентами температуры, концентрации ( $\rho_i/\rho$ ) и массовой скорости (так называемыми термодинамическими силами), а потоки энергии, массы  $i$ -го компонента и импульса связаны с термодинамическими силами линейными соотношениями. Коэффициенты в этих соотношениях называются кинетическими коэффициентами.

Рассмотрим в качестве примера диффузию в бинарной смеси, то есть процесс выравнивания концентрации компонентов в результате хаотического теплового движения молекул. Феноменологическое уравнение, описывающее процесс диффузии, получают с помощью закона сохранения вещества и того опытного факта, что поток вещества одного из компонентов вследствие диффузии прямо пропорционален градиенту его концентрации. Коэффициент пропорциональности называется коэффициентом диффузии. Согласно уравнению диффузии, скорость изменения концентрации вещества со временем прямо пропорциональна дивергенции градиента концентрации с коэффициентом пропорциональности, равным коэффициенту диффузии.

Решение уравнения диффузии позволяет определить время, в течение которого произойдёт выравнивание концентрации молекул в системе (например, в сосуде с газом) за счёт диффузии (время релаксации).

Время релаксации  $\tau_p$ . Кинетика физическая  $L^2/D$ , где  $L$  — линейные размеры сосуда, а  $D$  — коэффициент диффузии. Это время тем больше, чем больше размеры сосуда и чем меньше коэффициент диффузии. Коэффициент диффузии пропорционален длине свободного пробега молекул  $\lambda$  и их средней тепловой скорости  $v$ . Поэтому время релаксации оказывается пропорциональным:  $\tau_p$  Кинетика физическая  $L^2/\lambda v = (L/\lambda)^2 \lambda/v$ , где  $\lambda/v = \tau$  — среднее время свободного пробега. Очевидно, что  $\tau_p \gg \tau$  при  $L \gg \lambda$ . Таким образом, условие  $L \gg \lambda$  (размеры системы велики по сравнению с длиной свободного пробега молекул) является необходимым для того, чтобы процесс установления равновесного состояния можно было считать медленным.

Аналогичным образом устанавливаются уравнения, описывающие теплопроводность, внутреннее трение, электропроводность и т.д. Коэффициент диффузии, теплопроводности и вязкости, а также удельная электропроводность в феноменологической теории должны быть определены экспериментально.

Перечисленные процессы называются прямыми. Этим подчёркивается, что, например, при диффузии градиент концентрации данного вещества вызывает поток этого же вещества; градиент температуры вызывает поток внутренней энергии, которая при постоянной концентрации молекул меняется только с температурой; электрический ток вызывается градиентом потенциала и т.д. Кроме прямых процессов, существуют ещё так называемые перекрёстные процессы. Примером перекрёстного процесса может служить Термодиффузия — перенос вещества не вследствие градиента концентрации (это была бы обычная диффузия), а вследствие градиента температуры. Термодиффузия создаёт градиент концентрации, что приводит к появлению обычной диффузии. Если разность температур в системе поддерживается постоянной, то устанавливается стационарное состояние, при котором потоки вещества, вызванные градиентами температуры и концентрации, взаимно уравновешиваются. В смеси газов при этом концентрация молекул в местах повышенной температуры оказывается большей для молекул меньшей массы.

Теорема Онсангера - одна из основных теорем термодинамики неравновесных процессов установлена в 1931 г. В термодинамических системах, в которых имеются градиенты температуры, концентраций компонентов, химических потенциалов, возникают необратимые процессы теплопроводности, диффузии, химических реакций. Эти процессы характеризуются тепловыми и диффузионными потоками, скоростями химических реакций и т.д. Они называются общим термином «потоки» и обозначаются  $J_i$ , а вызывающие их причины (отклонения термодинамических параметров от равновесных значений) — термодинамическими силами ( $X_k$ ). Связь между  $J_i$  и  $X_k$ , если термодинамические силы малы, записывают в виде линейных уравнений

$J_i = \sum_{k=1}^m L_{ik} X_k \quad i = 1, 2, \dots, m$	(2.3)
--	-------

где кинетические коэффициенты  $L_{ik}$  определяют вклад различных термодинамических сил  $X_k$  в создание потока  $J_i$ . Соотношения (1) иногда называют феноменологическими уравнениями, а  $L_{ik}$  — феноменологический коэффициент; значения  $L_{ik}$  рассчитывают или находят опытным путём.

## 2.5 Качественный анализ кинетической модели

Основная идея метода заключается в отказе от нахождения точных аналитических решений дифференциальных уравнений. Вместо этого используются качественные характеристики динамического поведения системы: устойчивость или неустойчивость стационарного состояния, переходы между стационарными состояниями, наличие колебательных движений в системе, качественная зависимость поведения системы от критических значений параметров. Наиболее важным свойством стационарного состояния является его устойчивость, она определяется способностью системы самопроизвольно в него возвращаться после внесения внешних возмущений, отклоняющих систему от исходно стационарной точки.

### *Статистический метод описания неравновесных процессов.*

Статистическая теория неравновесных процессов является более детальной и глубокой, чем термодинамическая. В отличие от термодинамического метода, статистическая теория на основе определенных представлений о строении вещества и действующих между молекулами силах позволяет вычислить кинетические коэффициенты, определяющие интенсивность процессов диффузии, внутреннего трения (вязкости), электропроводности и т.д. Однако эта теория весьма сложна.

Статистический метод описания систем, как в равновесном, так и неравновесном состоянии основан на вычислении функции распределения. Для равновесных состояний имеются универсальные функции распределения координат и импульсов (или скоростей) всех частиц, определяющие вероятность того, что эти величины принимают фиксированные значения. Для систем, находящихся в тепловом контакте с окружающей средой, температура которой постоянна, это — каноническое распределение задаваемой уравнением Гиббса, а для изолированных систем — микроканоническое уравнения распределение Гиббса. Оба распределения полностью определяются энергией системы.

Неравновесные состояния в гораздо большей степени (чем равновесные) зависят от микроскопических свойств систем: свойств атомов и молекул и сил взаимодействия между ними. Лишь в 50—60-е гг. были разработаны общие методы построения функций распределения (по координатам и импульсам всех частиц системы), аналогичных каноническому распределению Гиббса, но описывающих неравновесные процессы.

С помощью функций распределения можно определить любые макроскопические величины, характеризующие состояние системы, и проследить за их изменением в пространстве с течением времени. Это достигается вычислением статистических средних параметров.

### *Распределение процессов в биологической системе*

В биологической кинетике предполагается изменение переменных не только во времени, но и в пространстве, в биохимии важнее изменения во времени. В отличие от точечных, такие модели, которые учитывают изменения переменных во времени и в пространстве, называются распределенными. Таким образом, в распределенных системах будут 2 параллельных процесса — химических превращения в отдельных точках пространства и процесс диффузии веществ из области высокой в область низкой концентрации. То есть происходит перенос вещества между соседними элементарными отсеками. В реальных биологических системах часто существует пространственное распределение источников энергии. Эти системы называются активные распределенные системы.

Анализ распределенной системы<sup>6</sup>. Биологическая система, обладающая всеми признаками распределенной системы, с позиции биофизики, представляет большой интерес для изучения. Это представление можно применить и к клетке, обладающей достаточно большим перечнем

---

<sup>6</sup> Распределённая система — система, для которой отношения местоположений элементов (или групп элементов) играют существенную роль с точки зрения функционирования системы, а, следовательно, и с точки зрения анализа и синтеза системы.



функциональных подсистем. Все эти представления стимулируют разработку математического аппарата, посредством которого можно создать некоторую систему уравнений, отражающую работу полной системы.

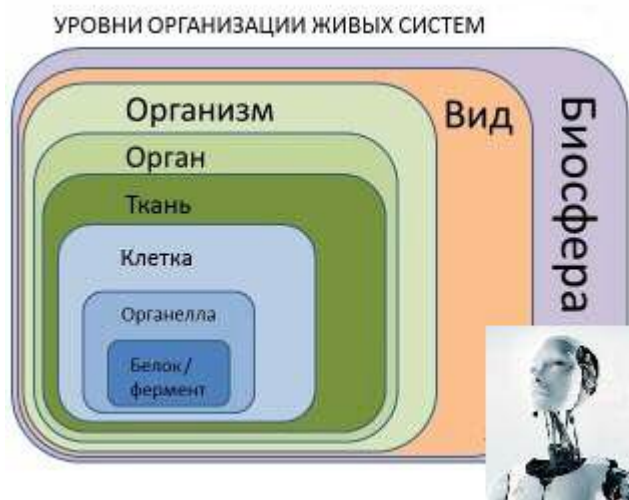


Рисунок 2.9 Уровни управления в биологических системах

Построение и развитие объяснительных моделей в биофизике начинается со сбора информации и анализа разрозненных фактов, позволяющих сделать определенные обобщения и выявить эмпирические закономерности. Далее переходят к определению механизмов, реализующих эти закономерности. Можно утверждать: если существует какая-то подтвержденная фактами закономерность, то существуют и механизмы, обеспечивающие проявление этой закономерности. Познание этих механизмов может помочь объяснить и предвидеть поведение системы. Важной особенностью системного анализа является единство используемых в нем формализованных и неформализованных средств и методов исследования.

При формальном рассмотрении организаций как неких системных единиц используют несложные вспомогательные концепции «черных ящиков» и «белых ящиков». Черный ящик — понятие кибернетики, с помощью которого пытаются справиться с трудностями при изучении сложных систем. Представление системы в виде черного ящика означает, что при настоящем уровне знаний мы не можем проникнуть вглубь данной системы (или подсистемы) и разобраться, каковы внутренние закономерности, преобразующие ее входы и выходы. Однако мы можем изучать поведение этих входов и выходов, т.е. зависимость изменений на выходе от изменений на входе. Многократный учет позволяет открыть закономерность между поведением входов и выходов и предвидеть поведение системы в будущем. Метод «черного ящика» для задач биофизики имеет прогностическое значение, и одновременно с этим позволяет решать большое количество практических задач по созданию новых методов и технических средств изучения живого организма.

## Глава 3. Биологическая клетка

### 3.1 Строение клетки

Биологическая клетка является сложной биологической системой, где постоянно поддерживаются транспортные потоки вещества. Транспорт веществ в живых организмах, включает доставку необходимых соединений к определённым органам и тканям (с помощью кровеносной системы у животных и проводящей системы у растений), всасывание их клетками и передвижение внутри клеток, а также выведение продуктов обмена веществ.

Типичным объектом для транспорта веществ является клетка. Клетка — элементарная единица строения и жизнедеятельности всех живых организмов (кроме вирусов, о которых нередко говорят как о неклеточных формах жизни), обладающая собственным обменом веществ, способная к самостоятельному существованию, самовоспроизведению и развитию. Все ткани живых организмов либо, как многоклеточные животные, растения и грибы, состоят из множества клеток, либо, как многие простейшие и бактерии, являются одноклеточными организмами. Раздел биологии, занимающийся изучением строения и жизнедеятельности клеток, получил название цитологии<sup>7</sup>.

Все клеточные формы жизни на земле можно разделить на два надцарства на основании строения составляющих их клеток — прокариоты (предъядерные) и эукариоты (ядерные). Прокариотические клетки — более простые по строению, по-видимому, они возникли в процессе эволюции раньше. Эукариотические клетки — более сложные, возникли позже. Клетки, составляющие тело человека, являются эукариотическими.

Живое содержимое клетки — протопласт — отделено от окружающей среды плазматической мембраной, или плазмалеммой. Внутри клетка заполнена цитоплазмой, в которой расположены различные органоиды и клеточные включения, а также генетический материал в виде молекулы ДНК. Каждый из органоидов клетки выполняет свою особую функцию, а в совокупности все они определяют жизнедеятельность клетки в целом.

*Прокариотическая клетка*

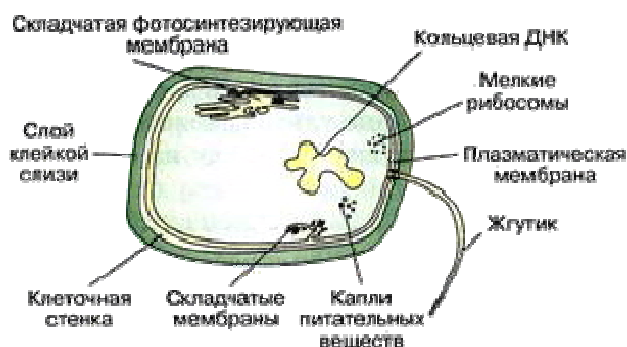


Рисунок 3.1 Схема строения прокариотической клетки

Прокариоты - организмы, *не обладающие*, в отличие от эукариот, оформленным клеточным ядром и другими внутренними мембранными органоидами. Единственная крупная кольцевая (у некоторых видов — линейная) двухцепочечная молекула ДНК, в которой содержится основная часть генетического материала клетки (так называемый нуклеоид) не образует комплекса с белками- гистонами (так называемого хроматина). К прокариотам относятся бактерии, в том числе цианобактерии (сине-зелёные водоросли), и археи. Потомками прокариотических клеток являются органеллы эукариотических клеток — митохондрии и пластиды.

<sup>7</sup> Цитология - это наука о клетке. Каждая клетка изучается под микроскопом, после чего дается общая оценка материала - пишется цитологическое заключение.

Выделим отдельно некоторые понятия о клетке:

1. Нуклеиновые кислоты. ДНК- дезоксирибонуклеиновая кислота, состоящая из двух нитей азотистых оснований (Аденин, Гуанин, тимин и цитозин) и моносахарида - дезоксирибозы, РНК - рибонуклеиновая кислота, состоящая из одной нити азотистых оснований (аденин, гуанин, цитозин, урацил) и моносахарида – рибозы. ДНК - дезоксирибонуклеиновая кислота РНК - рибонуклеиновая кислота .оба этих вещества являются носителями генетической информации в организме.

Таблица 3.1 Сравнительная характеристика

Признаки	ДНК	РНК
Местонахождение в клетке	Ядро, митохондрии, хлоропласты	Ядро, рибосомы, цитоплазмы, митохондрии, хлоропласты
Местонахождение в ядре	Хромосомы	Ядрышко
Строение макромолекулы	Двойной неразветвленный линейный полимер, свернутый правозакрученной спиралью	Одинарная полинуклеотидная цепочка
Мономеры	Дезоксирибонуклеотиды	Рибонуклеотиды
Состав нуклеотид а	Азотистое основание (пуриновое-аденин, гуанин, пиримидиновое — тимин, цитозин); дезоксирибоза (углевод); остаток фосфорной кислоты	Азотистое основание (пуриновое-аденин, гуанин, пиримидиновое-урацил, цитозин);рибоза (углевод); остаток фосфорной кислоты
Типы нуклеидов	Адениловый (А), гуаниловый(Г), тимидиловый (Т), цитидиловый (Ц)	Адениловый (А), гуаниловый (Г), уридиловый (Т),цитидиловый (Ц)
Свойства	Способная к самоудвоению по принципу комплементарности А=Т, Т=А, Г=Ц, Ц=Г Стабильна.	Не способна к самоудвоению. Лабильна.
Функции	Химическая основа хромосомного генетического материала (гена); синтез ДНК, синтез РНК, информация о структуре белков.	Информационная (иРНК) — передает код наследственной информации о первичной структуре белковой молекулы, рибосомальная (рРНК) — входит в состав рибосом; транспортная (тРНК) — переносит аминокислоты к рибосомам; митохондриальная и платидная РНК — входят в состав рибосом этих органелл

2. Образование многоклеточного организма сопровождается дифференцировкой и специализацией клеток, что естественно отражается на их структурных и функциональных свойствах. В связи с этим клетки различных органов и тканей, оставаясь гомологичными (как структурная и функциональная единица), перестают быть аналогичными друг другу.
3. Любая клетка организма не может рассматриваться вне той среды, в которой она существует. Такой средой является, создающаяся в процессе развития отдельного индивидуума, система клеток (гистосистема), в которой клетки не просто суммируют свои качества, а образуют целое совершенно новыми качествами.
4. Функция, составляющих клетку элементов, строго интегрирована и подчинена интересам всей клетки. Точно так же строго интегрирована деятельность клеток, составляющих гистосистему. Рассматривая клетку как самостоятельную единицу организма, нельзя абсолютизировать ее активность. Следует помнить, что целое больше, чем сумма отдельных частей целого. Гистосистема (ткань, орган) — это новый уровень организации с присущими ему качествами, не выявляющимися в отдельных клетках.
5. Представление о системности создания всего организма в целом, неразрывно связано с процессами транспорта веществ в клетке.

### Эукариотическая клетка

Эукариоты (эвкариоты) - организмы, обладающие, в отличие от прокариот, оформленным клеточным ядром, отграниченным от цитоплазмы ядерной оболочкой.

Ядро - это один из структурных компонентов эукариотической клетки, содержащий генетическую информацию (молекулы ДНК), осуществляющий основные функции: хранение, передача и реализация наследственной информации с обеспечением синтеза белка. Ядро состоит из хроматина, ядрышка, кариоплазмы (или нуклеоплазмы) и ядерной оболочки. В клеточном ядре происходит репликация (или редупликация) — удвоение молекул ДНК, а также транскрипция — синтез молекул РНК на молекуле ДНК. Синтезированные в ядре молекулы РНК модифицируются, после чего выходят в цитоплазму. Образование обеих субъединиц рибосом происходит в специальных образованиях клеточного ядра — ядрышках. Таким образом, ядро клетки является не только вместилищем генетической информации, но и местом, где этот материал функционирует и воспроизводится.

Генетический материал заключён в нескольких линейных двух цепочечных молекулах ДНК (в зависимости от вида организмов их число на ядро может колебаться от двух до нескольких сотен), прикреплённых изнутри к мембране клеточного ядра и образующих у подавляющего большинства комплекс с белками- гистонами, называемый хроматином.

В клетках эукариот имеется система внутренних мембран, образующих, помимо ядра, ряд других органоидов (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и др.). Кроме того, у подавляющего большинства имеются постоянные внутриклеточные симбионты -прокариоты — митохондрии, а у водорослей и растений — также и пластиды.

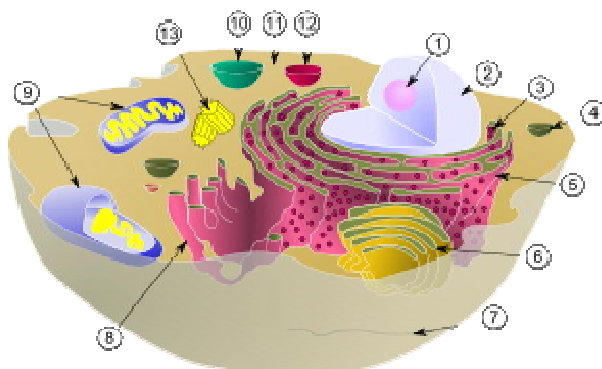


Рисунок 3.2 Схема строения эукариотической клетки

Схематическое изображение животной клетки, цифрами отмечены некоторые субклеточные компоненты: (1) ядрышко,

*Ядрышки — участки хромосом, на которых происходит синтез рибосомных рибонуклеиновых кислот (рРНК), находятся внутри ядра клетки, и не имеют собственной мембранной оболочки, однако хорошо различимы под световым и электронным микроскопом.*

(2) клеточное ядро,

*Ядро состоит из хроматина, ядрышка, кариоплазмы (или нуклеоплазмы) и ядерной оболочки.*

(3) рибосома,

*Рибосомы служат для биосинтеза белка из аминокислот по заданной матрице на основе генетической информации, предоставляемой матричной РНК, или мРНК. Этот процесс называется трансляцией.*

(4) везикула,

*Везикула — это базисный инструмент клетки, обеспечивающий метаболизм и транспорт веществ, хранение ферментов также как настоящий химически инертный отсек.*

(5) шероховатый эндоплазматический ретикулум (ЭР),

*При участии эндоплазматического ретикулаума происходит трансляция и транспорт белков, синтез и транспорт липидов и стероидов. Для ЭПС характерно также накопление продуктов синтеза. Эндоплазматический ретикулум принимает участие в том числе и в создании новой ядерной оболочки (например после митоза).*

(6) аппарат Гольджи,

*Аппарат (комплекс) Гольджи — мембранная структура эукариотической клетки, органелла, в основном предназначенная для выведения веществ, синтезированных в эндоплазматическом ретикулуме.*

(7) цитоскелет,

*Цитоскелет — это клеточный каркас или скелет, находящийся в цитоплазме живой клетки. Он присутствует во всех клетках эукариот, причем в клетках прокариот обнаружены гомологи всех белков цитоскелета эукариот. Цитоскелет — динамичная, изменяющаяся структура, в функции которой входит поддержание и адаптация формы клетки ко внешним воздействиям*

(8) гладкий ЭР,

*Эндоплазматический ретикулум содержит внутриклеточный запас кальция, который является, в частности, медиатором сокращения мышечной клетки. В клетках мышечных волокон расположена особая форма эндоплазматического ретикулаума — саркоплазматическая сеть.*

(9) митохондрия,

*Митохондрия — двумембранная гранулярная или нитевидная органелла толщиной около 0,5 мкм. Характерна для большинства эукариотических клеток как автотрофов (фотосинтезирующие растения), так и гетеротрофов (грибы, животные). Энергетическая станция клетки; основная функция — окисление органических соединений и использование освобождающейся при их распаде энергии в синтезе молекул АТФ, который происходит за счёт движения электрона по электронно-транспортной цепи белков внутренней мембраны.*

(10) вакуоль,

*Вакуоль — одномембранный органоид, содержащийся в некоторых эукариотических клетках и выполняющий различные функции (секреция, экскреция и хранение запасных веществ). Вакуоли и их содержимое рассматриваются как обособленный от цитоплазмы компартмент. Различают пищеварительные и сократительные (пульсирующие) вакуоли, регулирующие осмотическое давление и служащие для выведения из организма продуктов распада.*

(11) цитоплазма,

*Цитоплазма - внутренняя среда живой или умершей клетки, кроме ядра и вакуоли, ограниченная плазматической мембраной.*

*Клеточная мембрана (или цитолемма, или плазмалемма, или плазматическая мембрана) отделяет содержимое любой клетки от внешней среды, обеспечивая её целостность; регулирует обмен между клеткой и средой; внутриклеточные мембраны разделяют клетку на специализированные замкнутые отсеки — компартменты или органеллы, в которых поддерживаются определённые условия среды.*

### **Функции мембраны клетки**

- барьерная — обеспечивает регулируемый, избирательный, пассивный и активный обмен веществ с окружающей средой. Избирательная проницаемость означает, что проницаемость мембраны для различных атомов или молекул зависит от их размеров, электрического заряда и химических свойств. Избирательная проницаемость обеспечивает отделение клетки и клеточных компартментов от окружающей среды и снабжение их необходимыми веществами.
- транспортная — через мембрану происходит транспорт веществ в клетку и из клетки. Транспорт через мембраны обеспечивает: доставку питательных веществ, удаление конечных продуктов обмена, секрецию различных веществ, создание ионных градиентов, поддержание в клетке оптимального рН и концентрации ионов, которые нужны для работы клеточных фермен-

тов.

При пассивном транспорте вещества пересекают липидный бислой без затрат энергии по градиенту концентрации путем диффузии. Вариантом этого механизма является облегчённая диффузия, при которой веществу помогает пройти через мембрану какая-либо специфическая молекула. У этой молекулы может быть канал, пропускающий вещества только одного типа.

Активный транспорт требует затрат энергии, так как происходит против градиента концентрации. На мембране существуют специальные белки-насосы, в том числе АТФаза, которая активно вкачивает в клетку ионы калия ( $K^+$ ) и выкачивает из неё ионы натрия ( $Na^+$ ).

матричная — обеспечивает определенное взаиморасположение и ориентацию мембранных белков, их оптимальное взаимодействие.

- механическая — обеспечивает автономность клетки, ее внутриклеточных структур, также соединение с другими клетками (в тканях). Большую роль в обеспечении механической функции имеют клеточные стенки, а у животных — межклеточное вещество.

- энергетическая — при фотосинтезе в хлоропластах и клеточном дыхании в митохондриях в их мембранах действуют системы переноса энергии, в которых также участвуют белки; рецепторная — некоторые белки, находящиеся в мембране, являются рецепторами (молекулами, при помощи которых клетка воспринимает те или иные сигналы).

Например, гормоны, циркулирующие в крови, действуют только на такие клетки-мишени, у которых есть соответствующие этим гормонам рецепторы. Нейромедиаторы (химические вещества, обеспечивающие проведение нервных импульсов) тоже связываются с особыми рецепторными белками клеток-мишеней.

- ферментативная — мембранные белки нередко являются ферментами<sup>8</sup>. Например, плазматические мембраны эпителиальных клеток<sup>9</sup> кишечника содержат пищеварительные ферменты.

- осуществление генерации и проведения биопотенциалов<sup>10</sup>. С помощью мембраны в клетке поддерживается постоянная концентрация ионов: концентрация иона  $K^+$  внутри клетки значительно выше, чем снаружи, а концентрация  $Na^+$  значительно ниже, что очень важно, так как это обеспечивает поддержание разности потенциалов на мембране и генерацию нервного импульса<sup>11</sup>.

- маркировка клетки — на мембране есть антигены, действующие как маркеры — «ярлыки», позволяющие опознать клетку. Это гликопротеины (то есть белки с присоединенными к ним разветвленными олигосахаридными боковыми цепями), играющие роль «антенн». Из-за бесчисленного множества конфигурации боковых цепей возможно сделать для каждого типа клеток свой особый маркер. С помощью маркеров клетки могут распознавать другие клетки и

---

<sup>8</sup> Ферменты, или энзимы — обычно белковые молекулы или молекулы РНК (рибозимы) или их комплексы, ускоряющие (катализирующие) химические реакции в живых системах.

<sup>9</sup> Эпителий или эпителиальная ткань — слой клеток, выстилающий поверхность (эпидермис) и полости тела, а также слизистые оболочки внутренних органов, пищевого тракта, дыхательной системы, мочеполовые пути. Кроме того, образует большинство желёз организма.

<sup>10</sup> Биопотенциал (биоэлектрический потенциал, устар. биоток) — энергетическая характеристика взаимодействия зарядов, находящихся в исследуемой живой ткани, например, в различных областях мозга, в клетках и других структурах. Измеряется не абсолютный потенциал, а разность потенциалов между двумя точками ткани, отражающая её биоэлектрическую активность, характер метаболических процессов. Биопотенциал используют для получения информации о состоянии и функционировании различных органов.

<sup>11</sup> Потенциал действия — волна возбуждения, перемещающаяся по мембране живой клетки в процессе передачи нервного сигнала. По сути своей представляет электрический разряд — быстрое кратковременное изменение потенциала на небольшом участке мембраны возбудимой клетки (нейрона, мышечного волокна), в результате которого наружная поверхность этого участка становится отрицательно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны, тогда как его внутренняя поверхность становится положительно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны.

действовать согласованно с ними, например, при формировании органов и тканей. Формирование новых биополимеров происходит избирательно – на избранных участках мембраны «причаливают» необходимые белки, проходя внутрь клетки они создают новые белковые соединения. Это же позволяет иммунной системе распознавать чужеродные антигены.

Иммунная система — подсистема, существующая у позвоночных животных и объединяющая органы и ткани, которые защищают организм от заболеваний. Иммунная система человека и других позвоночных представляет из себя комплекс органов и клеток, способных выполнять иммунологические функции. Прежде всего иммунный ответ осуществляют лейкоциты. Большая часть клеток иммунной системы происходит из кроветворных тканей. У взрослых людей развитие этих клеток начинается в костном мозге. Лишь Т-лимфоциты дифференцируются внутри тимуса (вилочковой железы). Зрелые клетки расселяются в лимфоидных органах и на границах с окружающей средой, около кожи или на слизистых оболочках.

**Тимус (вилочковая железа)** — орган лимфопоэза человека и многих видов животных, в котором происходит созревание, дифференцировка и иммунологическое «обучение» Т-клеток иммунной системы.

Вилочковая железа — небольшой орган розовато-серого цвета, мягкой консистенции, поверхность ее дольчатая. У новорожденных его размеры составляют в среднем 5 см в длину, 4 см в ширину и 6 см в толщину, масса — около 15 граммов. Рост органа продолжается до начала полового созревания (в это время его размеры максимальны — до 7,5—16 см в длину, а масса достигает 20—37 граммов). С возрастом тимус подвергается атрофии и в старческом возрасте едва отличим от окружающей его жировой ткани средостения; в 75 лет средняя масса тимуса составляет всего 6 граммов. По мере инволюции он утрачивает быллой цвет и за счет увеличения в нем доли стромы и жировых клеток становится более желтым.

(12) лизосома,

*Лизосома* клеточный органоид размером 0,2 — 0,4 мкм, один из видов везикул.

(13) центриоль

*Центриоль* — внутриклеточный органоид эукариотической клетки, представляющий тельца в структуре клетки, размер которых находится на границе разрешающей способности светового микроскопа. Эти органеллы в делящихся клетках принимают участие в формировании веретена деления и располагаются на его полюсах. В неделящихся клетках центриоли часто определяют полярность клеток эпителия и располагаются вблизи аппарата Гольджи.

#### *Поверхностный комплекс животной клетки*

Состоит из гликокаликса, плазмалеммы и расположенного под ней кортикального слоя цитоплазмы. Плазматическая мембрана называется также плазмалеммой, наружной клеточной мембраной. Это биологическая мембрана, толщиной около 10 нанометров. Обеспечивает в первую очередь разграничительную функцию по отношению к внешней для клетки среде. Кроме этого она выполняет транспортную функцию. На сохранение целостности своей мембраны клетка не тратит энергии: молекулы удерживаются по тому же принципу, по которому удерживаются вместе молекулы жира — гидрофобным частям молекул термодинамически выгоднее располагаться в непосредственной близости друг к другу.

#### *Структура цитоплазмы*

Жидкую составляющую цитоплазмы также называют цитозолем. Под световым микроскопом казалось, что клетка заполнена чем-то вроде жидкой плазмы или золя, в котором «плавают» ядро и другие органоиды. На самом деле это не так. Внутреннее пространство эукариотической клетки строго упорядочено. Передвижение органоидов координируется при помощи специализированных транспортных систем, так называемых микротрубочек, служащих внутриклеточными «дорогами» и специальных белков динеинов и кинезинов, играющих роль «двигателей». Отдельные белковые молекулы также не диффундируют свободно по всему внутриклеточному пространству, а направляются в необходимые компартменты при помощи специальных сигналов на их поверхности, узнаваемых транспортными системами клетки.

Клеточное ядро содержит молекулы ДНК, на которых записана генетическая информация организма. В ядре происходит репликация — удвоение молекул ДНК, а также транскрипция — синтез молекул РНК на матрице ДНК. В ядре же синтезированные молекулы РНК претерпевают некоторые модификации (например, в процессе сплайсинга из молекул матричной РНК исключаются незначительные, бессмысленные участки), после чего выходят в цитоплазму.

Сборка рибосом также происходит в ядре, в специальных образованиях, называемых ядрышками. Компартмент для ядра — кариотека — образован за счет расширения и слияния друг с другом цистерн эндоплазматической сети таким образом, что у ядра образовались двойные стенки за счет окружающих его узких компартментов ядерной оболочки.

В полости ядерной оболочки прикреплены нити хромосомной ДНК. В некоторых местах внутренняя и внешняя мембраны ядерной оболочки сливаются и образуют так называемые ядерные поры, через которые происходит материальный обмен между ядром и цитоплазмой.

Хромосомы - нуклеопротеидные структуры в ядре эукариотической клетки, в которых сосредоточена большая часть наследственной информации и которые предназначены для её хранения, реализации и передачи. Хромосомы чётко различимы в световом микроскопе только в период *митотического* или *мейотического* деления клетки. Набор всех хромосом клетки, называемый кариотипом, является видоспецифичным признаком, для которого характерен относительно низкий уровень индивидуальной изменчивости.

Сейчас сложно сказать, кто сделал первое описание и рисунок хромосом. В 1872 году швейцарский ботаник Карл фон Нэгили опубликовал работу, в которой изобразил некие тельца, возникающие на месте ядра во время деления клетки при образовании пыльцы у лилии

После повторного открытия в 1900 году законов Менделя потребовалось всего один-два года для того, чтобы стало ясно, что хромосомы ведут себя именно так, как это ожидалось от «частиц наследственности». Грегор Иоганн Мендель (1822 – 1884 Австро-Венгрия) австрийский биолог и ботаник, основоположник учения о наследственности. Законы Менделя формируют принципы передачи наследственных признаков от родительских организмов к их потомкам. Мендель одним из первых в биологии использовал точные количественные методы для анализа данных. На основе знания теории вероятностей он понял необходимость анализа большого числа скрещиваний для устранения роли случайных отклонений.

В 1902 году Т. Бовери и в 1902—1903 годах У. Сеттон (*Walter Sutton*) независимо друг от друга первыми выдвинули гипотезу о генетической роли хромосом.

Проявление у гибридов признака только одного из родителей Мендель назвал доминированием. В своих экспериментах ученый скрещивал различные виды гороха, отличающиеся по одному альтернативному признаку: оттенок цветов, гладкие-морщинистые горошины, высота стебля. Кроме того, отличительной особенностью опытов Менделя стало использование так называемых "чистых линий", т.е. потомства, получившегося от самоопыления родительского растения.

Рассмотрим законы Менделя. Прежде чем приступить к описанию законов, следует ввести несколько понятий, необходимых для понимания данного текста:

- **Доминантный ген** - ген, признак которого проявлен в организме. Обозначается заглавной буквой: А, В. При скрещивании такой признак считается условно более сильным, т.е. он всегда проявится в случае, если второе родительское растение будет иметь условно менее слабые признаки. Что и доказывают законы Менделя.
- **Рецессивный ген** - ген в фенотипе не проявлен, хотя присутствует в генотипе. Обозначается прописной буквой а, в.
- **Гетерозиготный - гибрид**, в чьем генотипе (наборе генов) есть и доминантный, и рецессивный ген некоторого признака. (Аа или Вв)
- **Гомозиготный - гибрид**, обладающий исключительно доминантными или только рецессивными генами, отвечающими за некий признак. (АА или вв)



**Первый закон Менделя**, также известный, как закон единообразия гибридов, можно сформулировать следующим образом: первое поколение гибридов, получившихся от скрещивания чистых линий отцовских и материнских растений, не имеет фенотипических (т.е. внешних) различий по изучаемому признаку. Иными словами, все дочерние растения имеют одинаковый оттенок цветков, высоту стебля, гладкость или шероховатость горошин. Более того, проявленный признак фенотипически в точности соответствует исходному признаку одного из родителей.

Гибриды первого поколения **всегда единообразны по данному признаку** и приобретают признак одного из родителей. Этот признак - более сильный, доминантный (термин введён Менделем от латинского *dominus*), всегда подавлял другой, рецессивный. Основу хромосомы составляет линейная макромолекула ДНК значительной длины. Например, в молекулах ДНК хромосом человека насчитывается от 50 до 245 миллионов пар азотистых оснований. У эукариот существует высокоорганизованная система укладки молекул ДНК как в интерфазном ядре, так и в митотической хромосоме. Так, суммарная длина ДНК из одной клетки человека составляет величину порядка двух метров, в то время как типичное ядро человека, наблюдаемое только при помощи микроскопа, занимает объём около 110 мкм<sup>3</sup>, а митотическая хромосома человека в среднем не превышает 5 — 6 мкм.

**Второй закон Менделя** или закон расщепления гласит: потомство от гетерозиготных гибридов первого поколения при самоопылении или родственном скрещивании имеет как рецессивные, так и доминантные признаки. Причем расщепление происходит по следующему принципу: 75% - растения с доминантным признаком, остальные 25% - с рецессивным. Проще говоря, если родительские растения имели красные цветки (доминантный признак) и желтые цветки (рецессивный признак), то дочерние растения на 3/4 будут иметь красные цветки, а остальные - желтые.

**Третий закон Менделя**, который еще называют закон независимого наследования признаков, в общих чертах означает следующее: при скрещивании гомозиготных растений, обладающих 2 и более разными признаками (то есть, например, высокое растение с красными цветками(AABB) и низкое растение с желтыми цветками(aabb), изучаемые признаки (высота стебля и оттенок цветков) наследуются независимо. Иными словами, результатом скрещивания могут стать высокие растения с желтыми цветками (Aabb) или низкие с красными(aaBb).

#### *Хромосомы человека*

В каждой ядродержащей соматической клетке человека содержится 23 пары линейных хромосом, а также многочисленные копии митохондриальной ДНК. В нижеприведённой таблице показано число генов и оснований в хромосомах человека.

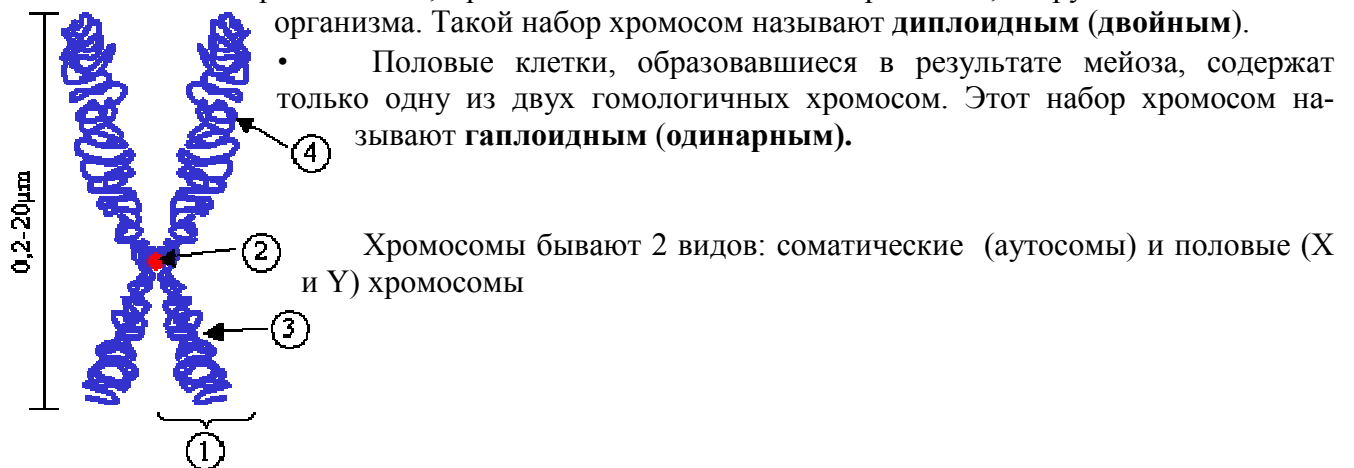
Таблица 3.2 Набор хромосом человека

Хромосома	Всего оснований	Количество генов	Количество белок-кодирующих генов
1.	249250621	3511	2076
2.	243199373	2368	1329
3.	198022430	1926	1077
4.	191154276	1444	767
5.	180915260	1633	896
6.	171115067	2057	1051
7.	159138663	1882	979
8.	146364022	1315	702
9.	141213431	1534	823
10.	135534747	1391	774
11.	135006516	2168	1914

Хромосома	Всего оснований	Количество генов	Количество белок- кодирующих генов
12.	133851895	1714	1068
13.	115169878	720	331
14.	107349540	1532	862
15.	102531392	1249	615
16.	90354753	1326	883
17.	81195210	1773	1209
18.	78077248	557	289
19.	59128983	2066	1492
20.	63025520	891	561
21.	48129895	450	246
22.	51304566	855	507
X-хромосома	155270560	1672	837
Y-хромосома	59373566	429	76
<b>Всего</b>	<b>3 079 843 747</b>	<b>36463</b>	

#### Важные свойства хромосом

- Каждая хромосома построена из набора белков
- Белок в хромосоме представлен набором аминокислот
- В клетках тела двуполых животных и растений каждая хромосома представлена двумя гомологичными хромосомами, происходящими одна от материнского, а другая от отцовского организма. Такой набор хромосом называют **диплоидным (двойным)**.
- Половые клетки, образовавшиеся в результате мейоза, содержат только одну из двух гомологичных хромосом. Этот набор хромосом называют **гаплоидным (одинарным)**.



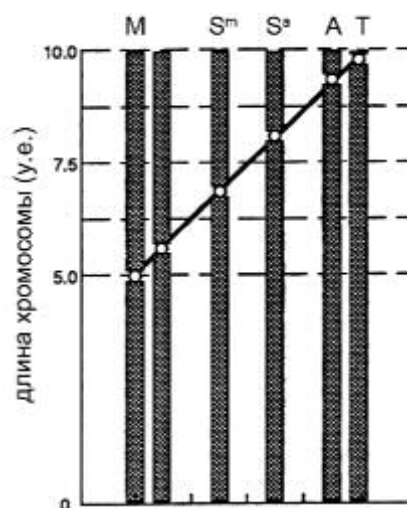
На хромосоме имеется первичная перетяжка – **центромера**.

Центромера делит хромосому на **короткое и длинное плечо**.

Конец хромосомы называется **теломером**.

- 1—хроматида;
- 2—центромера;
- 3—короткое плечо;
- 4—длинное плечо

## Классификация хромосом



- Метacentрические хромосомы (М)
- Субметacentрические (Sm)
- Субacrocentric (Sa)
- Acrocentric (А)
- Телоцентрические (Т)
  
- Хромосомы типа (М) называют **равноплечими**.
- Хромосомы типа (Sm, Sa) называют **неравноплечими**.
- Хромосомы типа (А, Т) называют **палочковидными**.

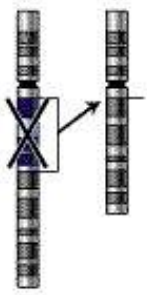
Хромосомы - это структурно-функциональные элементы клетки человека, которые содержат гены. Данные единицы клеточного ряда способны окрашиваться в момент деления клетки. Хромосомы имеют формы палочек, нитей, петель. Это хорошо видно на всех, практически без исключения, иллюстративных изображениях хромосом. По своей длине эти элементы являются неоднородными. Они состоят из центромеры, короткого и длинного плеча, вторичной перетяжки, спутника, нити веретена, хромонем. Место расположения такой части хромосомы, как центромера, влияет на то, какой будет форма самой единицы клеточного ряда. В том случае, если данная часть располагается у конца структурно-функционального элемента, то он будет палочкообразным. Нахождение такой части, как центромера, в середине влияет на то, что хромосома принимает форму равноплечей шпильки. Если рассматриваемая часть располагается сбоку от центра, то структурно-функциональный элемент становится шпилькой с разными плечами.

Вообще существует 4 типа строения хромосом. Первым типом являются телоцентрические структурно-функциональные элементы. Вторым - акроцентрические (второе плечо очень короткое и практически незаметное). Третьим типом служат субметacentрические хромосомы, форма которых напоминает букву "L". Наконец, четвертый вид - метacentрический. Хромосомы данного типа имеют так называемые плечи, которые являются равными по своей длине. Помимо этого такие элементы напоминают букву и вместе с тем символ победы "V".

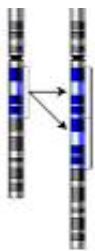
Таблица 3.3 Диплоидный набор хромосом

Живой организм	Количество парных хромосом	Живой организм	Количество парных хромосом
КОМАР	6	ЧЕЛОВЕК	46
ОКУНЬ	28	ШИМПАНЗЕ	48
ПЧЕЛА	32	БАРАН	54
СВИНЬЯ	38	ОСЕЛ	62
МАКАК-РЕЗУС	42	ЛОШАДЬ	64
КРОЛИК	44	КУРИЦА	78

- Нарушение структуры хромосом происходит в результате спонтанных или спровоцированных изменений:
- Генные мутации (изменения на молекулярном уровне)
- Хромосомные мутации (микроскопические изменения, различимые при помощи светового микроскопа):
  - делеции
  - дупликации
  - транслокации
  - инверсии



- Делеция - от лат. *deletio* — уничтожение — хромосомная абберация (перестройка), при которой происходит потеря участка хромосомы.



Дупликация - от лат. *duplicatio* — удвоение — структурная хромосомная мутация, заключающаяся в удвоении участка хромосомы.

- При транслокации происходит обмен участками негомологичных хромосом, но общее число генов не изменяется.

Часто возникают вопросы о том, какие хромосомы называют гомологичными и негомологичными. Ответ заключается в следующем. Итак, существуют гомологичные хромосомы. Это парные структурно-функциональные элементы, находящиеся в диплоидной клетке. Гомологичные хромосомы отличаются тем, что каждая из них досталась от одного и от другого родителя. Такие элементы имеют сходную последовательность нуклеотидов по всей длине. Это означает, что гомологичные хромосомы имеют одни и те же гены, которые расположены в одинаковой последовательности. Стоит отметить, что изучение подобной темы является не только интересным, но и очень полезным в жизни, ведь о своем организме лучше знать как можно больше.

Следует добавить, что гомологичные хромосомы постоянно обладают одним и тем же типом. Например, они могут быть целоцентрическими, субметацентрическими, акроцентрическими, метацентрическими. Негомологичные хромосомы содержат гены, которые являются несходными. Помимо этого данные структурно-функциональные элементы не конъюгируют при мейозе. Негомологичные хромосомы независимо друг от друга совершают комбинирование в клетке.

Стоит сказать несколько слов о половых структурно-функциональных элементах клетки человека. Это Y- и X-хромосомы. Первая содержит примерно 58 пар азотистых оснований, несет 78 генов и при этом обладает высокой скоростью мутирования благодаря той среде, в которой она располагается. Эта половая хромосома способна передаваться только через сперматозоиды. Они, в свою очередь, подвержены огромному количеству клеточных делений, происходящих в процессе гаметогенеза. Место сперматозоидов - это высокоокислительная среда яичек, стимулирующая усиление такого процесса, как мутирование. Вторая хромосома имеет приблизительно 150 млн. пар азотистых оснований. Она несет практически 1400 генов. У мужчин есть одна X- и одна Y-хромосома. У женщин другой "набор". Они имеют две X-хромосомы. Одна из них достается девушке от мамы, а вторая наследуется от папиной мамы, т.е. от бабушки по линии отца.

### 3.2 Пассивный и активный транспорт

Эти процессы можно разделить по их механизму на транспорт с током жидкости (например, с кровью, жёлчью, мочой, с током растит, сока), диффузию в растворах (в клетках и межклеточной жидкости) или газовой фазе (в лёгких, межклетниках листьев растений), транспорт через биологические мембраны. Транспорт веществ через биол. мембраны осуществляется, как правило, специальными транспортными системами, их работа определяет скорость процессов поступления веществ и обмен веществ в клетках, а, следовательно, и во всём организме. Различают пассивный и активный транспорт веществ через мембраны (рис.3.3 ).

В первом случае транспорт веществ происходит самопроизвольно, при этом молекулы и ионы переносятся в область с более низким электрохимическим потенциалом. Перенос молекул (ионов) в обратном направлении (активный транспорт) возможен только при одновременной затрате энергии, источником которой может служить гидролиз АТФ или окислительно-восстановительные реакции в цепях переноса электронов, и осуществляется специальными молекулярными системами — ионными насосами.

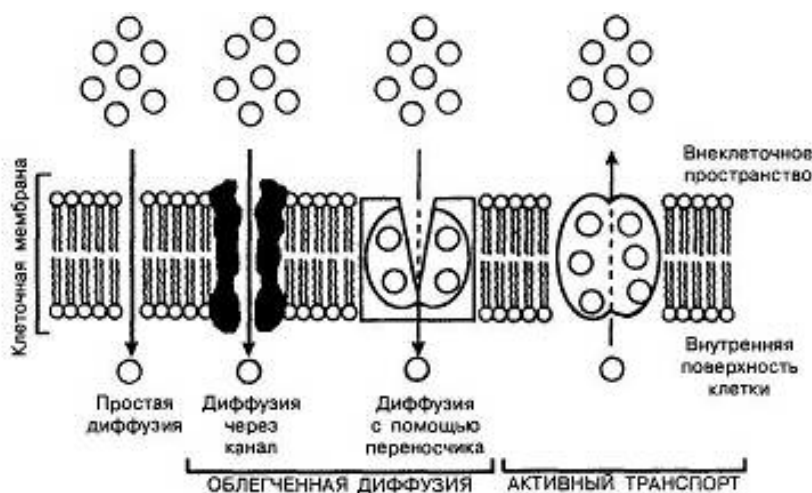


Рисунок 3.3 Схема организации транспорта вещества через мембрану

Клеточная мембрана – ультрамикроскопическая плёнка, состоящая из двух мономолекулярных слоев белка и расположенного между ними бимолекулярного слоя липидов. Потенциал покоя (ПП) — мембранный потенциал возбудимой клетки в невозбужденном состоянии. ПП представляет собой разность электрических потенциалов, имеющих на внутренней и наружной сторонах мембраны и составляет у теплокровных от -55 до -100 мВ. У нейронов и нервных волокон обычно составляет -70 мВ.

Ионные каналы — порообразующие белки (одиночные либо целые комплексы), поддерживающие разность потенциалов, которая существует между внешней и внутренней сторонами

клеточной мембраны всех живых клеток. Относятся к транспортным белкам. С их помощью ионы перемещаются согласно их электрохимическим градиентам сквозь мембрану. Такие комплексы представляют собой набор идентичных или гомологичных белков, плотно упакованных в липидном бислое мембраны вокруг водной поры. Каналы расположены в плазмалемме и некоторых внутренних мембранах клетки.

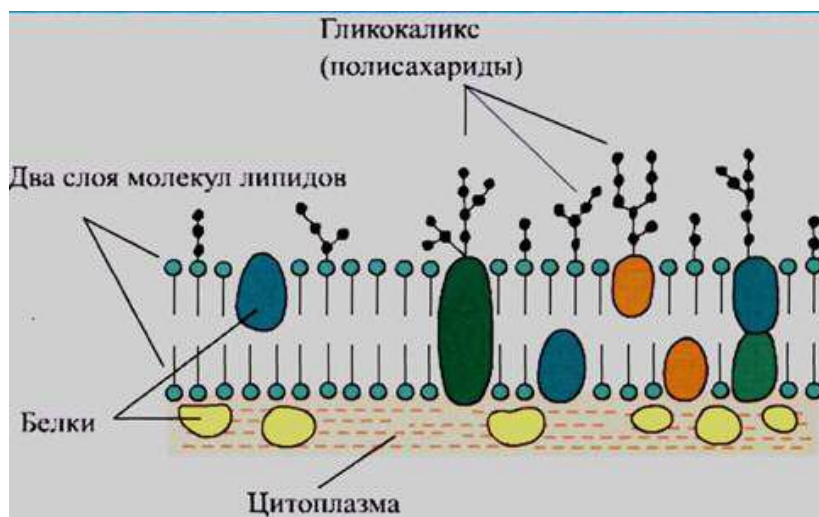


Рисунок 3.4 Строение клеточной мембраны

Через ионные каналы проходят ионы  $\text{Na}^+$  (натрия),  $\text{K}^+$  (калия),  $\text{Cl}^-$  (хлора) и  $\text{Ca}^{++}$  (кальция). Из-за открывания и закрывания ионных каналов меняется концентрация ионов по разные стороны мембраны и происходит сдвиг мембранного потенциала. Канальные белки состоят из субъединиц, образующих структуру со сложной пространственной конфигурацией, в которой кроме поры обычно имеются молекулярные системы открытия, закрытия, избирательности, инактивации, рецепции и регуляции. Ионные каналы могут иметь **несколько участков (сайтов)** для связывания с управляющими веществами.

*Ион - одноатомная или многоатомная электрически заряженная частица, образующаяся в результате потери или присоединения одного или нескольких электронов атомами или молекулами. Заряд иона кратен заряду электрона.*

*Понятие и термин ион ввёл в 1834 г Майкл Фарадей, который, изучая действие электрического тока на водные растворы кислот, щелочей и солей, предположил, что электропроводность таких растворов обусловлена движением ионов.*

*Положительно заряженные ионы, движущиеся в растворе к отрицательному полюсу (катоде), Фарадей назвал катионами, а отрицательно заряженные, движущиеся к положительному полюсу (аноду) — анионами.*

### 3.3 Электрическая проводимость биологических растворов

Все ткани организма пропитаны и омываются биологическими жидкостями, которые являются в той или иной степени электролитами. Поэтому такие биологические жидкости как кровь, лимфа, спинномозговая жидкость, слезная жидкость, слюна и т.д. относятся к проводникам второго рода<sup>12</sup>.

<sup>12</sup> К проводникам первого рода относят те проводники, в которых имеется электронная проводимость (посредством движения электронов). К проводникам второго рода относят проводники с ионной проводимостью (электролиты).

Абсолютная скорость движения ионов. В растворах электролитов сольватированные ионы находятся в беспорядочном движении. При наложении электрического поля возникает упорядоченное движение ионов к противоположно заряженным электродам.

Электрическая проводимость (L) — это способность веществ проводить электрический ток под действием электрического поля. Она представляет собой величину обратную электрическому сопротивлению R:

$$R = \rho \frac{l}{S}; \quad L = \frac{1}{R} [\text{Ом}^{-1}] = \text{См}$$

Единицей электрической проводимости в СИ является **сименс** (См), и  $1 \text{ См} = 1 \text{ Ом}^{-1}$ .

$$L = \frac{1}{R} = \frac{1}{\rho} \frac{S}{l}; \quad \frac{1}{\rho} = \kappa; \quad L = \frac{1}{R} \frac{1}{\rho} \frac{S}{l} [\text{Ом}^{-1} = \text{Сименс}]$$

$$\kappa = \frac{l}{RS} = \left[ \frac{\text{м}}{\text{Ом} \cdot \text{м}^2} \right] = [\text{Ом}^{-1} \cdot \text{м}^{-1}]$$

Удельная электропроводимость ( $\kappa$ ) (См/м), – это электропроводность раствора электролита, между электродами площадью  $1 \text{ м}^2$ , помещенных на расстоянии 1м, т.е. проводимость  $1 \text{ м}^3$  раствора электролита, находящегося в однородном эл. поле напряженностью 1В/м.

Для слабых электролитов:

$$\kappa = F \cdot c \cdot \alpha (\omega_A + \omega_K)$$

Для сильных электролитов:

$$\kappa = F \cdot c \cdot f_a (\omega_A + \omega_K)$$

где F – число Фарадея, C – концентрация (моль/м<sup>3</sup>),  $\alpha$  - степень диссоциации,  $f_a$  – коэффициент активности,  $\omega$  - абсолютная скорость движения ионов

Приведем типовые показатели для электролитов.

Таблица 3.4 Абсолютная скорость движения и подвижность ионов в электролитах при 25<sup>0</sup>С

Абсолютная скорость движения ( $\omega$ ) и подвижность (U) ионов при 25 <sup>0</sup> С					
Катион	$\omega \cdot 10^{-8}$ , м <sup>2</sup> ·В <sup>-1</sup> ·с <sup>-1</sup>	U · 10 <sup>-4</sup> , м <sup>2</sup> ·См·моль <sup>-1</sup>	Анион	$\omega \cdot 10^{-8}$ , м <sup>2</sup> ·В <sup>-1</sup> ·с <sup>-1</sup>	U · 10 <sup>-4</sup> , м <sup>2</sup> ·См·моль <sup>-1</sup>
H <sup>+</sup>	36,3	349,8	OH <sup>-</sup>	20,6	199,2
Li <sup>+</sup>	4,0	38,7	F <sup>-</sup>	5,7	55,4
Na <sup>+</sup>	5,2	50,3	Cl <sup>-</sup>	7,9	76,3
K <sup>+</sup>	7,6	73,5	Br <sup>-</sup>	8,1	78,4
Rb <sup>+</sup>	8,0	77,5	I <sup>-</sup>	8,0	76,9
Cs <sup>+</sup>	8,0	77,5	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	7,4	71,5
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	7,6	73,5	CH <sub>3</sub> COO <sup>-</sup>	4,2	40,9
Mg <sup>2+</sup>	5,5	106,1	CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	7,2	138,6
Al <sup>3+</sup>	6,5	183,2	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	8,3	159,6

Очевидно, при разведении электролитов (понижении концентрации активных ионов), происходит изменение электропроводности. Для биологической системы это процесс может иметь важные последствия, например, ухудшение способности канала связи поддерживать передачу электрических импульсов. Очевидно, что такой случай может наблюдаться при отсутствии некоторых солей, являющихся источниками ионов проводимости.

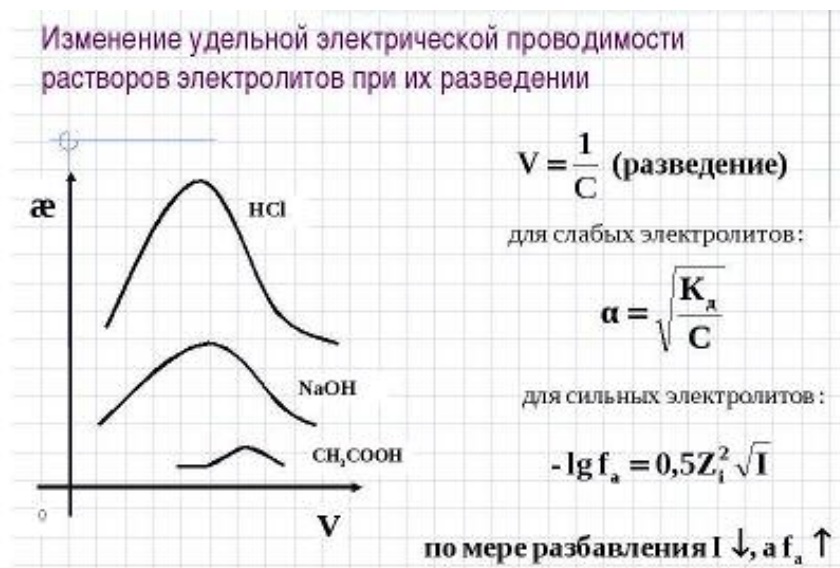


Рисунок 3.5 Изменение удельной электрической проводимости электролитов при разведении

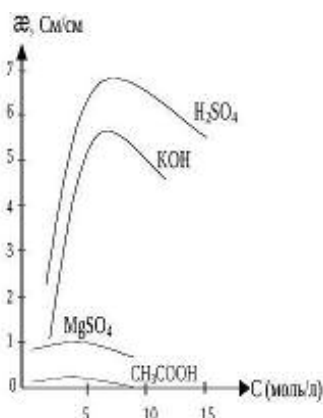


Рисунок 3.6 Зависимость удельной электрической проводимости от концентрации раствора

Сделаем некоторые выводы. Удельная электрическая проводимость зависит от многих факторов и, прежде всего, от природы электролита, его концентрации и температуры. Изотермы удельной электрической проводимости (рис.1) дают представление о характере зависимости удельной электрической проводимости от природы электролита и его концентрации для  $25^{\circ}\text{C}$  ( $298\text{K}$ ). Анализ изотермы позволяет сделать следующие выводы:

1. Удельная электрическая проводимость максимальна для растворов сильных кислот и несколько меньше – сильных оснований, что объясняется полной диссоциацией этих электролитов и высокой подвижностью ионов  $\text{H}_3\text{O}^+$  и  $\text{OH}^-$ .
2. Наименьшие значения во всем диапазоне концентраций имеет удельная электрическая проводимость растворов слабых электролитов ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ ) в связи с низкой концентрацией ионов  $\alpha (\ll 1)$ .



- Удельная электрическая проводимость растет с увеличением концентрацией до некоторых максимальных значений, что отвечает увеличению количества ионов в единице объема раствора. Достигнув максимума, удельная электрическая проводимость начинает уменьшаться, несмотря на рост концентрации электролита. Подобный характер зависимости  $\kappa$  от  $C$  связан у сильных электролитов с уменьшением подвижности ионов из-за возрастающего по мере увеличения концентрации раствора межионного взаимодействия, а у слабых электролитов – с уменьшением степени электролитической диссоциации электролита, а значит, и уменьшением количества ионов в единице объема раствора.
- С увеличением температуры удельная электрическая проводимость растет. Это обусловлено, в основном, дегидратацией ионов и уменьшением вязкости среды, т.е. уменьшением сопротивления движению ионов.
- Удельная электрическая проводимость растворов зависит от разведения. Разведение величина обратная концентрации. (Разведение обозначается символом  $V$  или  $1/C$  и характеризует объем раствора, содержащий 1 моль электролита). Когда разведение мало – раствор концентрирован и степень диссоциации слабого электролита мала.
- С ростом разведения  $\alpha$  сначала увеличивается, а, следовательно, и увеличивается удельная электрическая проводимость. При дальнейшем увеличении разведения степень диссоциации приближается к единице и перестает расти, в то время как общее количество электролита в единице объема уменьшается, что вызовет падение электрической проводимости. В качестве примера рассмотрим характеристику биологических субстратов – биологических сред.

Таблица 3.5 Характеристика электропроводности био субстратов

Биосубстрат	$\kappa$ , См · м <sup>-1</sup>
Моча	2,00
Спинно-мозговая жидкость	1,80
Плазма крови	1,55
Желудочный сок	1,15
Мышечная ткань	0,70
Цельная кровь	0,54
Нервная ткань	$4 \cdot 10^{-2}$
Жировая ткань	$2 \cdot 10^{-2}$
Кожа	$3 \cdot 10^{-4}$
Кость	$5 \cdot 10^{-7}$

Приведенные данные рекомендуется сопоставить с аналогичными показателями кислот, рассмотренными выше.

Рассмотрим молярную проводимость растворов.

#### Молярная электрическая проводимость растворов электролитов

$$\lambda_m = \frac{\kappa}{C}; \quad \frac{\text{См} \cdot \text{м}^{-1}}{\text{моль} \cdot \text{м}^{-3}} = \text{См} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{моль}^{-1};$$

$$\lambda_m = \frac{\kappa}{C \cdot 1000}; \quad C (\text{моль} / \text{л})$$

$$\kappa = F \cdot C \cdot \alpha (\omega_K + \omega_A) \quad \kappa = F \cdot C \cdot f_i (\omega_K + \omega_A)$$

$$\lambda_m = \frac{\kappa}{C} = \frac{F \cdot C \cdot \alpha (\omega_K + \omega_A)}{C} = F \cdot \alpha (\omega_K + \omega_A)$$

$$\lambda_m = F \cdot f_a (\omega_K + \omega_A)$$

## Зависимость молярной электрической проводимости растворов электролитов от разведения

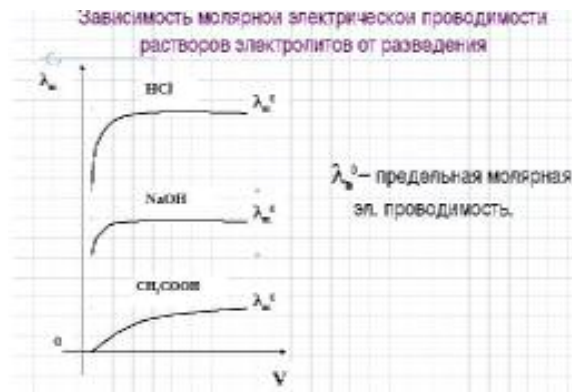


Рисунок 3.7 Зависимость молярной электрической проводимости

### 3.4 Измерение электропроводности. Метод Кольрауша

Электрическую проводимость растворов на практике определяют по значению их сопротивления электрическому току, протекающему между двумя электродами, погруженными в раствор. Измерение сопротивления растворов производят компенсационным методом с помощью моста сопротивления Уитстона, модернизированного Кольраушем для измерения сопротивления растворов электролитов (рис. 3.8). Отличие установки Кольрауша заключается, во-первых, в использовании переменного тока низкой частоты вместо постоянного, чтобы избежать процесса электролиза и поляризации электродов.

Нуль-инструментом может служить гальванометр, осциллограф.

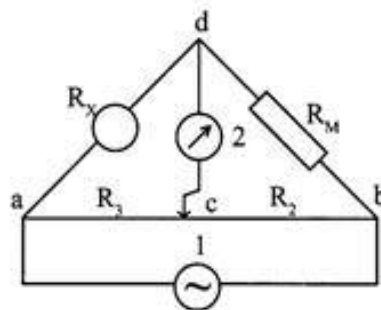


Рисунок 3.8 Схема установки измерения

– генератор  $\cong$ ; AC – реохорд; переменного тока; C – скользящий контакт.

Установка Кольрауша содержит 4 сопротивления:  $R_m$  – подбираемое экспериментально сопротивление на магазине сопротивлений,  $R_1$  и  $R_2$  – сопротивления участков реохорда, которые меняются передвижением скользящего контакта C для уравнивания сопротивления плеча BC, содержащего известное сопротивление  $R_m$  и плеча AB, содержащего измеряемое со-

противление  $R_x$ . При компенсации моста наблюдается условие:  $\frac{R_x}{R_m} = \frac{R_1}{R_2}$  или  $R_x = R_m \frac{R_1}{R_2}$

В этом случае ток через диагональ моста BC не протекает

### 3.5 Закон Нернста

Уравнение Нернста устанавливает зависимость между электродвижущей силой (разностью потенциалов) и ионной концентрацией. Уравнение Нернста позволяет предсказать максимальный рабочий потенциал, который может быть получен в результате электрохимического взаимодействия (например, максимальную разность потенциалов химической батареи), когда известны только простейшие физические показатели: давление и температура. Таким образом, этот закон связывает термодинамику с электрохимической теорией в области решения проблем, касающихся сильно разбавленных растворов. С точки зрения электрохимии рассматриваются электрические свойства растворов, созданных с использованием различных солей. Такая точка зрения помогает понять электропроводность водных солевых растворов, например, жидких биологических сред. С другой стороны, обращение к термодинамике, где рассматриваются вопросы подвижности ионов в растворе при разных физических условиях, воспроизводит представление о потенциале, гальваническом элементе, ЭДС.

Уравнение Нернста — уравнение, связывающее окислительно-восстановительный потенциал системы с активностями веществ, входящих в электрохимическое уравнение, и стандартными электродными потенциалами окислительно-восстановительных пар. Общий вид уравнения представим в виде:

$$E = E^0 + \frac{RT}{nF} \ln \frac{a_{\text{Ox}}}{a_{\text{Red}}},$$

где

- $E$  — электродный потенциал,  $E^0$  — стандартный электродный потенциал, измеряется в вольтах;
- $R$  — универсальная газовая постоянная, равная 8.31 Дж/(моль·К);
- $T$  — абсолютная температура;
- $F$  — постоянная Фарадея, равная 96485,35 Кл·моль<sup>-1</sup>;
- $n$  — число моль электронов, участвующих в процессе;
- $a_{\text{Ox}}$  и  $a_{\text{Red}}$  — активности соответственно окисленной и восстановленной форм вещества, участвующего в полуреакции.

Если в формулу Нернста подставить числовые значения констант  $R$  и  $F$  и перейти от натуральных логарифмов к десятичным, то при  $T = 298\text{K}$  получим

$$E = E^0 + \frac{0,059}{n} \lg \frac{a_{\text{Ox}}}{a_{\text{Red}}}$$

ЭДС гальванического элемента  $E$  удобно представлять в виде разности некоторых величин, характеризующих каждый из электродов — электродных потенциалов. Однако для точного определения этих величин необходима точка отсчета — точно известный электродный потенциал какого-либо электрода. Электродным потенциалом электрода  $e$  называется ЭДС элемента, составленного из данного электрода и стандартного водородного электрода<sup>13</sup>, электродный по-

<sup>13</sup> Стандартный водородный электрод — электрод, использующийся в качестве электрода сравнения при различных электрохимических измерениях и в гальванических элементах. Водородный электрод (ВЭ) представляет собой пластинку или проволоку из металла, хорошо поглощающего газообразный водород (обычно используют платину или палладий), насыщенную водородом (при атмосферном давлении) и погруженную в водный раствор, содержащий ионы водорода. Потенциал пластины зависит от концентрации ионов  $\text{H}^+$  в растворе. Электрод является эталонным, относительно которого ведется отсчет электродного потенциала определяемой химической реакции. При дав-

тенциал которого принят равным нулю. При этом знак электродного потенциала считают положительным, если в таком гальваническом элементе испытуемый электрод является катодом, и отрицательным, если испытуемый электрод является анодом. Необходимо отметить, что иногда электродный потенциал определяют как "разность потенциалов на границе электрод – раствор", т.е. считают его тождественным потенциалу ДЭС, что не вполне правильно (хотя эти величины взаимосвязаны).

Величина электродного потенциала металлического электрода зависит от температуры и активности (концентрации) иона металла в растворе, в который опущен электрод; математически эта зависимость выражается уравнением Нернста (здесь  $F$  – постоянная Фарадея,  $z$  – заряд иона):

$$\varepsilon = \varepsilon^{\circ}_M + \frac{RT}{zF} \ln a_{M^+} \approx \varepsilon^{\circ}_M + \frac{RT}{zF} \ln [M^{z+}] \quad (3.9)$$

В уравнении Нернста  $\varepsilon^{\circ}$  – стандартный электродный потенциал, равный потенциалу электрода при активности иона металла, равной 1 моль/л. Стандартные электродные потенциалы электродов в водных растворах составляют ряд напряжений. Величина  $\varepsilon^{\circ}$  есть мера способности окисленной формы элемента или иона принимать электроны, т.е. восстанавливаться. Иногда различием между концентрацией и активностью иона в растворе пренебрегают, и в уравнении Нернста под знаком логарифма фигурирует концентрация ионов в растворе. Величина электродного потенциала определяет направление процесса, протекающего на электроде при работе гальванического элемента. На полуэлементе, электродный потенциал которого имеет большее (иногда говорят – более положительное) значение, будет протекать процесс восстановления, т.е. данный электрод будет являться катодом.

Рассмотрим расчёт ЭДС элемента Даниэля-Якоби с помощью уравнения Нернста. ЭДС всегда является положительной величиной и равна разности электродных потенциалов катода и анода:

$$E = \varepsilon_{Cu} - \varepsilon_{Zn} \quad (3.10)$$

$$\varepsilon_{Cu} = \varepsilon^{\circ}_{Cu} + \frac{RT}{2F} \ln [Cu^{2+}] \quad (3.11)$$

$$\varepsilon_{Zn} = \varepsilon^{\circ}_{Zn} + \frac{RT}{2F} \ln [Zn^{2+}] \quad (3.12)$$

$$E = \varepsilon^{\circ}_{Cu} + \frac{RT}{2F} \ln [Cu^{2+}] - \varepsilon^{\circ}_{Zn} - \frac{RT}{2F} \ln [Zn^{2+}] \quad (3.13)$$

$$E = \varepsilon^{\circ}_{Cu} - \varepsilon^{\circ}_{Zn} + \frac{RT}{2F} \ln \frac{[Cu^{2+}]}{[Zn^{2+}]} \quad (3.14)$$

---

лении водорода 1 атм., концентрации протонов в растворе 1 моль/л и температуре 298 К потенциал ВЭ принимают равным 0 В.

Как видно из уравнения (3.14), ЭДС элемента Даниэля-Якоби зависит от концентрации (точнее говоря, активности) ионов меди и цинка; при их равных концентрациях ЭДС элемента будет равна разности стандартных электродных потенциалов:

$$E = \epsilon_{\text{Cu}}^{\circ} - \epsilon_{\text{Zn}}^{\circ} \quad (3.15)$$

Анализируя уравнение (3.14), можно определить предел необратимой работы гальванического элемента. Поскольку на аноде идет процесс окисления цинка, концентрация ионов цинка при необратимой работе гальванического элемента постоянно увеличивается; концентрация ионов меди, напротив, уменьшается. Отношение концентраций ионов меди и цинка постоянно уменьшается и логарифм этого отношения при  $[\text{Cu}^{2+}] < [\text{Zn}^{2+}]$  становится отрицательным. Т.о., разность потенциалов при необратимой работе гальванического элемента непрерывно уменьшается; при  $E = 0$  (т.е.  $e_k = e_a$ ) гальванический элемент не может совершать работу (необратимая работа гальванического элемента может прекратиться также и в результате полного растворения цинкового анода).

Уравнение (3.14) объясняет также и работоспособность т.н. концентрационных цепей – гальванических элементов, состоящих из двух одинаковых металлических электродов, опущенных в растворы соли этого металла с различными активностями  $a_1 > a_2$ . Катодом в этом случае будет являться электрод с большей концентрацией, т.к. стандартные электродные потенциалы обоих электродов равны; для ЭДС концентрационного гальванического элемента получаем:

$$E = \epsilon_1 - \epsilon_2 = \frac{RT}{zF} \ln \frac{a_1}{a_2} \quad (3.16)$$

Единственным результатом работы концентрационного элемента является перенос ионов металла из более концентрированного раствора в менее концентрированный. Т.о., работа электрического тока в концентрационном гальваническом элементе – это работа диффузионного процесса, который проводится обратимо в результате пространственного разделения его на два противоположных по направлению обратимых электродных процесса.

### 3.6 Клеточные биопотенциалы

Электрические явления в животных организмах известны давно. Еще в 1776 г. они были описаны у электрического ската. К последней четверти XVIII века многое уже было известно о свойствах таинственной "электрической силы". Конструировались электростатические машины трения для получения электрических зарядов (Фрэнсис Гауксби, Англия), было открыто явление электропроводности (Стефен Грей, Англия) и дано понятие о двух видах электричества - "стеклянном" и "смоляном" - впоследствии "положительном" и "отрицательном" (Шарль Дюфе, Франция). Был создан накопитель электрических зарядов - первый конденсатор, так называемая "лейденская банка" (Эвальд Клейст, Померания, и Питер ван Мюссенбрук, Голландия), "укрощена" молния (Б. Франклин, США) применением молниеотвода (в бытовой лексике "громоотвод"). Наконец, установлен Первый закон электростатики (Шарль Кулон, Франция).

Началом же экспериментального изучения электрических явлений в животных тканях следует считать опыты итальянского врача Луиджи Гальвани<sup>14</sup>.

<sup>14</sup> Луиджи Гальвани итальянский анатом и физиолог, основоположник электрофизиологии. Родился 9 сентября 1737 в Болонье. В 1759 окончил Болонский университет, в 1762 получил степень доктора медицины.

В опытах он использовал препараты задних лапок лягушки, соединенных с позвоночником. Подвесив эти препараты на медном крючке к железным перилам балкона, он обратил внимание, что, когда конечности лягушки раскачивались ветром, их мышцы сокращались при каждом прикосновении к перилам. На основании этого Гальвани пришел к выводу, что подергивания лапок были вызваны "животным электричеством", зарождающимся в спинном мозге лягушки и передаваемым по металлическим проводникам (крючку и перилам балкона) к мышцам конечностей.

Против этого положения Гальвани о "животном электричестве" выступил физик Александр Вольта<sup>15</sup>. В 1792 г. Вольта повторил опыты Гальвани и установил, что описанные Гальвани явления нельзя считать "животным электричеством". В опыте Гальвани источником тока служил не спинной мозг лягушки, а цепь, образованная из разнородных металлов, - меди и железа. Вольта был прав. Первый опыт Гальвани не доказывал наличия "животного электричества", но эти исследования привлекли внимание ученых к изучению электрических явлений в живых образованиях.

В ответ на возражение Вольта Гальвани произвел второй опыт, уже без участия металлов. Конец седалищного нерва он набрасывал, стеклянным крючком на мышцу конечности лягушки; при этом также наблюдалось сокращение этой мышцы.



После долгих научных изысканий Гальвани предположил, что мышца является своеобразной батареей лейденских банок, непрерывно возбуждаемой действием мозга, которое передается по нервам. Именно так и была рождена теория животного электричества, именно эта теория создала базу для возникновения электромедицины, и открытие Гальвани произвело сенсацию. Среди последователей болонского анатома оказался и Алессандро Вольта.

Обнаружение электрических явлений в живой ткани связано с наличием сложных по химическому составу сред – биологических жидкостей. Биологическая среда присутствует во всех тканях организма, где постоянно осуществляется минеральный обмен веществ.

Минеральный обмен начинается с всасывания неорганических веществ в пищеварительном тракте, после чего происходит их распределение по различным органам и тканям, физико-химические процессы и биохимические реакции. Часть неорганических веществ затем выводится из организма. Минеральные вещества создают в организме определенные физико-химические условия, составляют плотные ткани (костную), входят в состав ферментов. Различия ионного состава на поверхности мембран внутри и снаружи клеток обеспечивает возникновение биоэлектрических потенциалов.

Биологические жидкости организма человека имеют различный ионный состав. Так, межклеточная жидкость, плазма крови, ликвор содержат большое количество ионов натрия, хлора и карбоната, а секреты пищеварительных и молочных желез имеют иной ионный состав. Выделительные жидкости (моча, пот) могут значительно меняться по составу в зависимости от состояния организма. Внутри клеток содержится большое количество калия. В клетке ионы также распределяются неравномерно. Например, натрий концентрируется в ядре, тогда как в цитоплазме его мало.

Минеральные элементы по-разному всасываются в пищеварительном тракте: одни полностью, другие - частично. Ряд ионов металлов связывается с белками плазмы и с током крови распространяется по организму. Много минеральных элементов депонируется в печени и костях, а их избыточное количество выводится в виде солей почками и кишечником.

---

<sup>15</sup>Александр Вольта (1745—1827), итальянский физик и физиолог, один из основоположников учения об электричестве. Создал первый химический источник тока (1800, вольтов столб).

Некоторые ионы имеют узкие границы колебаний допустимых концентраций. Минеральный обмен регулируется центральной нервной (центр регуляции водно-солевого обмена в головном мозге) и эндокринной системами. Концентрация ионов натрия и калия в крови зависит от гормональной активности коры надпочечников, а кальция - от уровня в крови гормонов щитовидной и паращитовидных желез. Основной ионный состав биологических жидкостей представлен в таблице 3.6

Таблица 3.6 Ионный состав биологических жидкостей человека

Биоматериал	Ионный состав и концентрация, мэкв/л				
	Na+	K+	Ca <sub>2+</sub>	Mg <sub>2+</sub>	Cl-
Плазма крови	142	5	5	1,1	103
Межклеточная жидкость	144	5	2,5	1,5	114
Внутриклеточная жидкость поперечнополосатых МЫШЦ	10	160	-	35	2
Ликвор <sup>16</sup>	142	3	2,5	2	124
Панкреатический сок <sup>17</sup>	148	7	6	0,3	80
Пот	75	5	5	-	75

У человека и животных одной из главных констант является рН крови, поддерживаемый на уровне около 7,36. В крови имеется ряд буферных систем - бикарбонатная, фосфатная, белки плазмы, а также гемоглобин, - поддерживающие рН крови на постоянном уровне. Но в основном рН плазмы крови зависит от парциального давления углекислого газа и концентрации НСО<sub>3</sub>.

Отдельные органы и ткани животных и человека существенно различаются по содержанию воды и электролитов.

Таблица 3.7 Содержание воды в различных органах и тканях

Ткань или орган	Содержание воды %	Ткань или орган	Содержание воды %
Жировая ткань	10,0	Мышцы	75,6
Скелет	22,0	Селезёнка	75,8
Печень	68,3	Лёгкие	79,0
Кожа	72,0	Сердце	79,2
Кишечник	74,5	Почки	82,7
Мозг	74,8	Кровь	83,0

<sup>16</sup> Спинномозговая жидкость, цереброспинальная жидкость, ликвор - жидкость, постоянно циркулирующая в отделах головного мозга и спинного мозга.

<sup>17</sup> Панкреатический сок — пищеварительный сок, приготовляемый поджелудочной железой и изливающийся в двенадцатиперстную кишку

Важнейшее значение для деятельности клеток всех органов и систем имеет поддержания ионной асимметрии между внутриклеточной и внеклеточной жидкостью. В крови и других внеклеточных жидкостях высока концентрация ионов натрия, хлора, бикарбоната; в клетках главными электролитами являются калий, магний и органические фосфаты.

Биологические жидкости, выделяемые различными железами, отличаются по ионному составу от плазмы крови. Пот имеет меньшую концентрацию ионов натрия, чем плазма крови; желчь весьма близка к плазме крови по содержанию ряда ионов.

### 3.7 Калиево-натриевый насос клетки

Клетка поддерживает неравномерное распределение ионов, выталкивая ионы натрия наружу, прочь из клетки, сразу, как только он путем диффузии проникает в клетку, или, быть может, клетка отталкивает его от мембраны еще до того, как он поступает внутрь. Таким образом, ион натрия вынужден перемещаться против градиента концентрации, подобно автомобилю, вынужденному ехать в гору. (Такой автомобиль не может двигаться сам по себе, он, по необходимости, должен расходовать энергию, чтобы двигаться, и то же самое относится к клетке.) Перемещать ион натрия против градиента - это, если прибегнуть к другому сравнению, то же самое, что выкачивать воду из ямы. И физиологи назвали механизм, выталкивающий ионы натрия из клетки, натриевым насосом. Правда, никто до сих пор точно не знает, как работает этот насос.

Когда положительно заряженный ион натрия выталкивается из клетки, на внутренней поверхности мембраны формируется отрицательный заряд, а на внешней, соответственно, накапливается заряд положительный. Положительно заряженные ионы калия отталкиваются положительным зарядом, накопленным на внешней стороне мембраны, и притягиваются отрицательным зарядом, имеющимся на внутренней стороне мембраны. Значит, как сила притяжения, так и сила отталкивания заставляют ион калия оставаться внутри клетки. Калиевого насоса, способного преодолеть эти силы, не существует, и калий, находящийся в клетке, не покидает ее, а остается внутри. Не проникают ионы натрия через мембрану и по законам диффузии, преодолевая силу натриевого насоса, так как внутри клетки их удерживает распределение электрических зарядов. Входящий ток калия не способен полностью нейтрализовать отрицательный заряд внутренней среды клетки. Напротив, на фоне протекающих в клетке процессов в покое постоянно сохраняется небольшая разница в зарядах - внутри клетки преобладают отрицательные заряды, а снаружи - положительные.

Затрачивая энергию на работу натриевого насоса, организм достигает сразу трех целей. Во-первых, сохраняет разницу в концентрациях ионов натрия и обе стороны клеточной мембраны, противодействуя диффузионным силам концентрационного градиента, стремящимся уравновесить концентрации натрия. Во-вторых, поддерживает также трансмембранную разность концентраций ионов калия. В-третьих, и это самое главное, поддерживая работу натриевого насоса, организм производит разделение зарядов, противодействуя естественным силам, стремящимся сблизить противоположные заряды.

В тех случаях, когда имеет место разделение зарядов и положительные заряды расположены в одном месте, а отрицательные в другом, физики говорят о поляризации заряда. Физики употребляют термин по аналогии с разноименными магнитными силами, которые скапливаются на противоположных концах, или полюсах (название дано потому, что свободно двигающаяся намагниченная полоска указывает своими концами в стороны географических полюсов) полюсового магнита. В обсуждаемом случае мы имеем концентрацию положительных зарядов на одной стороне мембраны и концентрацию отрицательных зарядов на другой стороне мембраны, то есть мы можем говорить о поляризованной мембране.

Однако в любом случае, когда имеет место разделение зарядов, немедленно возникает и электрический потенциал. Потенциал является мерой силы, которая стремится сблизить разделенные заряды и ликвидировать поляризацию. Электрический потенциал поэтому называют также электродвижущей силой, которая сокращенно обозначается ЭДС.



Электрический потенциал называется потенциалом именно потому, что он в действительности не приводит в движение заряды, так как существует противодействующая сила, удерживающая противоположные электрические заряды от сближения. Эта сила будет существовать до тех пор, пока расходуется энергия на ее поддержание (что и происходит в клетках). Таким образом, сила, стремящаяся сблизить заряды, обладает лишь возможностью, или потенциальностью, сделать это, и такое сближение происходит только в том случае, когда энергия, затрачиваемая на разделение зарядов, ослабевает. Электрический потенциал измеряют в единицах, названных вольтами, в честь Вольта, человека, создавшего первую в мире электрическую батарею.

Физики сумели измерить электрический потенциал, существующий между двумя сторонами клеточной мембраны. Он оказался равным 0,07 вольт. Можно сказать также, что этот потенциал равен 70 милливольтам, так как милливольт равен одной тысячной вольта.

Мембранный потенциал покоя определяется относительным распределением положительно или отрицательно заряженных ионов вблизи внешней и внутренней поверхности клеточной мембраны. Положительные ионы натрия ( $\text{Na}^+$ ) и калия ( $\text{K}^+$ ), отрицательные ионы хлора ( $\text{Cl}^-$ ) и отрицательные органические ионы ( $\text{A}^-$ ) — все они играют важную роль в образовании мембранного потенциала покоя и формировании П. д. Положительно заряженные ионы наз. катионами, а отрицательно заряженные — анионами. Органические анионы — это большей частью протеины (белки) и органические кислоты.

В состоянии покоя внеклеточная концентрация ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  выше внутриклеточной, тогда как ионы  $\text{K}^+$  и  $\text{A}^-$  имеют более высокую концентрацию внутри клетки. Органические анионы никогда не покидают внутриклеточной области, а ионы  $\text{Cl}^-$  в большинстве нейронов относительно свободно проходят через мембрану. Распределение ионов по обеим сторонам клеточной мембраны определяется действием трех факторов. Во-первых, это относительная проницаемость мембраны для каждого вида ионов. Во-вторых, это градиент концентрации каждого вида ионов и, в-третьих, это электродвижущая сила, создаваемая разделением зарядов.

Поскольку внутренняя область клетки отрицательно заряжена относительно ее наружной поверхности и имеет место низкая внутриклеточная концентрация  $\text{Na}^+$ , катионы натрия хлынули бы в клетку, будь ее мембрана легко проницаемой для  $\text{Na}^+$ . Однако в состоянии покоя клеточная мембрана практически непроницаема для ионов  $\text{Na}^+$ . Проницаемость мембраны в отношении любого данного вида ионов определяется числом мембранных каналов, имеющих для каждого их вида. Эти каналы образованы мембранными белками и могут быть либо всегда открытыми, неуправляемыми, либо открываться только при определенных состояниях. Каналы, которые открываются или закрываются в зависимости от состояний, наз. управляемыми каналами. Будут ли управляемые каналы открытыми или закрытыми, зависит от конформации (изменения формы) белков, которые образуют стенки канала.

Когда нейронная мембрана находится в состоянии покоя, в ней практически нет открытых управляемых каналов для  $\text{Na}^+$ . Ионы  $\text{Na}^+$ , которые все же проникают в клетку, попадают в нее через неуправляемые, неспецифические каналы в мембране, но активно выкачиваются из нее натриево-калиевым насосом. Этот насос образован из транспортных белков (сравнимых с каналобразующими белками) и использует метаболическую энергию для экспорта  $\text{Na}^+$  и импорта  $\text{K}^+$ .

**Натриево-калиевый ( $\text{Na}^+—\text{K}^+$ ) насос** поддерживает определенную внутриклеточную и внеклеточную концентрацию этих ионов, которая необходима для клеточного гомеостаза и создания мембранного потенциала покоя.

Натриевые и калиевые каналы мембраны клетки относятся к разновидности каналов, управляемых напряжением. Это означает, что изменение трансмембранной разности потенциалов изменяет форму каналобразующих белков, вызывая тем самым отпирание или запираание канала.

Если мембранный потенциал становится более положительным (т. е., мембрана деполяризуется), натриевые каналы начинают открываться. Деполяризация вызывается потоком ионов через каналы. Каналы, расположенные на дендритах и клеточных телах, открываются нейротрансмиттерами (нейромедиаторами), высвобождаемыми в синапсах с др. клетками. Нейротрансмиттеры связаны с рецепторными зонами нейрона-мишени и открывают химически управляемые ионные каналы. Если нейротрансмиттер является возбуждающим, происходит приток катионов и, как следствие, деполяризация постсинаптической мембраны в области синапса. Величина этой деполяризации меньше требуемой для генерации потенциала действия. Однако, суммация в зоне аксонного холмика возбуждающих постсинаптических потенциалов (ВПСП) при одновременном возникновении в той же области клетки гиперполяризующих тормозящих постсинаптических потенциалов (ТПСП) может вызвать П. д., если суммарная разность потенциалов обеспечивает достаточно большую деполяризацию (около +10 мВ).

Когда деполяризация в области аксонного холмика составляет около +10 мВ, управляемые напряжением натриевые каналы открываются и ионы  $\text{Na}^+$  устремляются в клетку. Это вызывает быстрое изменение трансмембранного потенциала до +55 мВ — величины, при которой достигается равновесное состояние концентрации  $\text{Na}^+$  по обе стороны мембраны. Рассматриваемая как электрическое явление, эта резкая деполяризация, вызванная потоком ионов  $\text{Na}^+$ , представляет собой восходящую фазу потенциала действия. Примерно через 0,5 мс после начала деполяризации натриевые каналы начинают закрываться, а управляемые напряжением калиевые каналы открываются. Ионы  $\text{K}^+$  устремляются из клетки наружу и, в сочетании со сниженной натриевой проводимостью, это вызывает реполяризацию. Поскольку ионы  $\text{K}^+$  стремительно покидают клетку, прежде чем калиевые каналы успевают закрыться, возникает короткий пик гиперполяризации, продолжительностью ок. 2 мс. В течение первой фазы этой гиперполяризации натриевые каналы мембраны не будут открываться, и потому потенциал действия не может генерироваться (абсолютный рефрактерный период). В оставшуюся часть двухмиллисекундного периода натриевые каналы обладают пониженной способностью к отпирианию, и в это время потребуется знач. более сильный раздражитель, чтобы вызвать потенциал действия (относительный рефрактерный период). В течение 2,5 мс после пика потенциала действия натриево-калиевый насос восстанавливает  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  концентрацию покоя, и система готова к реактивации.

Пассивный транспорт веществ через мембраны количественно характеризуется величиной проницаемости, которая может резко различаться для разных веществ, но в конечном счёте определяется законами диффузии и электродиффузии. Простая диффузия легко происходит через липидный слой мембран только в случае веществ, хорошо растворимых в липидах, к которым относятся мн. лекарства. Выключение или резкое изменение свойств переносчиков и каналов лежит в основе действия многих токсических веществ. Некоторые вещества (ионофоры) сами способны создавать каналы в липидном слое мембраны. Действие ряда лекарств, препаратов основано на изменении свойств каналов и переносчиков, которое позволяет регулировать транспорт веществ в клетках и целом организме.

*Пассивный транспорт — перенос веществ по градиенту концентрации из области высокой концентрации в область низкой, без затрат энергии (например, диффузия, осмос).*

*Диффузия — пассивное перемещение вещества из участка большей концентрации к участку меньшей концентрации. Осмос — пассивное перемещение некоторых веществ через полупроницаемую мембрану (обычно мелкие молекулы проходят, крупные не проходят).*

*Существует три типа проникновения веществ в клетку через мембраны: простая диффузия, облегчённая диффузия, активный транспорт.*

### *Простая диффузия*

По пути простой диффузии частицы вещества перемещаются сквозь липидный бислой. Направление простой диффузии определяется только разностью концентраций вещества по обеим сторонам мембраны. Путём простой диффузии в клетку проникают гидрофобные вещества ( $\text{O}_2$ ,  $\text{N}_2$ , бензол) и полярные маленькие молекулы ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , мочевины). Не проникают

полярные относительно крупные молекулы (аминокислоты, моносахариды), заряженные частицы (ионы) и макромолекулы (ДНК, белки).

### *Облегчённая диффузия*

Большинство веществ переносится через мембрану с помощью погружённых в неё транспортных белков (белков-переносчиков). Все транспортные белки образуют непрерывный белковый проход через мембрану. С помощью белков-переносчиков осуществляется как пассивный, так и активный транспорт веществ. Полярные вещества (аминокислоты, моносахариды), заряженные частицы (ионы) проходят через мембраны с помощью облегчённой диффузии, при участии белков-каналов или белков-переносчиков. Участие белков-переносчиков обеспечивает более высокую скорость облегчённой диффузии по сравнению с простой пассивной диффузией. Скорость облегчённой диффузии зависит от ряда причин: от трансмембранного концентрационного градиента переносимого вещества, от количества переносчика, который связывается с переносимым веществом, от скорости связывания вещества переносчиком на одной поверхности мембраны (например, на наружной), от скорости конформационных изменений в молекуле переносчика, в результате которых вещество переносится через мембрану и высвобождается на другой стороне мембраны. Облегчённая диффузия не требует специальных энергетических затрат за счёт гидролиза АТФ. Эта особенность отличает облегчённую диффузию от активного трансмембранного транспорта.

### *Белки-переносчики*

Белки-переносчики — это трансмембранные белки, которые специфически связывают молекулу транспортируемого вещества и, изменяя конформацию, осуществляют перенос молекулы через липидный слой мембраны. В белках-переносчиках всех типов имеются определенные участки связывания для транспортируемой молекулы. Они могут обеспечивать как пассивный, так и активный мембранный транспорт.

### **3.8 Потенциал покоя**

Между наружной поверхностью клетки и ее цитоплазмой в состоянии покоя существует разность потенциалов около 0,06-0,09 в, причем поверхность клетки заряжена электроположительно по отношению к цитоплазме. Эту разность потенциалов называют потенциалом покоя или мембранным потенциалом. Точное измерение потенциала покоя возможно только с помощью микроэлектродов, предназначенных для внутриклеточного отведения токов, очень мощных усилителей и чувствительных регистрирующих приборов - осциллографов.

Микроэлектрод (рис.3.9) представляет собой тонкий стеклянный капилляр, кончик которого имеет диаметр около 1 мкм.

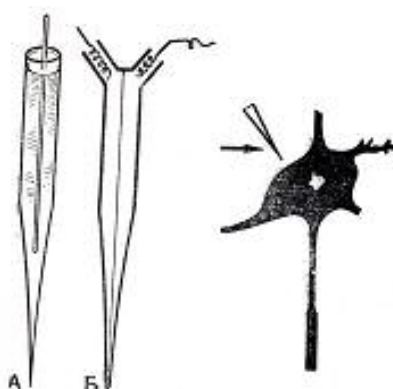


Рисунок 3.9 Стеклянные микроэлектроды: А - одноканальный; Б - двухканальный; справа- кончик микроэлектрода около тела нейрона

Этот капилляр заполняют солевым раствором, погружают в него металлический электрод и соединяют с усилителем и осциллографом. Как только микроэлектрод прокалывает покрывающую клетку мембрану, луч осциллографа отклоняется вниз из своего исходного положения и устанавливается на новом уровне. Это свидетельствует о наличии разности потенциалов между наружной и внутренней поверхностью клеточной мембраны

Измерение электрической активности мышечного волокна (А) с помощью микроэлектрода (схема): М – микроэлектрод; И – индифферентный электрод. Луч на экране осциллографа (Б) показывает, что до прокола микроэлектродом мембраны разность потенциалов между М и И была равна нулю (рис. 3.10). В момент прокола (показан стрелкой) обнаружена разность потенциалов, указывающая, что внутренняя сторона мембраны заряжена электроотрицательно по отношению к ее наружной поверхности

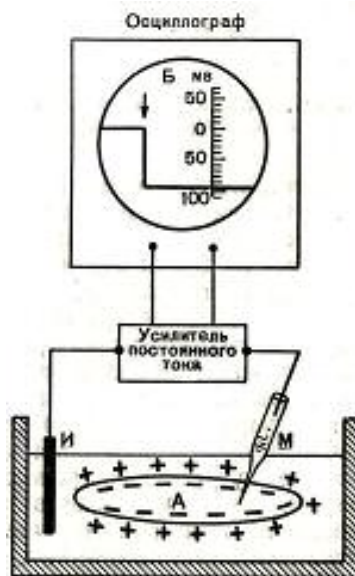


Рисунок 3.10 Схема измерения потенциала покоя

Наиболее полно происхождение потенциала покоя объясняет так называемая мембранно-ионная теория. Согласно этой теории все клетки покрыты мембраной, имеющей неодинаковую проницаемость для различных ионов. В связи с этим внутри клетки в цитоплазме в 30-50 раз больше ионов калия, в 8-10 раз меньше ионов натрия и в 50 раз меньше ионов хлора, чем на поверхности. В состоянии покоя клеточная мембрана более проницаема для ионов калия, чем для ионов натрия. Диффузия положительно заряженных ионов калия из цитоплазмы на поверхность клетки придает наружной поверхности мембраны положительный заряд.

Таким образом, поверхность клетки в покое несет на себе положительный заряд, тогда как внутренняя сторона мембраны оказывается заряженной отрицательно за счет ионов хлора, аминокислот и других крупных органических анионов, которые через мембрану практически не проникают (рис. 3.11).

### 3.9 Потенциал действия

Если участок нервного или мышечного волокна подвергнуть действию достаточно сильного раздражителя, то в этом участке возникает возбуждение, проявляющееся в быстром колебании мембранного потенциала и называемое потенциалом действия. Потенциал действия можно зарегистрировать либо с помощью электродов, приложенных к внешней поверхности волокна (внеклеточное отведение), либо микроэлектрода, введенного в цитоплазму (внутриклеточное отведение).

При внеклеточном отведении можно обнаружить, что поверхность возбужденного участка на очень короткий период, измеряемый тысячными долями секунды, становится заряженной электроотрицательно по отношению к покоящемуся участку.

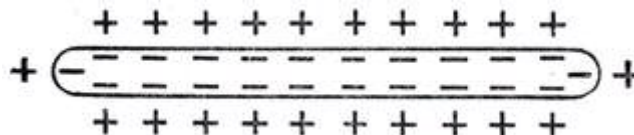


Рисунок 3.11 Схема неповрежденного поляризованного нервного волокна

Причина возникновения **потенциала действия** - изменение ионной проницаемости мембраны. При раздражении проницаемость клеточной мембраны для ионов натрия повышается. Ионы натрия стремятся внутрь клетки, так как, во-первых, они заряжены положительно и их влечут внутрь электростатические силы, во-вторых, концентрация их внутри клетки невелика.

**В покое** клеточная мембрана была малопроницаемой для ионов натрия. **Раздражение изменило проницаемость** мембраны, и поток положительно заряженных ионов натрия из внешней среды клетки в цитоплазму значительно превышает поток ионов калия из клетки наружу. В результате внутренняя поверхность мембраны становится заряженной положительно, а наружная вследствие потери положительно заряженных ионов натрия отрицательно. В этот момент и регистрируется пик потенциала действия.

Повышение проницаемости мембраны для ионов натрия продолжается очень короткое время. Вслед за этим в клетке возникают восстановительные процессы, приводящие к тому, что проницаемость мембраны для ионов натрия вновь понижается, а для ионов калия возрастает. Поскольку ионы калия также заряжены положительно, то, выходя из клетки, они восстанавливают исходные отношения снаружи и внутри клетки.

Накопления ионов натрия внутри клетки при многократном возбуждении ее не происходит потому, что ионы натрия эвакуируются из нее постоянно за счет действия специального биохимического механизма, называемого "натриевым насосом". Есть данные и об активном транспорте ионов калия с помощью "натрий-калиевого насоса".

Таким образом, согласно мембранно-ионной теории в происхождении биоэлектрических явлений решающее значение имеет избирательная проницаемость клеточной мембраны, обуславливающая разный ионный состав на поверхности и внутри клетки, а следовательно, и разный заряд этих поверхностей. Следует заметить, что многие положения мембранно-ионной теории нуждаются в дальнейшей разработке.

## Глава 4. Молекулярная биофизика

### 4.1 Вычислительная биология

Молекулярная биофизика изучает строение и физико-химические свойства био функциональных молекул (прежде всего биополимеров). Основной задачей молекулярной биофизики является вскрытие физических механизмов, ответственных за био функциональность этих молекул (например, ферментативная активность белков). Изучает последовательности нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) как носителей генетической информации

- Последовательности белков
- Структура белков
- Геномы организмов

Большинство биологических молекул, содержащих больше 3х атомов, не имеют ни центра, ни плоскости симметрии. Их можно назвать диссиметричными, или хиральными.

Хиральность (молекулярная хиральность) — в химии свойство молекулы быть несоместимой со своим зеркальным отражением любой комбинацией вращений и перемещений в трёхмерном пространстве.

Термин «оптическая активность» происходит от взаимодействия хиральных материалов с поляризованным светом. Раствор (-) -формы оптического изомера поворачивает плоскость поляризации света против часовой стрелки. Их исследовал в 1815 году Жан-Батист Биот, и эти исследования принесли ощутимую пользу сахарной индустрии, аналитической химии и фармацевтике. Луи Пастер в 1848 году продолжил молекулярные исследования. Он же и придумал термин «рацемичный», происходящий от латинского названия винограда.

Энантиомер именуется по направлению света, в котором вращает плоскость поляризованного света. Если вращение происходит по часовой стрелке (по отношению к наблюдателю, к которому направляется свет), то в названии энантиомера отмечается (+). Его зеркальный образ именуется (-). Знаки (+)- и (-)- изомеры также определяются как D- и L соответственно (от англ. Dextrorotatory – правоповоротный и Levorotatory – левоповоротный).

Оптически активные вещества — среды, обладающие естественной оптической активностью. Оптическая активность — это способность среды (кристаллов, растворов, паров вещества) вызывать вращение плоскости поляризации проходящего через неё оптического излучения (света). Метод исследования оптической активности — поляриметрия.

Многие биологические активные молекулы хиральны, включая аминокислоты природного происхождения (строительные блоки протеинов) и сахара. Любопытно заметить, что в биосистемах большинство этих веществ имеют одну и ту же хиральность. Большинство аминокислот L, а сахаров – D. Типичные белки природного происхождения, состоящие из L-аминокислот, известны как белки левой формы, а D-аминокислоты составляют белки правой формы.

Происхождение гомохиральности в биологии – предмет множества споров. Большинство учёных считает, что выбор хиральности в жизни на Земле был чисто случайным, что, возможно, основанная на углероде инопланетная форма жизни существует где-то во Вселенной, и в ней будет иная форма хиральности. Но некоторые учёные ищут фундаментальные причины выбора хиральности на Земле, такие как слабое взаимодействие.

Энзимы (а они хиральны) часто различаются между двумя энантиомерами хирального субстрата. Представьте, что у энзима впадина в форме перчатки, которая связывает субстрат. Если перчатка как для правой руки, тогда один энантиомер войдёт вовнутрь и свяжется, в то время как другой энантиомер плохо войдёт, и мало шансов, что свяжется. D-форма аминокислот обычно сладкая на вкус, а L-форма обычно вкуса не имеет. Листья перечной мяты и семена тмина содержат L-карвон и D-карвон соответственно – энантиомеры карвона. Они пахнут по-разному, поскольку обонятельные рецепторы большинства людей также содержат хиральные молекулы, которые ведут себя по-разному в присутствии разных энантиомеров.

## 4.2 Биофизика клетки

Все клетки окружены цитоплазматической мембраной, которая представляет собой функциональную структуру, толщиной в несколько молекулярных слоев, которая ограничивает цитоплазму и большинство внутриклеточных структур, а так же образует единую систему канальцев, складок и замкнутых полостей, расположенных внутри клетки. Толщина редко превышает 10 нм, в этой структуре плотно упакованы липиды и белки, поэтому сухой вес мембраны составляет более  $\frac{1}{2}$  сухого веса клетки.

Введено понятие мембраны. 1877 г. Пфайфер-ботаник, исследуя явление осмоса, пользовался как естественной, так и искусственной мембраной. Позднее стали говорить о генерации биопотенциала мембраны (конец XIX века). 1902 г – Бернштейн – мембранная теория потенциала покоя и потенциала действия → развитие мембранологии. Хаксли, Ходжкин впервые показал, что потенциалы покоя и действия базируются на избирательной проницаемости мембраны к определенным ионам ( $K^+$ ) – неодинаковое распределение ионов по обе стороны мембраны, в основе чего лежат процессы активного транспорта ионов через мембрану. С участием мембраны связаны: фоторецепция, рецепция, БАВ, передача нервного импульса, синтез ДНК.

Белки (протеины, полипептиды) — высокомолекулярные органические вещества, состоящие из альфа-аминокислот, соединённых в цепочку пептидной связью. В живых организмах аминокислотный состав белков определяется генетическим кодом, при синтезе в большинстве случаев используется 20 стандартных аминокислот.

По важности роли, которую играют аминокислоты в функционировании всех живых организмов, они занимают одно из первых мест. Поэтому в курсах химии и биологии этим соединениям уделяется так много внимания. Прежде всего необходимо знать формулы и названия важнейших аминокислот, иметь представление о синтезе и химических свойствах этих соединений, уметь составлять из них пептидную цепь – структурную основу полипептидов, или белков.

Аминокислоты являются бифункциональными соединениями, которые содержат в молекуле две реакционноспособные группы: карбоксильную ( $-COOH$ ) и аминогруппу ( $-NH_2$ ). Аминокислоты (кроме глицина) существуют в двух стереоизомерных формах – L и D, вращающих плоскость поляризации света соответственно влево и вправо. Все живые организмы синтезируют и усваивают только L-аминокислоты, а D-аминокислоты для них либо безразличны, либо вредны.

Общее число аминокислот в природе составляет около 300, в организме человека – более 60. Однако число аминокислот, из которых происходит синтез белка, чуть больше 20, (можно сказать, что их 23), и их называют протеиногенными аминокислотами, или природными. Из них в процессе синтеза белка и формирования его структуры образуются другие аминокислоты. Эти природные 20 аминокислот запрограммированы в генетическом коде любого организма, от вируса до человека, и именно их последовательность в белковой молекуле-цепочке определяет уникальность всех форм жизни на Земле.

В органах и тканях человека основная роль этих соединений – участие в белковом синтезе, на это уходит подавляющая часть всех поступивших или образовавшихся аминокислот. Но есть и отдельные аминокислоты, которые обладают самостоятельными функциями. Так, тирозин является ответственным за окраску волос, кожи, глаз, придает темный цвет пищевым продуктам, например, ржаному хлебу, так как с его участием синтезируются темноокрашенные пигменты – меланины. Ряд представителей данного класса играет роль медиаторов – веществ, ответственных за передачу нервных импульсов от одной нервной клетки к другой (ацетилхолин, глутаминовая и аспарагиновая кислота, глицин, ГАМК, гистамин, серотонин, норадреналин). Аминокислота глутамин обеспечивает перенос продуктов азотистого обмена в крови человека.

Помимо протеинов, из аминокислот состоят более короткие молекулы, играющие важную роль в организме: олигопептиды. Среди них есть и не очень короткие цепочки аминокислотных остатков, например, гормон инсулин, и совсем короткие, вплоть до дипептидов (или

бипептидов), которые состоят всего из двух аминокислотных остатков (для сравнения: белки насчитывают сотни аминокислотных остатков). Важнейшими дипептидами являются карнитин и карнозин, сильнейший природный антиоксидант.

#### Номенклатура аминокислот

Аминокислота	Аббревиатура	Год открытия
1. Глицин	Gly, G	1820
2. Лейцин	Leu, L	1820
3. Тирозин	Tyr, Y	1848
4. Серин	Ser, S	1865
5. Глутаминовая кислота	Glu, E	1866
6. Глутамин	Gln, Q	
7. Аспарагиновая кислота	Asp, D	1868
8. Аспарагин	Asn, N	1806
9. Фенилаланин	Phe, F	1881
10. Аланин	Ala, A	1888
11. Лизин	Lys, K	1889
12. Аргинин	Arg, R	1895
13. Гистидин	His, H	1896
14. Цистеин	Cys, C	1899
15. Валин	Val, V	1901
16. Пролин	Pro, P	1901
17. Гидроксипролин	Hyp, hP	1902
18. Триптофан	Trp, W	1902
19. Изолейцин	Ile, I	1904
20. Метионин	Met, M	1922
21. Треонин	Thr, T	1925
22. Гидроксилизин	Hyl, hK	1925

По физическим свойствам аминокислоты резко отличаются от соответствующих кислот и оснований. Все они кристаллические вещества, лучше растворяются в воде, чем в органических растворителях, имеют достаточно высокие температуры плавления. Эти свойства отчётливо указывают на солеобразный характер этих соединений. Особенности физических и химических свойств аминокислот обусловлены их строением — присутствием одновременно двух противоположных по свойствам функциональных групп: кислотной и основной.

#### 4.3 Измерение белковых структур

Размер белка может измеряться в числе аминокислотных остатков или в дальтонах (молекулярная масса), но из-за относительно большой величины молекулы масса белка выражается в производных единицах — килодальтонах (кДа).

Атомная единица массы (обозначение а. е. м.), она же Дальтон (обозначение Da), она же углеродная единица - внесистемная единица массы, применяемая для масс молекул, атомов, атомных ядер и элементарных частиц. Атомная единица массы выражается через массу нуклида углерода  $^{12}\text{C}$  и равна  $1/12$  массы этого нуклида.

$$1 \text{ а. е. м.} = 1,660\,540\,2(10) \cdot 10^{-27} \text{ кг} = 1,660\,540\,2(10) \cdot 10^{-24} \text{ г}$$



1 а. е. м., выраженная в граммах, численно равна обратному числу Авогадро, то есть  $1/N_A$ , выраженному в моль<sup>-1</sup>. Молярная масса данного элемента, выраженная в граммах на моль, численно совпадает с массой молекулы этого элемента, выраженной в а. е. м.

Поскольку массы элементарных частиц обычно выражаются в электрон-вольтах, важным является переводной коэффициент между эВ [ электрон-Вольт] и а. е. м.:

$$1 \text{ а. е. м.} = 0,931\,494\,028(23) \text{ ГэВ}/c^2;$$

$$1 \text{ ГэВ}/c^2 = 1,073\,544\,188(27) \text{ а. е. м.}$$

Здесь  $c$  — скорость света. Рекомендованное Комитетом по данным для науки и техники значение а. е. м. на 2006 год:

$$1 \text{ а. е. м.} = 1,660538782(83) \times 10^{-27} \text{ кг.}$$

Молекулярная масса (менее правильный термин: молекулярный вес) — масса молекулы, выраженная в атомных единицах массы. Масса молекулы численно равна молярной массе. Однако следует чётко представлять разницу между молярной массой и молекулярной массой, понимая, что они равны лишь численно и различаются по размерности.

Молекулярные массы сложных молекул можно определить, просто складывая относительные атомные массы входящих в них элементов. Например, молекулярная масса воды ( $H_2O$ ) есть

$$M_{H_2O} = 2 A_rH + A_rO \approx 2 \cdot 1 + 16 = 18 \text{ а. е. м.}$$

$M_r$ -молекулярная масса;  $A_r$ -атомная масса.

Молярные массы сложных молекул можно определить, суммируя молярные массы входящих в них элементов. Например, молярная масса воды ( $H_2O$ ) есть  $M_{H_2O} = 2 M_H + M_O = 2 \cdot 1 + 16 = 18$  (г/моль). Стоит отметить, что, например, молярная масса кислорода как элемента = 16 (г/моль), а в газообразном состоянии ( $O_2$ ) = 32 (г/моль). В системе СИ единицей измерения является килограмм на моль (кг/моль). Обозначается буквой  $M$  или греческой буквой  $\mu$ .

Белки дрожжей, в среднем, состоят из 466 аминокислотных остатков и имеют молекулярную массу 53 кДа. Самый большой из известных в настоящее время белков — титин — является компонентом саркомеров мускулов; молекулярная масса его различных вариантов (изоформ) варьирует в интервале от 3000 до 3700 кДа. Для определения молекулярной массы белков применяют такие методы, как гель-фильтрация, электрофорез в полиакриламидном геле, масс-спектрометрический анализ, седиментационный анализ и другие.

Белки обладают свойством амфотерности, то есть в зависимости от условий проявляют как кислотные, так и основные свойства. Белки различаются по степени растворимости в воде. Водорастворимые белки называются альбуминами, к ним относятся белки крови и молока. К нерастворимым, или склеропротеинам, относятся, например, кератин (белок, из которого состоят волосы, шерсть млекопитающих, перья птиц и т. п.) и фиброин, который входит в состав шёлка и паутины.

Растворимость белка определяется не только его структурой, но внешними факторами, такими как природа растворителя, ионная сила и рН раствора<sup>18</sup>.

---

<sup>18</sup> *Водородный показатель, рН* - мера активности (в очень разбавленных растворах она эквивалентна концентрации) ионов водорода в растворе. В кислых растворах  $[H^+] > 10^{-7}$ , то у кислых растворов  $pH < 7$ , аналогично, у щелочных растворов  $pH > 7$ , рН нейтральных растворов равен 7. При более высоких температурах константа электролитической диссоциации воды повышается, соответственно увеличивается ионное произведение воды, поэтому нейтральной оказывается  $pH < 7$  (что соответствует одновременно возросшим концентрациям как  $H^+$ , так и  $OH^-$ ); при понижении температуры, напротив, нейтральная рН возрастает.

Обсуждая растворимость рассмотрим денатурацию белка. Денатурацией белка называют любые изменения в его биологической активности и/или физико-химических свойствах, связанные с потерей четвертичной, третичной или вторичной структуры.

Известно, что молекулы белков представляют собой линейные полимеры, состоящие из остатков  $\alpha$ -L-аминокислот (которые являются мономерами), также в состав белков могут входить модифицированные аминокислотные остатки и компоненты неаминокислотной природы.

Для обозначения аминокислот в научной литературе используются одно- или трёхбуквенные сокращения. Эти представления обсуждались выше, а здесь обратимся к рассмотрению информационной компоненты позиционирования белковых структур.

Хотя на первый взгляд может показаться, что использование в большинстве белков «всего» 20 видов аминокислот ограничивает разнообразие белковых структур, на самом деле количество вариантов трудно переоценить: для цепочки из 5 аминокислотных остатков оно составляет уже более 3 миллионов, а цепочка из 100 аминокислотных остатков (небольшой белок) может быть представлена более чем в 10130 вариантах. Белки длиной от 2 до нескольких десятков аминокислотных остатков часто называют пептидами, при большей степени полимеризации — белками, хотя это деление весьма условно.

Первичная структура — последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи. Первичную структуру белка, как правило, описывают, используя однобуквенные или трёхбуквенные обозначения для аминокислотных остатков.

Важными особенностями первичной структуры являются консервативные мотивы — устойчивые сочетания аминокислотных остатков, выполняющие определённую функцию и встречающиеся во многих белках. Консервативные мотивы сохраняются в процессе эволюции видов, по ним часто удаётся предсказать функцию неизвестного белка. По степени гомологии (сходства) аминокислотных последовательностей белков разных организмов можно оценивать эволюционное расстояние между таксонами, к которым принадлежат эти организмы.

Первичную структуру белка можно определить методами секвенирования белков или по первичной структуре его мРНК, используя таблицу генетического кода.

Вторичная структура — локальное упорядочивание фрагмента полипептидной цепи, стабилизированное водородными связями. Ниже приведены самые распространённые типы вторичной структуры белков:

- $\alpha$ -спирали — плотные витки вокруг длинной оси молекулы, один виток составляют 3,6 аминокислотных остатка, и шаг спирали составляет 0,54 нм (на один аминокислотный остаток приходится 0,15 нм), спираль стабилизирована водородными связями между Н и О пептидных групп, отстоящих друг от друга на 4 звена. Хотя  $\alpha$ -спираль может быть как левозакрученной, так и правозакрученной, в белках преобладает правозакрученная. Спираль нарушают электростатические взаимодействия глутаминовой кислоты, лизина, аргинина. Расположенные близко друг к другу остатки аспарагина, серина, треонина и лейцина могут стерически мешать образованию спирали, остатки пролина вызывают изгиб цепи и тоже нарушают  $\alpha$ -спирали;
- $\beta$ -листы (складчатые слои) — несколько зигзагообразных полипептидных цепей, в которых водородные связи образуются между относительно удалёнными друг от друга (0,34 нм на аминокислотный остаток в первичной структуре аминокислотами или разными цепями белка, а не близко расположенными, как имеет место в  $\alpha$ -спирали). Эти цепи обычно направлены N-концами в противоположные стороны (антипараллельная ориентация). Для образования  $\beta$ -листов важны небольшие размеры боковых групп аминокислот, преобладают обычно глицин и аланин;

Третичная структура — пространственное строение полипептидной цепи. Структурно состоит из элементов вторичной структуры, стабилизированных различными типами взаимодействий, в которых гидрофобные взаимодействия играют важнейшую роль. В стабилизации третичной структуры принимают участие:

- ковалентные связи (между двумя остатками цистеина — дисульфидные мостики);

- ионные связи между противоположно заряженными боковыми группами аминокислотных остатков;
- водородные связи;
- гидрофобные взаимодействия. При взаимодействии с окружающими молекулами воды белковая молекула сворачивается так, чтобы неполярные боковые группы аминокислот оказались изолированы от водного раствора; на поверхности молекулы оказываются полярные гидрофильные боковые группы.

Исследования принципов укладки белков показали, что между уровнем вторичной структуры и атомарной пространственной структурой удобно выделять ещё один уровень — мотив укладки (архитектура, структурный мотив). Мотив укладки определяется взаимным расположением элементов вторичной структуры ( $\alpha$ -спиралей и  $\beta$ -тяжей) в пределах белкового домена — компактной глобулы, которая может существовать или сама по себе или входить в состав более крупного белка наряду с другими доменами.

Четвертичная структура (или субъединичная, доменная) — взаимное расположение нескольких полипептидных цепей в составе единого белкового комплекса. Белковые молекулы, входящие в состав белка с четвертичной структурой, образуются на рибосомах по отдельности и лишь после окончания синтеза образуют общую надмолекулярную структуру. В состав белка с четвертичной структурой могут входить как идентичные, так и различающиеся полипептидные цепочки. В стабилизации четвертичной структуры принимают участие те же типы взаимодействий, что и в стабилизации третичной. Надмолекулярные белковые комплексы могут состоять из десятков молекул.

Белки синтезируются живыми организмами из аминокислот на основе информации, закодированной в генах. Каждый белок состоит из уникальной последовательности аминокислотных остатков, которая определяется нуклеотидной последовательностью гена, кодирующего данный белок. Генетический код представляет собой способ перевода нуклеотидной последовательности ДНК (через РНК) в аминокислотную последовательность полипептидной цепи. Этот код определяет соответствие трёхнуклеотидных участков РНК, называемых кодонами, и определённых аминокислот, которые включаются в состав белка.

Поскольку ДНК состоит из четырёх типов нуклеотидов, то общее число возможных кодонов равно 64; а так как в белках используется 20 аминокислот, то многие аминокислоты определяются более чем одним кодоном. Три кодона являются незначащими: они служат сигналами остановки синтеза полипептидной цепи и называются терминаторными кодонами, или стоп-кодонами.

Гены, кодирующие белки, сначала транскрибируются в последовательность нуклеотидов матричной РНК (мРНК) ферментами РНК-полимеразами. В подавляющем большинстве случаев белки живых организмов синтезируются на рибосомах — многокомпонентных молекулярных машинах, присутствующих в цитоплазме клеток. Процесс синтеза полипептидной цепи рибосомой на матрице мРНК называется трансляцией.

#### 4.4 Биосинтез белка

В обмене веществ организма ведущая роль принадлежит белкам и нуклеиновым кислотам. Белковые вещества составляют основу всех жизненно важных структур клетки, они входят в состав цитоплазмы. Белки обладают необычайно высокой реакционной способностью. Они наделены каталитическими функциями, т. е. являются ферментами, поэтому белки определяют направление, скорость и теснейшую согласованность, сопряженность всех реакций обмена веществ.

Ведущая роль белков в явлениях жизни связана с богатством и разнообразием их химических функций, с исключительной способностью к различным превращениям и взаимодействиям с другими простыми и сложными веществами, входящими в состав цитоплазмы.

Нуклеиновые кислоты входят в состав важнейшего органа клетки — ядра, а также цитоплазмы, рибосом, митохондрий и т. д. Нуклеиновые кислоты играют важную, первостепенную роль в наследственности, изменчивости организма, в синтезе белка.

Процесс синтеза белка является очень сложным многоступенчатым процессом (рис.4.1). Совершается он в специальных органеллах — рибосомах. В клетке содержится большое количество рибосом. Например, у кишечной палочки их около 20 000.

Рассмотрим процесс синтеза, который осуществляется рибосомами. Каждая отдельная рибосома воспроизводит свой специфический белок. Молекулы белков по существу представляют собой полипептидные цепочки, составленные из отдельных аминокислот. Но аминокислоты недостаточно активны, чтобы соединиться между собой самостоятельно. Поэтому, прежде чем соединиться друг с другом и образовать молекулу белка, аминокислоты должны активироваться. Эта активация происходит под действием особых ферментов, поступающих в рибосому. РИБОСОМА – ФАБРИКА белка. Причем каждая аминокислота имеет свой, специфически настроенный на нее фермент.

Источником энергии для этого (как и для многих процессов в клетке) служит аденозинтрифосфат (АТФ).

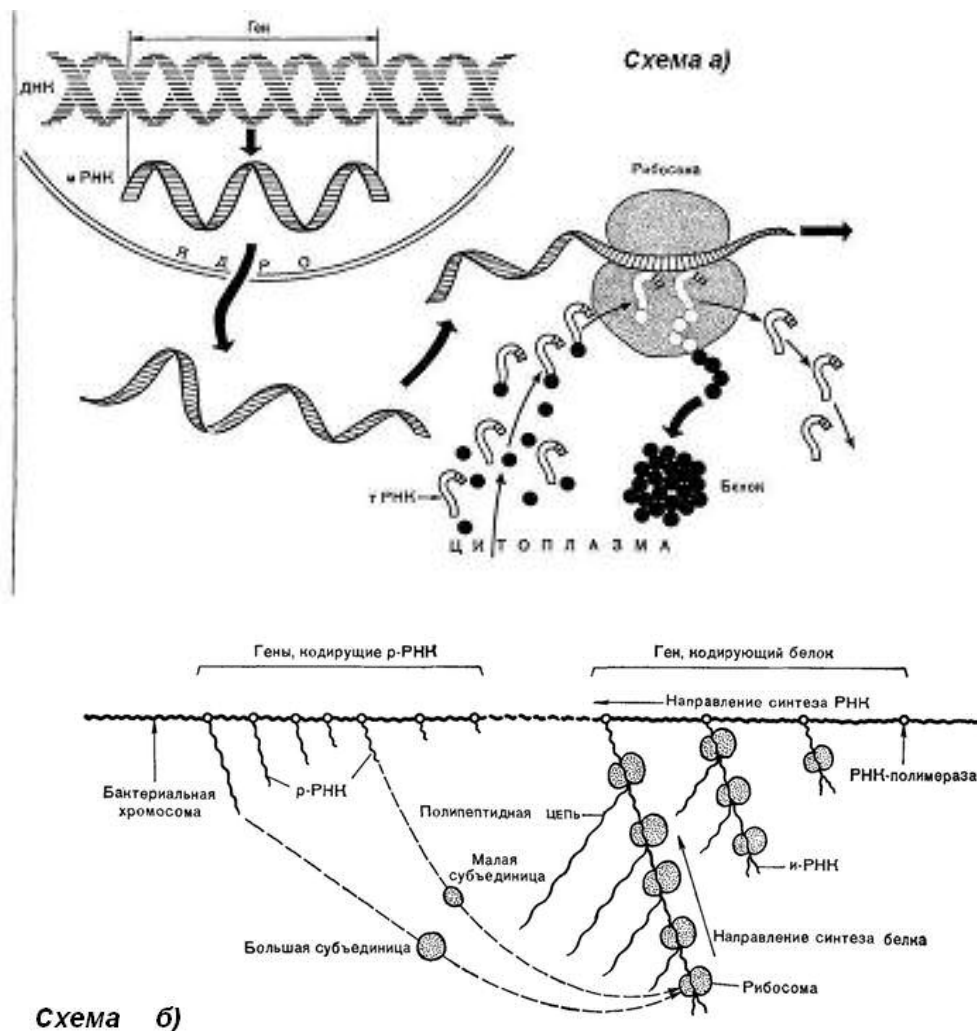


Рисунок 4.1 Схема цикла синтеза белка  
 А) Эукариотическая клетка<sup>19</sup> Б) Прокариотическая клетка<sup>20</sup>

<sup>19</sup> Эукариотическая клетка является элементарной единицей растительных, животных и грибных организмов

В результате активирования аминокислота становится более лабильной и под действием того же фермента связывается с т-РНК.

Важным является то, что каждой аминокислоте соответствует строго специфическая т-РНК. Она находит «свою» аминокислоту и переносит ее в рибосому. Поэтому такая РНК и получила название транспортной.

Следовательно, в рибосому поступают различные активированные аминокислоты, соединенные со своими т-РНК. Рибосома представляет собой как бы фабричный конвейер для сборки цепочки белка из поступающих в него различных аминокислот (рис. 4.1. схема а) и схема б)).

Для понимания этого синтеза важно выделить проблему «создания последовательности цепочки аминокислот». Несколько упрощая эту задачу можно говорить о механизме написания текста. В клетке содержится более 2000 различных по строению и свойствам специфических белков. Каждая аминокислота входит в цепочку (последовательность полипептидной цепи) строго в определенном месте. Именно этот факт определяет уникальность белка. Дислокация аминокислоты задается информационным посредником.

Оказывается, что одновременно с т-РНК, на которой «сидит» своя аминокислота, в рибосому поступает «сигнал» от ДНК, которая содержится в ядре. В соответствии с этим сигналом в рибосоме синтезируется тот или иной белок, или тот или иной фермент (так как ферменты являются белками).

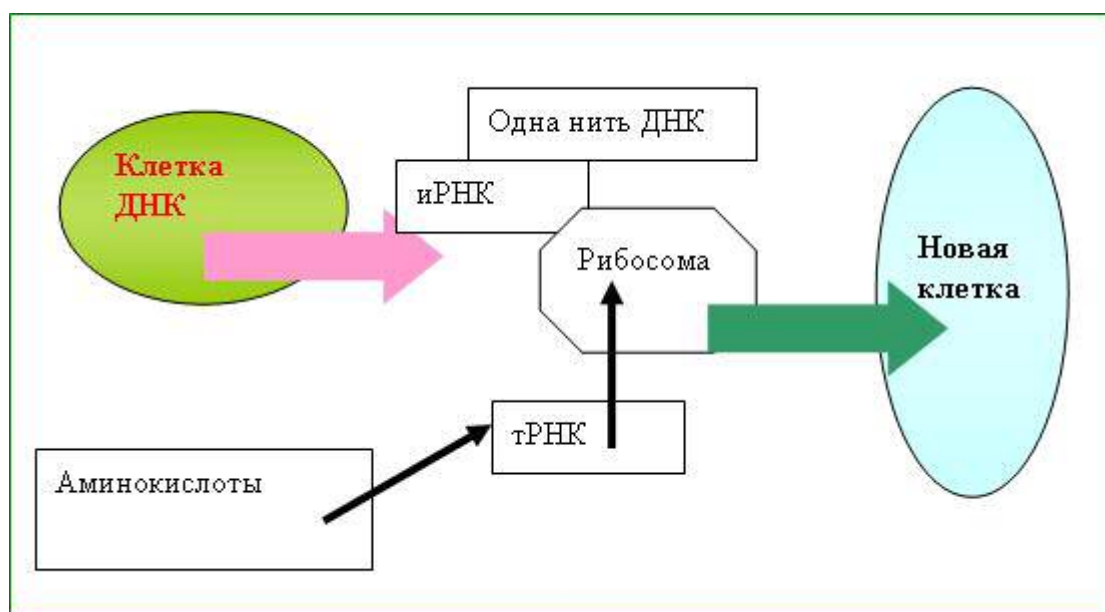


Рисунок 4.2 Общая схема синтеза

Обязательными компонентами эукариотической клетки, кроме плазматической мембраны, цитозоля и рибосом являются ядро, цитоскелет и сложная внутриклеточная мембранная система.

<sup>20</sup> Прокариотические (доядерные) одноклеточные или колониальные клетки имеют клеточную стенку из белка мууреина и слизистую капсулу из полисахаридов; в цитоплазме расположен нуклеоид (ядерная зона) с кольцевой молекулой ДНК; небольшие молекулы ДНК (плазмиды) расположены вне нуклеоида; в цитоплазме также есть рибосомы, фотосинтетические мембраны (только у автотрофных фотосинтезирующих) и мезосома (органелла дыхания); оболочка клеток может иметь выросты - жгутики и пили - органеллы движения

Направляющее влияние ДНК на синтез белка осуществляется не непосредственно, а с помощью особого посредника, той формы РНК, которая получила название матричной или информационной РНК (**м-РНК** или **и-РНК**).

Информационная РНК синтезируется в ядре под влиянием ДНК, поэтому ее состав отражает состав ДНК. Молекула РНК представляет собой как бы слепок с формы ДНК.

Синтезированная и-РНК поступает в рибосому и как бы передает этой структуре план — в каком порядке должны соединяться друг с другом поступившие в рибосому активированные аминокислоты, чтобы синтезировался определенный белок. Другими словами, генетическая информация, закодированная в ДНК, передается на и-РНК и далее на белок.

Молекула информационной РНК поступает в рибосому и как бы прошивает ее. Тот ее отрезок, который находится в данный момент в рибосоме, определенный кодоном (триплет), взаимодействует совершенно специфично с подходящим к нему по строению триплетом (антикодоном) в транспортной РНК, которая принесла в рибосому аминокислоту. Транспортная РНК со своей аминокислотой подходит к определенному кодону и-РНК и соединяется с ним; к следующему, соседнему участку и-РНК присоединяется другая т-РНК с другой аминокислотой и так далее, до тех пор пока не будет считана вся цепочка и-РНК и пока не нанижутся все аминокислоты в соответствующем порядке, образуя молекулу белка. А т-РНК, которая доставила аминокислоту к определенному участку полипептидной цепи, освобождается от своей аминокислоты и выходит из рибосомы. Затем снова в цитоплазме к ней может присоединиться нужная аминокислота, и она снова перенесет ее в рибосому. В процессе синтеза белка участвует одновременно не одна, а несколько рибосом — полирибосомы.

Несколько пояснений об аминокислотах. Аминокислоты - органические соединения, аминпроизводные карбоновых кислот- основной структурный материал для синтеза белков и пептидов в организме. В составе белков пищи найдено 20 видов боковых аминокислотных цепей, некоторые из которых не могут синтезироваться в организме человека (незаменимые аминокислоты) и должны поступать с пищей. Белки всех живых организмов - от бактерии до человека - построены из различных комбинаций одного и того же набора 20 аминокислот.

Аминокислоты поступают в кровоток, проходя через слизистую кишечника. Там же образуются аланин и кетоглутаровая кислота. Большинство аминокислот поступает затем в печень, а часть из них участвует в метаболизме уже в кишечнике. Именно здесь начинается синтез белка, стимулированный аминокислотами пищи. Поступление большого количества белка действительно способствует интенсивному синтезу белка в организме. Таким образом, печень - важнейший орган, который участвует в метаболизме аминокислот. Помимо этого, печень представляет собой своеобразный буфер, который предохраняет другие ткани от не всегда полезных воздействий аминокислот при их переизбытке. Однако это еще не все функции печени в отношении метаболизма аминокислот. Печень участвует в регуляции уровня аминокислот в крови. Это жизненно необходимо для нормального функционирования организма.

Как же происходит сам процесс регуляции? Оказывается, при падении уровня аминокислот в сыворотке крови восполнение их количества осуществляется за счет использования белка самой печени.

Процессы интенсивного синтеза белка связаны с клетками печени. Однако, как считают ученые, при недостатке в поступающей пище одной из аминокислот - триптофана - синтез белка останавливается. В печени процессы метаболизма затрагивают не все аминокислоты. Некоторые аминокислоты, например валин, лейцин и изолейцин, не превращаются в печени в строительный материал для синтеза белка, а попадают в общий кровоток.

Метаболизм этих аминокислот происходит главным образом в почках и мышцах. Как известно, нарушение обмена аминокислот обуславливает развитие патологических изменений в организме. Аминокислоты являются главным строительным материалом при восстановлении и наращивании мышечной массы. Помимо этого они активно участвуют в важнейших реакциях организма. Во время физических упражнений аминокислоты активно используются в

различных химических реакциях. Установлено, что нагрузки даже средней интенсивности вызывают распад аминокислот с разветвленными боковыми цепочками. Однако для достижения высоких спортивных результатов важны не только аминокислоты с разветвленными боковыми цепями. Ценными пищевыми добавками являются комплексы препаратов, объединяющие десятки аминокислот. Аминокислоты - это не только составные части молекулы белка. Аминокислоты являются самостоятельными биологически активными регуляторами различных реакций организма.

Основные этапы передачи генетической информации: синтез на ДНК как на матрице и-РНК (транскрипция) и синтез в рибосомах полипептидной цепи по программе, содержащейся в и-РНК (трансляция), универсальны для всех живых существ. Однако временные и пространственные взаимоотношения этих процессов различаются у про- и эукариотов.

У организмов, обладающих па стоящим ядром (животные, растения), транскрипция и трансляция строго разделены в пространстве и времени: синтез различных РНК происходит в ядре, после чего молекулы РНК должны покинуть пределы ядра, пройдя через ядерную мембрану (рис. 4.1 А). Затем в цитоплазме РНК транспортируются к месту синтеза белка— рибосомам. Лишь после этого поступает следующий этап — трансляция.

Современные схемы, иллюстрирующие работу генов, построены на основании логического анализа экспериментальных данных, полученных с помощью биохимических и генетических методов. Применение тонких электронно-микроскопических методов позволяет в буквальном смысле слова увидеть работу наследственного аппарата клетки. В последнее время получены электронно-микроскопические снимки, на которых видно, как на матрице бактериальной ДНК, в тех участках, где к ДНК прикреплены молекулы РНК-полимеразы (фермента, катализирующего транскрипцию ДНК в РНК), происходит синтез молекул и-РНК. Нити и-РНК, расположенные перпендикулярно к линейной молекуле ДНК, продвигаются вдоль матрицы и увеличиваются в длине. По мере удлинения нитей РНК к ним присоединяются рибосомы, которые, продвигаясь, в свою очередь, вдоль нити РНК по направлению к ДНК, ведут синтез белка.

Из всего сказанного следует, что местом синтеза белков и всех ферментов в клетке являются рибосомы. Образно выражаясь, это как бы «фабрики» белка, как бы сборочный цех, куда поступают все материалы, необходимые для сборки полипептидной цепочки белка из аминокислот. Природа же синтезируемого белка зависит от строения и-РНК, от порядка расположения в ней нуклеотидов, а строение и-РНК отражает строение ДНК, так что в конечном итоге специфическое строение белка, т. е. порядок расположения в нем различных аминокислот, зависит от порядка расположения нуклеотидов в ДНК, от строения ДНК.

Изложенная теория биосинтеза белка получила название матричной теории. Матричной эта теория называется потому, что нуклеиновые кислоты играют как бы роль матриц, в которых записана вся информация относительно последовательности аминокислотных остатков в молекуле белка.

Создание матричной теории биосинтеза белка и расшифровка аминокислотного кода является крупнейшим научным достижением XX века, важнейшим шагом на пути к выяснению молекулярного механизма наследственности.

## **Глава 5. Регистрация биоэлектрических явлений**

### **5.1 Электроэнцефалография**

Так как электрическая активность многих органов человека в норме имеет типичные и постоянные характеристики, то методы электрофизиологии широко используются для диагностики болезней в практической медицине. Большие успехи достигнуты в тонком распознавании болезней сердца, нервной системы, мышц. Электрофизиологические методы сыграли важную роль в решении многих проблем космической физиологии. С помощью методов телеметрии оказалось возможным передавать информацию о состоянии сердечной мышцы, деятельности мозга, скелетной мускулатуры и других органов в условиях невесомости, перегрузок.

Под электроэнцефалографией понимают запись биоэлектрических явлений, протекающих в головном мозге, преимущественно в коре больших полушарий.

Для отведения биотоков от различных структур головного мозга используют электроды различной конструкции. В эксперименте на животных электроды можно ввести через кости черепа прямо в нужный участок головного мозга. Такие "вживленные" электроды долго удерживаются в мозге специальным креплением и позволяют изучать электрическую активность определенных участков головного мозга при различных состояниях животного.

В настоящее время возможна длительная регистрация электрических явлений даже в отдельных клетках мозга с помощью микроэлектродов.

При записи биотоков мозга человека - электроэнцефалограммы - пользуются обычно серебряными электродами, имеющими вид пластинки размером с двухкопеечную монету. Электроды на голове испытуемого человека укрепляют с помощью шлемов-сеток. Шлемы изготавливают из эластичных резиновых тяжей, натяжение которых регулируется. Шлемы, плотно прилегая к голове испытуемого, надежно удерживают электроды (рис. 4.3).

Запись биотоков мозга производится на приборах - электроэнцефалографах, имеющих разную конструкцию и включающих несколько усилителей биотоков, осциллографы и сложный пульт управления ими. В настоящее время выпускаются приборы, позволяющие регистрировать одновременно электрическую активность от 2 до 32 точек мозга.

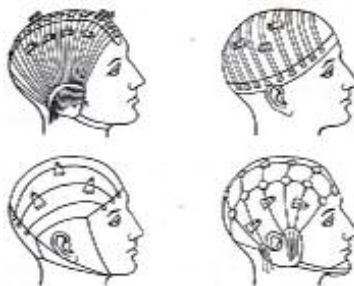


Рисунок 4.3 Шлемы для крепления электродов

Еще большие возможности открывает предложенная советскими учеными М. Н. Ливановым и В. М. Ананьевым методика электроэнцефалоскопии. Сконструированный ими прибор регистрирует активность сразу 100 участков коры в виде светящихся и непрерывно меняющих свою яркость точек. Таким образом, исследователь получает возможность наблюдать как бы движущуюся мозаику процесса возбуждения в коре больших полушарий. Для точного анализа электрических колебаний, возникающих в головном мозге, используют электронные вычислительные машины.

Электрическая активность мозга человека носит ритмический характер. Электроды, расположенные на поверхности головы, снимают токи сразу от многих клеток мозга, лежащих под ними. Поэтому общий характер электроэнцефалограммы оказывается очень сложным. Вместе с тем удалось установить, что наиболее выраженных и часто встречающихся ритмов колебания электрической активности немного. Названия этих ритмов представлены в табл. 4.1.

При ограниченном поступлении центростремительных импульсов в исследуемый участок мозга обычно наблюдаются медленные волны, с большим размахом колебаний. Если же в кору поступают многочисленные импульсы, то клетки в этом участке могут находиться в разных стадиях возбуждения и общая электрическая активность над этим участком характеризуется частыми колебаниями с небольшой амплитудой типа бета-ритма. На рис.4.4 показано расположение электродов, а на рис. 4.5 приведена электроэнцефалограмма затылочной области коры (там располагается корковая часть зрительного анализатора). На ней отчетливо виден переход альфа-ритма в бета-ритм и обратно при открывании и закрывании глаз, т. е. при увеличении и снижении потока центростремительных импульсов к зрительной зоне коры.



Таблица Ритмы электроэнцефалограммы

№	Наименование ритма	Частота /Гц/
1.	Дельта	0,5 - 3
2.	Тета	4 - 7
3.	Альфа	8 - 13
4.	Бета	14 - 35

Современная техника позволяет регистрировать энцефалограмму у человека на расстоянии и даже в условиях космического полета. На рисунке 76 приведена электроэнцефалограмма женщины-космонавта В. В. Николаевой-Терешковой во время ее космического полета.

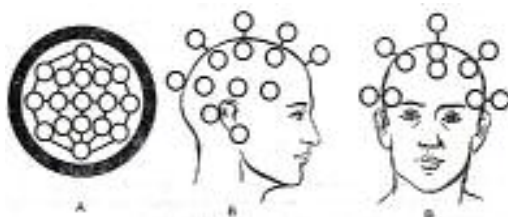


Рисунок 4.4 Проекция расположения электродов на поверхности головы

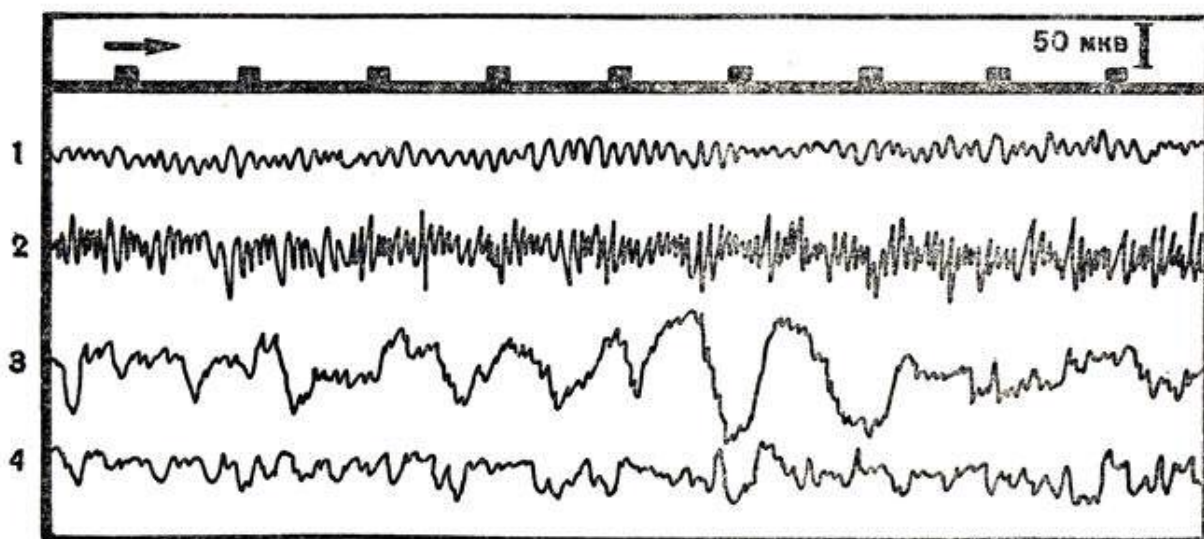


Рисунок 4.5 Основные ритмы коры головного мозга человека:  
1 - альфа-ритм; 2 - бета-ритм; 3 - дельта-ритм; 4 - тета-ритм; сверху - отметка времени

## 5.2 Электромиография

Достаточно широкое распространение получил метод исследования электрической активности мышц - *электромиография*. Для отведения биопотенциалов мышц человека используют накожные металлические электроды диаметром 10 мм. Электроды укрепляют на исследуемой мышце эластической манжетой, между ними и кожей находится обычно специальная паста, улучшающая контакт с телом и электропроводность. Колебания биопотенциалов мышц имеют также ритмический характер, только частота их и амплитуда значительно больше, чем при записи электроэнцефалограммы. Усиление мышечной активности сопровождается увеличением амплитуды колебаний электромиограммы. При утомлении мышц частота колебаний, как правило, падает.



Рисунок 4.6 Электромиограммы трехглавой (1) и двуглавой (2) мышц плеча

На рисунке 4.6 представлены электромиограммы трехглавой и двуглавой мышц плеча при выполнении физической нагрузки. На них отчетливо видно усиление колебаний при возбуждении мышц. Электромиография позволяет установить степень участия тех или иных мышц в выполняемом движении. Особенно важен этот метод для установления наличия паралича мышц при некоторых заболеваниях. Так, с помощью электромиографии можно обнаружить паралич дыхательных мышц при полиомиелите до того, как остановится дыхание. А это очень важно для принятия необходимых мер (перевод на управляемое дыхание с помощью специальной аппаратуры) с целью спасения жизни человеку.

Данные электромиографии используются при создании активных протезов и управляемых манипуляторов. "Искусственная рука" - одно из первых устройств, управляемых с помощью биотоков мышц. Это активный протез, воспроизводящий нормальные движения кисти. Такой активный протез имеет браслет для отведения биотоков мышц сохранившейся культи. На браслете укреплены металлические чашечки, заполненные токопроводящей пастой. Отводимые с помощью браслета мышечные токи усиливаются и поступают в специальный блок на протезе, где формируется управляющий сигнал. Сигнал приводит в действие миниатюрный двигатель, который и обеспечивает движение протеза. Сам протез выполняется из пластических материалов, сходных по форме, размерам и цвету с нормальной рукой.

### 5.3 Электрокардиография

В 1873 г., когда был сконструирован электрометр, прибор позволивший регистрировать электрические потенциалы. В результате совершенствования этого устройства появилась возможность записывать сигналы с поверхности тела, что позволило английскому физиологу А. Уоллеру впервые получить запись электрической активности миокарда человека. Он же впервые сформулировал основные положения электрофизиологических понятий ЭКГ, предположив, что сердце представляет собой диполь, т. е. совокупность двух электрических зарядов, равных по величине, но противоположных по знаку, находящихся на некотором расстоянии друг от друга. Уоллеру принадлежит и такое понятие, как электрическая ось сердца

Электрокардиография — метод электрофизиологического исследования деятельности сердца в норме и патологии, основанный на регистрации и анализе электрической активности миокарда, распространяющейся по сердцу в течение сердечного цикла.

Основоположник ЭКГ голландский физиолог Эйнтховен (W. Einthoven) предложил регистрировать разность потенциалов во фронтальной плоскости тела в трех стандартных отведениях — как бы с вершин равностороннего треугольника, за которые он принял правую руку, левую руку и лонное сочленение (в практической Э. в качестве третьей вершины используется левая нога). Линии между этими вершинами, т.е. стороны треугольника, являются осями стандартных отведений.

I стандартное отведение соответствует расположению регистрирующих электродов на правой и левой руках, II — на правой руке и левой ноге, III — на левой руке и левой ноге. Как бы в центр треугольника Эйнтховена проецируется интегральный вектор ЭДС, представляю-

щий собой сумму множества элементарных векторов ЭДС клеток миокарда, на данный момент возбуждения сердца.

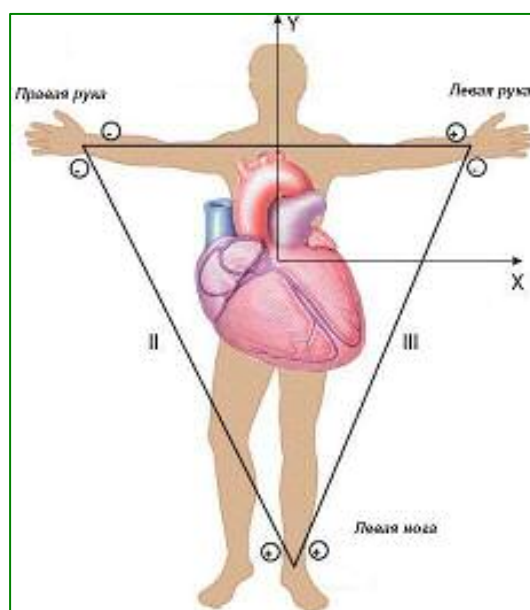


Рисунок 4.7 Типовые отведения ЭКГ

Регистрация производится с помощью специальных приборов — электрокардиографов. Записываемая кривая — электрокардиограмма (ЭКГ) — отражает динамику в течение сердечного цикла разности потенциалов в двух точках электрического поля сердца, соответствующих местам наложения на теле обследуемого двух электродов, один из которых является положительным полюсом, другой — отрицательным (соединены соответственно с полюсами + и — электрокардиографа).

Определенное взаимное расположение этих электродов называют электрокардиографическим отведением, а условную прямую линию между ними — осью данного отведения.

На типичной ЭКГ (рис. ) величина электродвижущей силы (ЭДС) сердца и ее направление, меняющиеся в течение сердечного цикла, отражаются в виде динамики проекции вектора ЭДС на ось отведения, т.е. на линию, а не на плоскость, как это происходит при записи векторкардиограммы (Векторкардиография), отражающей пространственную динамику направления ЭДС сердца в проекции на плоскость. Поэтому ЭКГ, в противопоставление векторкардиограмме, иногда называют скалярной.

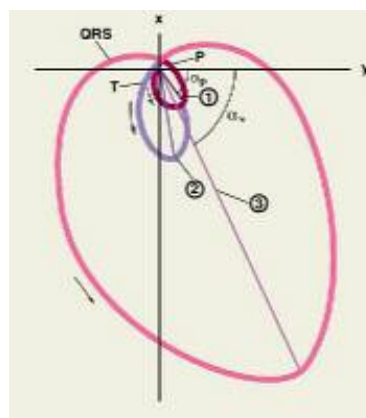


Рисунок 4.8 Траектория вектора кардиограммы

Петли векторкардиограммы в системе прямоугольных координат (оси  $x$ ,  $y$ ), образуемые ходом возбуждения (обозначено стрелками) по предсердиям (петля  $P$  — коричневого цвета) и желудочкам сердца (петля деполяризации желудочков  $QRS$  — красного цвета, петля реполяризации  $T$  — фиолетового цвета): 1, 2 и 3 — максимальные векторы петель  $P$ ,  $T$  и  $QRS$ ;  $\alpha\rho$  и  $\alpha\nu$  — углы отклонения максимальных векторов от координатной оси  $y$ .

Чтобы с ее помощью получить пространственное представление об изменениях электрических процессов в сердце, необходимо ЭКГ снимать при различном положении электродов, т.е. в разных отведениях, оси которых не являются параллельными.

Теоретические основы электрокардиографии строятся на законах электродинамики, применимым к электрическим процессам, происходящим в сердце в связи с ритмичной генерацией электрического импульса водителем ритма сердца и распространением электрического возбуждения по проводящей системе сердца.

После генерации импульса в синусном узле возбуждение распространяется вначале на правое, а через 0,02 с и на левое предсердие, затем после недлительной задержки в атриовентрикулярном узле переходит на перегородку и синхронно охватывает правый и левый желудочки сердца, вызывая их сокращение. Каждая возбужденная клетка становится элементарным диполем (двухполюсным генератором): сумма элементарных диполей в данный момент возбуждения составляет так называемый эквивалентный диполь. Распространение возбуждения по сердцу сопровождается возникновением в окружающем его объемном проводнике (теле) электрического поля. Изменение за сердечный цикл разности потенциалов в 2 точках этого поля воспринимается электродами электрокардиографа и регистрируется в виде зубцов ЭКГ, направленных от изоэлектрической линии вверх (положительные зубцы) или вниз (отрицательные зубцы) в зависимости от направления ЭДС между полюсами электродов. При этом амплитуда зубцов, измеряемая в милливольтгах или в миллиметрах (обычно запись производится в режиме, когда стандартный калибровочный потенциал  $1\text{mV}$  отклоняет перо регистратора на 10 мм), отражает величину разности потенциалов по оси отведения ЭКГ.

Запись сокращений сердца, выполненная каким-либо инструментальным способом, называется кардиограммой, или иначе — *электрокардиограммой (ЭКГ)*

При сокращении сердце изменяет свое положение в грудной клетке. Оно несколько поворачивается вокруг своей оси слева направо, плотнее прижимаясь изнутри к грудной стенке. Регистрация сердечного толчка определяет механокардиограмму (апекс-кардиограмму), которая находит весьма ограниченное использование на практике.

Более широко в клинике и в научных исследованиях используются различные модификации электрокардиографии. Последняя представляет собой метод исследования сердца, основанный на регистрации и анализе электрических потенциалов, возникающих при деятельности сердца.

*Электрокардиограмма.* Метод электрокардиографии основан на том, что в процессе распространения возбуждения по миокарду поверхность невозбужденных (поляризованных) кардиомиоцитов несет положительный заряд, а возбужденных (деполяризованных) — отрицательный. При этом возникает электрическое поле, которое можно зарегистрировать с поверхности тела. Поскольку между различными тканями тела создается в этом случае разность потенциалов, изменяющаяся в соответствии с колебаниями величины и направления электрического поля сердца, регистрируемые изменения разности потенциала во времени и составляют суть метода электрокардиографии. Кривая изменений этой разницы потенциалов, определяемая с помощью высокочувствительного вольтметра, называется электрокардиограммой (ЭКГ), а соответствующий прибор для записи этой кривой — электрокардиографом. Важно подчеркнуть, что ЭКГ отражает возбуждение сердца, но не его сокращение.

Для регистрации ЭКГ используют различные схемы наложения электродов — отведения ЭКГ. К обязательно регистрируемым в клинике относятся следующие 12 отведений: 3 стандартных (двухполюсные от конечностей), 3 усиленных (однополюсные от конечностей), 6 однополюсные от грудной клетки.

В историческом отношении Эйхховен первым предложил располагать электроды на руках и ногах, что используется и по сегодняшний день. Он ввел понятие отведения, предложив три так называемых стандартных отведения от конечностей, т. е. измерение разницы потенциалов между левой и правой рукой (I отведение), между правой рукой и левой ногой (II отведение) и между левой рукой и левой ногой (III отведение).

На практике используют электроды (рис. 4.9)



Рисунок 4.9 Типичный вид электродов для ЭКГ

В двадцатых годах прошедшего века, Гольдбергер предложил еще три отведения, назвав их усиленными. При регистрации этих отведений одним из электродов служит одна из конечностей, а другим – объединенный электрод от двух других (индифферентный электрод). Разница потенциалов, измеренная между правой рукой и объединенными левой рукой и левой ногой, называется отведением aVR, между левой рукой объединенными правой рукой и левой ногой – отведением aVL и между левой ногой и объединенными руками – отведением aVF.

В дальнейшем, Вильсоном были предложены грудные отведения ЭКГ, в которых одним из электродов является точка на поверхности грудной клетки, а другим – объединенный электрод от всех конечностей. Электрод отведения V1 располагается в IV межреберье по правому краю грудины, V2 – во IV межреберье по левому краю грудины, V3 – на уровне IV ребра по левой окологрудной (парастернальной) линии, V4 – в V межреберье по левой среднеключичной линии, V5 – в V межреберье по левой передней подмышечной линии и V6 – в V межреберье по левой средней подмышечной линии.

Таким образом, сформировалась привычная для нас система электрокардиографических отведений. Однако иногда используются и дополнительные отведения, когда общепринятые отведения оказываются недостаточными. Необходимость в этом возникает, например, при аномальном расположении сердца, при регистрации некоторых нарушений сердечного ритма и т. п. В этом случае используются правые грудные отведения (симметричные по отношению к левым), высокие грудные отведения (расположенные на одно межреберье выше стандартных) и отведения V7-9, являющиеся как бы продолжением основных отведений. Для оценки электрической активности предсердий используют пищеводное отведение, когда один из электродов располагают в пищеводе. Кроме общепринятой системы отведений, используются также отведения по Небу, обозначаемые буквами D (dorsalis – спинальное), A (anterior – переднее) и I (inferior – нижнее).

Отведения по Небу являются двухполюсными. Они регистрируют разность потенциалов между двумя точками, расположенными на грудной стенке. Регистрируют 3 отведения по Небу, которые обозначают большими латинскими буквами D (Dorsalis), A (Anterior) и I (Inferior). Для их регистрации обычно используют электроды, применяемые для записи ЭКГ в стандартных отведениях. Провода отведений электрокардиографа маркируют различными цветами. Электрод, присоединяемый к правой руке, имеет красный цвет, к левой руке – желтый цвет. Зеленый электрод накладывают на левую ногу. Для регистрации отведений по Небу красный электрод ставят во второе межреберье справа от грудины, желтый электрод – на уровне отведения W (на уровне верхушки сердца по задней подмышечной линии) и зеленый электрод – на уровне V4 (у верхушки сердца). Запись ЭКГ ведется путем изменения положения переключателя отведений на кардиографе. Другие системы отведений (Лиана, Франка) в современной клинической практике практически не используются.

При использовании *двухполюсных (биполярных) отведений* электроды регистрируют разность потенциалов между двумя точками тела, потенциал каждой из которых меняется в течение сердечного цикла. Электроды по этой схеме накладываются на обе руки и левую ногу, образуя три так называемых стандартных отведения, обозначаемых римскими цифрами I, II, III (рис. 4.10).

I отведение: правая рука (—) — левая рука (+);

II отведение: правая рука (—) — левая нога (+);

III отведение: левая рука (—) — левая нога (+).

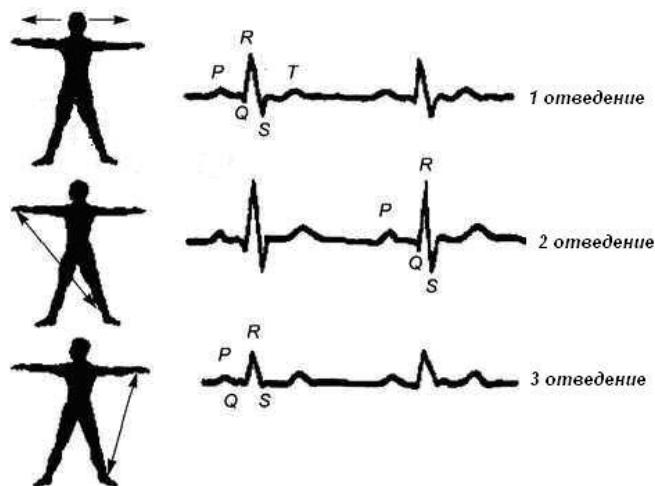


Рисунок 4.10 Двухполюсные (стандартные) отведения электрокардиограммы.

Концы стрелок соответствуют конечностям, соединяемым с кардиографом в I (вверху), II (посередине) и III (внизу) отведениях. Справа — левые конечности, слева — правые. В правой части — схематическое изображение электрокардиограммы в каждом из этих отведений.

Правую руку всегда соединяют с отрицательным, а левую ногу — с положительным полюсом прибора. Левую руку в I стандартном отведении соединяют с положительным полюсом, а в III стандартном — с отрицательным.

При регистрации ЭКГ в однополюсных (униполярных) отведениях один из электродов — активный — накладывают на участок тела с меняющимся электрическим потенциалом и подключают к положительному полюсу измерительного прибора. Потенциал второго электрода, называемого индифферентным, остается практически постоянным и условно принимается за нулевой. Этот электрод подключают к отрицательному полюсу измерительного прибора.

На теле человека трудно найти участок с постоянным электрическим потенциалом, поэтому для получения индифферентного электрода используют искусственные приемы. Один из них состоит в том, что соединяются вместе провода от трех электродов, наложенных на обе руки и левую ногу. Полученный таким способом условный электрод называют объединенным, а производимые с его помощью однополюсные отведения обозначают латинской буквой V (от англ. Voltage). Этот электрод применяют для регистрации однополюсных грудных отведений (V1—V6).

Другой способ получения индифферентного электрода используется при регистрации однополюсных отведений от конечностей. В этом случае его получают, соединя электроды только от двух конечностей — тех, на которых не находится активный электрод, и присоединяют к отрицательному полюсу прибора. Амплитуда ЭКГ при этом способе в 1,5 раза больше, чем в предыдущем случае. Поэтому эти однополюсные отведения от конечностей получили на-

звание «усиленных» и обозначаются символами aVR, aVL, aVF (от англ. augmented — усиленный, right — правый, left — левый, foot — нога).

При графической записи электрокардиограммы в любом отведении в каждом цикле отмечается совокупность характерных зубцов, которые принято обозначать буквами P, Q, R, S и T

По общепринятой концепции каждая клетка миокарда (сердечной мышцы) представляет собой маленький электрический генератор, который разряжается и заряжается при прохождении волны возбуждения. ЭКГ является отражением суммарной работы этих генераторов и показывает процессы распространения электрического импульса в сердце. В норме электрические импульсы автоматически генерируются в небольшой группе клеток, расположенных в предсердиях и называемых синоатриальным узлом (СА узел) (рис. 4.11).

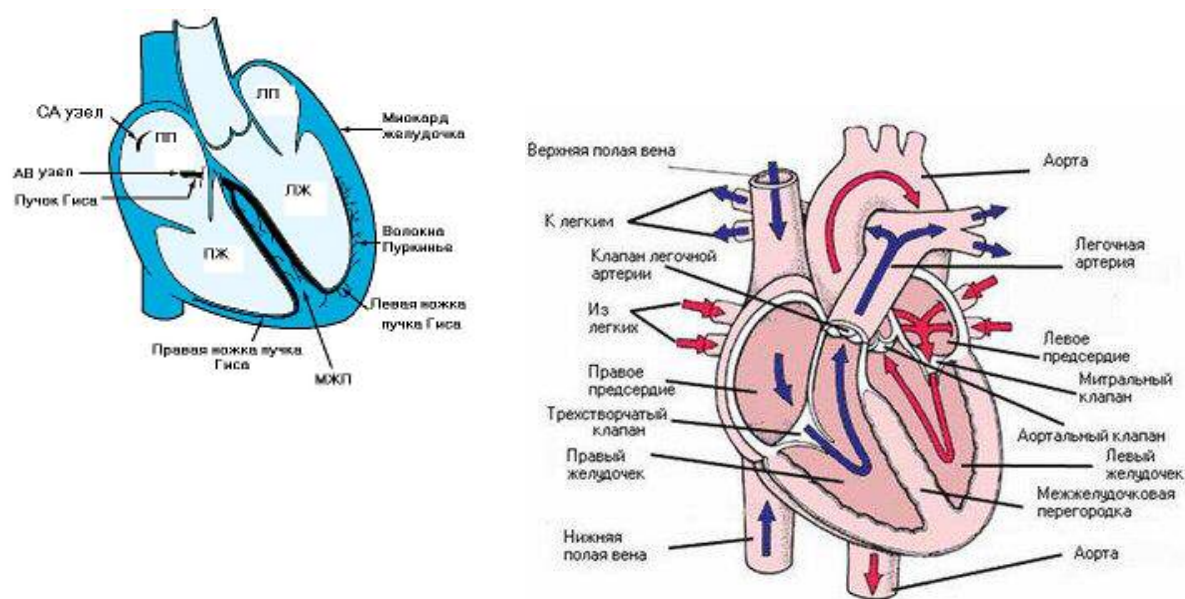


Рисунок 4.11 Строение сердца

На практике нормальный ритм сердца называется синусовым. Когда электрический импульс, возникая в синусовом узле, проходит по предсердиям на электрокардиограмме появляется зубец P (см. рис. 4.12).

Сердце работает на протяжении всей жизни человека. Оно перекачивает около 5-6 литров крови в минуту. Этот объем увеличивается, когда человек двигается, физически напрягается, и уменьшается во время отдыха.

Можно сказать, что сердце – это мышечный насос, который обеспечивает непрерывное движение крови по сосудам. Вместе сердце и сосуды составляют сердечно-сосудистую систему. Эта система состоит из большого и малого кругов кровообращения. Из левых отделов сердца кровь сначала движется по аорте, затем по крупным и мелким артериям, артериолам, капиллярам. В капиллярах кислород и другие необходимые организму вещества поступают в органы и ткани, а оттуда выводятся углекислый газ, продукты обмена. После этого кровь из артериальной превращается в венозную и опять начинает движение к сердцу. Сначала по венам, затем по более мелким и крупным венам. Через нижнюю и верхнюю полые вены кровь снова попадает в сердце, только уже в правое предсердие. Образуется большой круг кровообращения.

Венозная кровь из правых отделов сердца по легочным артериям направляется в легкие, где обогащается кислородом и снова возвращается в сердце.

Внутри сердце разделено перегородками на четыре камеры. Два предсердия разделены межпредсердной перегородкой на левое и правое предсердия. Левый и правый желудочки сердца разделены межжелудочковой перегородкой. В норме левые и правые отделы сердца абсолютно разделены. У предсердий и желудочков разные функции. В предсердиях накапливается кровь, поступающая в сердце. Когда объем этой крови достаточен, она проталкивается в желу-

дочки. А желудочки проталкивают кровь в артерии, по которым она движется по всему организму. Желудочкам приходится выполнять более тяжелую работу, поэтому мышечный слой в желудочках значительно толще, чем в предсердиях. Предсердия и желудочки с каждой стороны сердца соединяются предсердно-желудочковым отверстием. Кровь через сердце движется только в одном направлении. По большому кругу кровообращения из левой части сердца (левого предсердия и левого желудочка) в правую, а по малому из правой в левую. Правильное направление обеспечивает клапанный аппарат сердца:

- трехстворчатый
- легочный
- митральный
- аортальный клапаны.

Они открываются в нужный момент и закрываются, препятствуя кровотоку в обратном направлении. Далее импульс через атриовентрикулярный (АВ) узел распространяется на желудочки по пучку Гиса. Клетки АВ-узла обладают более медленной скоростью проведения и поэтому между зубцом Р и комплексом, отражающим возбуждение желудочков, имеется промежуток. Расстояние от начала зубца Р до начала зубца Q называется интервал PQ. Он отражает проведение между предсердиями и желудочками и в норме составляет 0,12-0,20 сек.

Затем электрический импульс распространяется по проводящей системе сердца, состоящей из правой и левой ножек пучка Гиса и волокон Пуркинье, на ткани правого и левого желудочка. На ЭКГ это отражается несколькими отрицательными и положительными зубцами, которые называются комплексом QRS. В норме длительность его составляет до 0,09 сек.

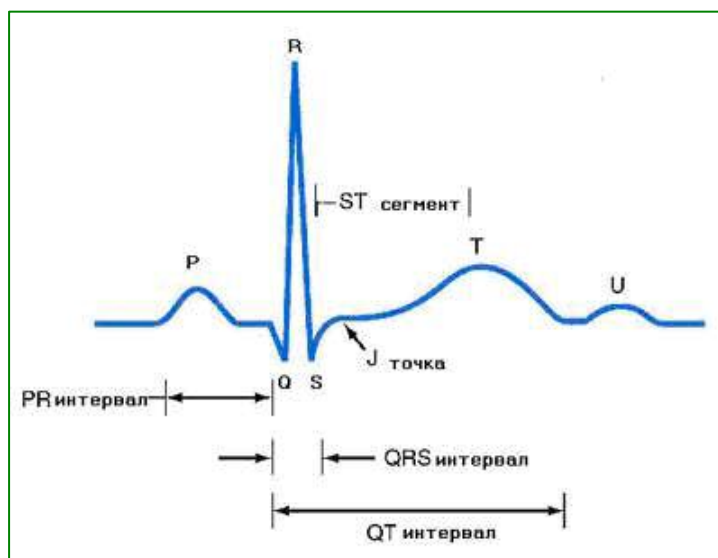


Рисунок 4.12 Типичный вид записи ЭКГ

Далее кривая вновь становится ровной, или как говорят врачи, находится на изолинии. Затем в сердце происходит процесс восстановления исходной электрической активности, называемый реполяризацией, что находит отражение на ЭКГ в виде зубца Т и иногда следующего за ним небольшого зубца U. Расстояние от начала зубца Q до конца зубца Т называется интервалом QT. Он отражает так называемую электрическую систолу желудочков

Полагаем, что зубец Р отражает процессы деполяризации в области предсердия, интервал Р—Q характеризует процесс распространения возбуждения в предсердиях и атриовентрикулярном узле, комплекс зубцов QRS — процессы деполяризации в желудочках, а сегмент S—Т и зубец Т—процессы реполяризации в желудочках. Таким образом, комплекс зубцов QRST характеризует распространение электрических процессов в миокарде или электрическую систолу. Важное диагностическое значение имеют временные и амплитудные характеристики со-



ставляющих электрокардиограммы. Во втором стандартном отведении в норме амплитуда зубца R составляет 0,8—1,2 мВ, а амплитуда Q не должна превышать 1/4 этой величины. Длительность интервала P—Q в норме составляет 0,12—0,20 с, комплекса QRS— не более 0,08 с, а сегмент S—T— 0,36—0,44 с.

## 5.4 Пульсография

Сфигмография – пульсография метод исследования гемодинамики и диагностики некоторых форм патологии сердечно-сосудистой системы, основанный на графической регистрации пульсовых колебаний стенки кровеносного сосуда.

Сфигмографию осуществляют с помощью специальных приставок к электрокардиографу или другому регистратору, позволяющих преобразовывать воспринимаемые приемником пульса механические колебания стенки сосуда (или сопутствующие им изменения электрической емкости либо оптических свойств исследуемого участка тела) в электрические сигналы, которые после предварительного усиления подаются на регистрирующее устройство. Записываемую кривую называют сфигмограммой (СГ). Существуют как контактные (накладываемые на кожу над пульсирующей артерией), так и бесконтактные, или дистанционные, приемники пульса. Последние обычно используют для регистрации венного пульса — флебосфигмографии.

Запись пульсовых колебаний сегмента конечности с помощью накладываемых по ее периметру пневматической манжеты или тензометрического датчика называют объемной сфигмографией.



Рисунок 4.13 Пульсограмма спортсмена

Сфигмография применяется как самостоятельный метод исследования или входит в состав других методик, например механокардиографии. Как самостоятельный метод используют для оценки состояния артериальных стенок (по скорости распространения пульсовой волны, амплитуде и форме сфигмограмм (СГ), иначе называемых – пульсограмм, диагностики некоторых заболеваний, в частности клапанных пороков сердца.

Артериальная сфигмограмма отражает колебания стенки артерии, связанные с изменениями давления в сосуде на протяжении каждого сердечного цикла. Выделяют центральный пульс, отражающий колебания давления в аорте (СГ сонных и подключичных артерий), и периферический пульс (СГ бедренной, плечевой, лучевой и других артерий).

## 5.5 Биологически активные точки (БАТ)

Электропунктура – одна из разновидностей рефлексотерапии, при которой воздействуют электрическим током на область точек акупунктуры. С этой целью на область (зону) точки аку-

пунктуры накладывают электроды и пропускают через них электрический ток. Электрический ток считается наиболее адекватным раздражителем для точек акупунктуры, которые отличаются рядом электрофизиологических особенностей.

Акупунктура (также иглорефлексотерапия, рефлексотерапия, иглотерапия - от лат. *acus* — игла и лат. *punctura* (*pungo, pungere*) — колоть, жалить) — направление в традиционной китайской медицине, в котором воздействие на организм осуществляется через определенные точки на теле.

Акупунктура практиковалась в Китае на протяжении 4500 тысяч лет. Однако распространение ее на Запад было относительно медленным, хотя и неуклонным.

Восточная медицина выделяет в организме человека двенадцать систем, которые выполняют 12 основных физиологических функций. Они носят название меридиан. Представления и понятия, лежащие в теоретическом основании акупунктуры — учения о меридианах инь и ян, и о пяти (восьми) элементах, о жизненной энергии ци и её движении по меридианам

Каждый меридиан называется соответственно органу, который определяет его функцию. В расширенном представлении о меридиане и точках на нем формируется учение «о проецировании всех органов» организма человека. В соответствии с теорией Инь-Ян, меридианы образуют 6 пар. Таким образом, существует 6 иньских меридиан и 6 янских. Парность меридианов выделяет общую идею симметричности мировых объектов и понятий связанных с ними. Например, основываясь на современных понятиях о физической картине мира можно говорить о электроне, обладающим отрицательным зарядом и позитроне – обладающим положительным зарядом. Эти парные элементы уравнивают общий заряд ядра атома. Развивая эти пред-

ставления акупунктура создает свою философию организации сложных биологических систем, например, организма человека. Опираясь одними и теми же БАТ формируются как диагностические суждения, так и постулируются методы терапевтического воздействия с целью нормализации работы отдельных органов или подсистем организма.

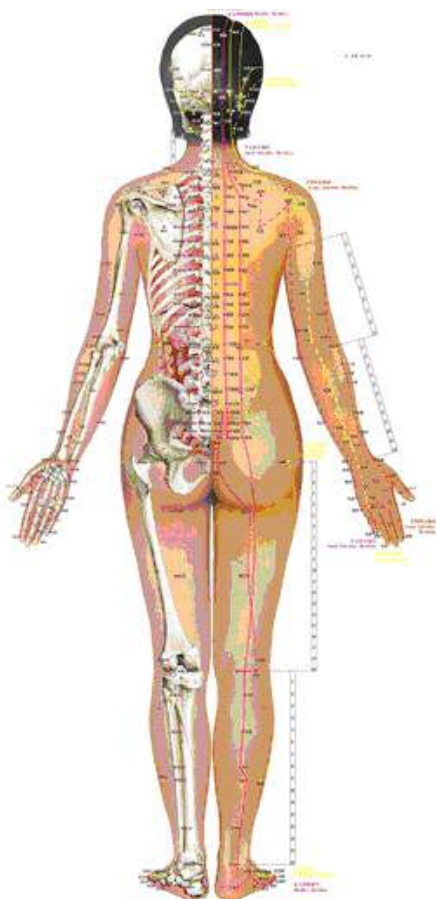
**Иньские меридианы** соответствуют органам, которые выполняют функции наполнения, сохранения и переработки веществ и энергий в организме. Это наполненные органы: лёгкие, селезёнка, сердце, почки, перикард и печень.

**Янскими меридианами** соответствуют полые органы, которые выполняют функции обмена веществ, выделения (выведения). Это толстая кишка, желудок, тонкая кишка, мочевой пузырь, три обогревателя, желчный пузырь.

Человеческое тело имеет особую систему каналов, соединяющих поверхностное с внутренним и верхние части тела с нижними и связывающих все полые и плотные органы. Каналы не являются ни кровеносными сосудами, ни нервами.

Термин "меридиан" означает маршрут или канал. Эти каналы являются трудопроводами энергии Ци. Они образуют линии, идущие по всему телу человека, соединяя его различные части, превращают его в органичное единство. Каналы, соединяющиеся с полыми органами Ян,

идут вдоль внешних поверхностей тела и называются Ян-каналами. Каналы, соединяющиеся с наполненными органами Инь, идут вдоль внутренних поверхностей тела и называются Инь-каналами.



Учение о меридианах играет важную роль в лечении с использованием китайских лекарственных средств, в китайском массаже, но главное – является основой акупунктуры.

Система меридианов состоит из главных меридианов и побочных сосудов. Они распределены по всему телу и являются путями прохождения Ци, крови и соков тела. Понятие «кровь» в китайской медицине почти идентично понятию «кровь» в западной.

Кровь – это субстанция, поддерживающая функции и жизнь организма. Движение крови осуществляется за счет энергии Ци и насосной функции сердца. Соки тела - это все нормальные жидкости организма: желудочный сок, кишечный сок, слезы, пот, ликвор и др.

Образование жидкостей, их транспортировка и выделение – сложный процесс, который зависит от хорошей работы многих органов.

Кровь и жидкости выполняют похожие функции, связанные с питанием и увлажнением организма. Они имеют один источник происхождения – переработанная пища. При поражении крови (большой кровопотере) наблюдается недостаток жидкости, а при большой потере жидкости возникает «сухость» крови. Несмотря на схоластику представленных воззрений современная медицинская практика активно изучает возможности использования этих методов.

Энергия Ци, кровь и жидкости взаимозависимы и функционально связаны между собой. Выделяют двенадцать классических меридианов, восемь необычных меридианов и побочные сосуды. Меридианы соединяют внутренние органы с внешними отверстиями тела, с кожей, волосами, сухожилиями, мышцами и костями, образуя единое целое человеческого организма. Болезни внутренних органов, которые находят отражение через систему меридианов, имеют совершенно определенные симптомы. При лекарственной терапии учитывается «вхождение» медикамента в меридиан. Так, лекарственное растение эфедра «входит» в меридианы легкого и мочевого пузыря, вызывает потогонное действие, смягчает астму и способствует выделению воды через мочевой пузырь.

*Характеристики основных 12 меридианов*

### 1. МЕРИДИАН ЛЕГКИХ

Меридиан легких контролирует уровень обмена веществ и дыхания. Патологическое изменение в легких влияет на функциональное состояние кожи, волос и потовых желез (их хорошее состояние во многом зависит от нормального функционирования системы легких). Меридиан контролирует носоглотку, гортань, миндалины, трахею и бронхи, функции которых тесно взаимосвязаны. Ухудшение функции дыхания в легких часто приводит к ухудшению функции носового дыхания.

Показания к воздействию на меридиан легких - это заболевания носоглотки, трахеи, бронхов, легких, заболевания лица, боли в верхних конечностях, экзема, аллергические высыпания и другие кожные заболевания.

### 2. МЕРИДИАН ТОЛСТОЙ КИШКИ

Основная функция - выведение отходов наружу. Образует пару с меридианом легких и тесно связан с ними. Так, запоры зачастую сопровождаются чувством стеснения в груди и дискомфортом. Кроме того, эти два органа - легкие и толстая кишка - непосредственно связаны с наружной средой.

Показания к воздействию на меридиан толстой кишки: заболевания толстой кишки и желудка, болезни слизистых оболочек и кожи, заболевания легких, лихорадочные заболевания, гипертония, болезни сердца, болевые синдромы туловища, боли в области рта (язык, зубы, миндалины) и области лица (нос, уши).

### 3. МЕРИДИАН ЖЕЛУДКА

Основная функция - прием и переработка пищи. Желудок и селезенка образуют тесную связь. Меридиан оказывает влияние на внутренние органы вообще и особенно на желудок, контроли-

руя при этом его секрецию. Желудок как орган является центром энергетической системы человека, который получает энергию из пищи и распределяет ее по всему организму. От его состояния во многом зависит жизненный тонус и здоровье остальных органов. В меридиане желудка образуется защитная энергия, которая предохраняет организм человека от внешних воздействий.

Воздействие на меридиан во многом зависит от места расположения точек на нем. Находящиеся на голове точки нормализуют кровообращение органов чувств и слизистую полости рта. Лечат невралгию и спазмы мышц лица. Точки меридиана желудка в области шеи воздействуют на гортань и верхние дыхательные пути. Точки в области грудной клетки воздействуют на легкие и бронхи. Точки в области груди и живота лечат гастрит и энтериит. Точки на ногах нарушение кровообращения не только на ногах, но и в области шеи и головы (головные боли и заболевания глаз).

#### 4. МЕРИДИАН СЕЛЕЗЁНКИ - ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Меридиан селезёнки контролирует продвижение и переваривание пищи в кишечнике и желудке, а также всасывание питательных веществ. Если эти функции нарушены, то возникает вздутие живота, диспепсия, что приводит к понижению общего тонуса и атрофии скелетной мускулатуры. В селезенке образуются глобулины. Она также оказывает влияние на активность системы гипоталамус-гипофиз-кора надпочечников - общий тонус-интеллект, мышление, воображение. Регулирует и управляет составом и очисткой крови, активно участвует в кроветворении, оказывает влияние на систему свёртываемости крови. Регулирует водный обмен в организме. Нарушение функции меридиана селезёнки может привести к развитию отеков.

Воздействие на меридиан показано при развитии послеоперационного отека легких, после операции на органах брюшной полости. Селезёнка вместе с печенью отвечает за состояние мышц.

#### 5. МЕРИДИАН СЕРДЦА

Меридиан сердца определяет функциональное состояние сердца, системы кровообращения (сосудистый тонус). Под контролем меридиана находятся сознание, умственная активность, ощущения и эмоции. Человек бодр и жизнерадостен, пока у него здоровое сердце. Ухудшение его работы ведет к раздражительности, вялости, малой активности, нерешительности, различным страхам, возникает состояние тревоги и грусти.

Показания: эмоционально-стрессовые нарушения, неврозы, депрессии, обмороки, головокружения, функциональные нарушения сердечно-сосудистой системы, страх, тревога, грусть. Воздействие на меридиан сердца приводит к успокоению сердца и улучшению душевного состояния человека.

#### 6. МЕРИДИАН ТОНКОЙ КИШКИ

Принимает переваренную в желудке пищу и всасывает питательные вещества и жидкости. Меридиан тонкой кишки и меридиан сердца образуют пару Инь-Ян. При заболевании сердца поражается и тонкий кишечник. Поэтому необходимо лечить оба меридиана. Например, при операции на тонком кишечнике эффективно воздействие на меридиан сердца. Тесной связью с меридианом сердца объясняется также эффективность воздействия на меридиан тонкой кишки при состояниях возбуждения, связанных с нервной системой.

Левая ветвь меридиана действует на тонкий кишечник, а правая - дополнительно и на 12-перстную кишку. Местное воздействие на меридиан эффективно при головной боли, боли в заднебоковой части шеи, в плечевом поясе и локтях, а также при шуме в ушах, вызванных патологией внутреннего уха.

#### 7. МЕРИДИАН МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ

Меридиан мочевого пузыря играет роль регулятора деятельности почек и контролирует мочеиспускание. Воздействие эффективно при болезненных и спастических состояниях (головная боль, люмбаго, судороги икроножных мышц).

Показания: хронические кожные заболевания (экземы, дерматиты, псориаз), нарушения в центральной нервной системе (головной и спинной мозг), радикулит, головная боль, нарушение мозгового кровообращения, боли в области шеи, спины, поясницы и мышц ног. Воздействие на точки «согласия», расположенные на меридиане вдоль позвоночника, оказывает регулирующее влияние на функции любого органа.

## 8. МЕРИДИАН ПОЧЕК

В древних трактатах почкам уделяется особое место. Повидимому, имеется в виду комплекс почки-надпочечники, тесно связанные воедино. Меридиан почек является хранилищем "сущностной" энергии, которая определяет энергетические ресурсы организма. Считается, что эту энергию человек получает в момент рождения, и от ее запасов зависит резерв его жизненных сил. Таким образом, меридиан почек содержит питательные вещества, которые являются основой активности внутренних органов и систем, а энергия самих почек - основа роста, развития и размножения.

После длительных болезней и серьезных операций больные зачастую жалуются на появление раздражительности, неприятные зрительные ощущения, бессонницу, потливость ночью и т.д. Это следствие недостаточности энергии почек. Почки - корни жизни. Они контролируют также костную ткань, функцию костного мозга, рост, развитие и восстановление костей.

Почки контролируют жидкости тела и при их патологии развиваются отеки, полиурия, недержание мочи и т.д. Почки держат под своим контролем черты характера, такие, как решительность, воля, а также половую активность. При патологии почек половая активность резко падает. Почки тесно связаны с ухом. При пониженном слухе, шуме в ушах, глухоте в сочетании со слабостью выздоровление наступает только после укрепления почек.

Показания: застойные явления в грудной клетке при бронхиальной астме, состояния, подобные грудной жабе; менструальные нарушения и патология мочеполовой сферы; гипертонические и гипотонические состояния; запор, отрыжка, метеоризм, диспепсия, рвота; нижние точки меридиана почек эффективны при неврастении и эпилепсии; нарушение функции почек, матки, ее придатков, желчного пузыря и глотки; нарушение мочеполовой сферы, функции надпочечников и сексуальные нарушения.

## 9. МЕРИДИАН ПЕРИКАРДА

Основная функция - защита сердца и оказание ему дополнительной помощи. Физиологические функции и патология перикарда влияют на сердце. Меридиан не представляет собой какой-либо орган, а является представителем функционального круга и по своему действию на некоторые органы имеет сходство с меридианом сердца. Но меридиан перикарда имеет более широкий диапазон влияния на кровообращение. Оказывает преимущественное влияние на парасимпатическую нервную систему. В связи с этим воздействие на меридиан перикарда используется при застойных явлениях, недостаточности кровообращения, нарушении кровообращения в грудной, брюшной полости и в мочеполовой системе. Иногда этот меридиан называют сердечно-сосудистосексуальным. Воздействуя на точки 4-9 этого меридиана, можно оказать влияние на психоэмоциональную сферу.

Меридиан влияет на общую массу циркулирующей крови и обмен веществ, а также на органы внутренней секреции.

## 10. МЕРИДИАН ТРИ ОБОГРЕВАТЕЛЯ

Меридиан не относится к какому-либо одному органу. Это целая функциональная система, включающая в себя три полости, три функциональные единицы. Верхняя полость включает туловище и грудную клетку до диафрагмы (системы дыхания и кровообращения). Средняя полость - от диафрагмы до пупка, органы пищеварения, желудок, селезенка.

Нижняя полость - пространство ниже пупка, почки, мочевого пузыря, мочеполовые органы. Меридиан координирует и регулирует различные процессы и функции внутренних органов, относящихся к системе Ян, и образует Инь - Янскую пару с меридианом перикарда, в котором представлены те же самые функциональные круги, но с преобладанием системы Инь. Меридиан трех обогревателей, в противоположность меридиану перикарда, оказывает влияние на спастические и болевые синдромы. Топографические особенности хода меридиана вокруг уха, в области глаз, лица дают возможность воздействовать на тугоухость, боль в глазах и на зубную боль. Точки на руках и в области плечевого пояса эффективны при заболеваниях конечностей. Если меридиан перикарда значительно влияет на психические нарушения и имеет связь с внутренней секрецией, то меридиан трех обогревателей больше влияет на состояние повышенной возбудимости, регулирует симпатическую нервную систему, что выражается воздействием на гладкую мускулатуру и нервную регуляцию сосудистого тонуса. Сосудистые спазмы, гипер- и гипотонические состояния, некоторые симптомы при склерозе сосудов, а также состояния сильного возбуждения, чрезмерного напряжения воли и интеллекта удаётся снять, воздействуя на этот меридиан.

### 11. МЕРИДИАН ЖЕЛЧНОГО ПУЗЫРЯ

Меридиан желчного пузыря находится в тесной связи с меридианом печени. Их функциональные состояния взаимосвязаны. Меридиан используется при различных болевых синдромах. Большое число точек на голове дает возможность воздействовать на головную боль в лобно-височной области.

Мигрень, лицевая боль, некоторые воспалительные заболевания уха, глаз, придаточных пазух носа также лечатся воздействием на меридиан желчного пузыря. Воздействие показано при других болевых синдромах, таких, как межреберная невралгия, люмбаго, ишиас, артриты, особенно голеностопного, коленного и тазобедренного суставов, а также заболеваниях желчного пузыря и отводящих желчных протоков.

### 12. МЕРИДИАН ПЕЧЕНИ

Печень обладает свойством усиления функций организма. Она занимает ведущее место в обеспечении обмена веществ, являясь «биохимической лабораторией» организма. Правильный обмен веществ способствует росту, постоянному самообновлению организма. Печень является кровяным депо, выполняя функцию хранения, регуляции количества крови. Регулирует состав крови, систему сворачиваемости крови, вырабатывает биологически активные вещества. Эмоция сильного гнева ранит печень. При этом усиленно выделяется в кровь адреналин, что сопровождается выбросом крови из кровяного депо. Результат - нарушение функции сохранения крови в печени, поэтому воздействие на точки меридиана печени эффективно при маточных кровотечениях. С другой стороны, при заболевании печени характерно состояние гневной раздражительности. Целый ряд мозговых синдромов связан с заболеванием печени. Вследствие увеличения количества азотистых продуктов обмена, не подвергающихся в печени обезвреживанию и поступающих в больших количествах в кровь, а также нарушения обмена микроэлементов в организме, печеночная интоксикация ведет к раздражительности, бессоннице, бреду и т.д.

Двигательный аппарат также находится в ведении печени. Печень контролирует мышцы и сухожилия. Это понятно, учитывая роль печени в энергетическом, углеводном и белковом обмене в мышечной и сухожильной ткани. При поражении печени могут появляться мышечные заболевания - спазмы, судороги и т.д.

Глаза - зеркало печени. Заболевания печени сопровождаются изменениями склеры, покраснением глаз, ухудшением зрения. Покраснение глаз это огонь печени, который надо потушить. Печень регулирует иммунные процессы. Нарушения в печени часто вызывают различные аллергические и аутоиммунные заболевания

В акупунктуре широко используются методы диагностики и терапии. И в том и другом случае применяются специальные методики и аппаратура. В акупунктурной диагностике применяются приборы по измерению сопротивления в точках БАТ. Согласно канон китайской ме-

дицины на каждом меридиане находится по восемь информационных точек, «снятие» информации которых позволяет формировать диагностические суждения о состоянии внутренних органов, функциональных подсистем и всего организма в целом. Информационные точки БАТ могут использоваться и при терапевтических процедурах, осуществляемых посредством различных методик.

В качестве активных электродов, помещаемых на точку (БАТ), применяется стержневой электрод диаметром 1-3 мм, помещенный на рукоятке из диэлектрика, с пружинным устройством, позволяющим регулировать давление на кожу. Часто используются и обычные круглые пластинчатые электроды диаметром 5-10 мм, наклеиваемые на кожу или фиксируемые на ней другими способами. Пассивным электродом служит широкая пластинка (10-20 см<sup>2</sup>), прикрепляемая обычно на ладонной стороне кисти или на предплечье. Одним из основателей акупунктурой диагностики Ф.Г. Портновым предложена специальная насадка, в капилляр которой введена турунда. Пластина – электрод может смачиваться раствором лекарственного вещества, что позволяет проводить не только электропунктуру, но и лекарственный микро электрофорез. Предложены для этого метода закругленные и остроконечные электроды, поверхность которых часто покрывают для лучшей электропроводимости серебром.

Для воздействия на точки акупунктуры используют гальванический или импульсный (чаще низкочастотный) ток различной формы, реже – переменные токи. Источником токов, используемых для электро рефлексотерапии, служат аппараты типа «Аксон-01», «Светлана РТ-05», «Рефлекс-03», «ЭЛАП-1», «ЭЛФОР» и др.

С целью стимуляции акупунктурой точки проводят воздействие катодом (отрицательным полюсом), а тормозной эффект достигается наложением на точки акупунктуры анода. Используют и другие приемы воздействия (со сменой полярности, введение соответствующих лекарств и т.д.). Сила тока зависит от локализации и глубины залегания точки. Для точек головы, рук и плечевого пояса используется ток силой 50-70 мкА. Для глубоко расположенных точек максимально допустимый ток равен 500 мкА. Продолжительность воздействия на точку акупунктуры составляет при тормозной методике 60-120 с, при тонизирующей – 30-40 с. Во время одной процедуры воздействуют на 6-8 точек акупунктуры. Суммарное время воздействия при использовании постоянного тока ограничивают 3-5 мин, при применении импульсных токов оно может составлять 15-20 и более минут. Курс лечения состоит из 6-10 процедур. Точки для воздействия при электропунктуре подбирают как по обычным принципам иглотерапии, так и с учетом электрических, температурных и других параметров точек. Наибольшее распространение сегодня получили методы, основанные на электропунктурной диагностике (по Р. Фоллю, Дж. Накатани и др.). При них после электропунктурной диагностики, позволяющей установить энергетический баланс и энергетическое состояние меридианов у пациента, воздействуют на соответствующие акупунктурные точки электрическим током (чаще низкочастотными импульсами тока).

Электропунктура способствует восстановлению (нормализации) нарушенных взаимоотношений в организме и электрофизиологических показателей точек БАТ, а основными лечебными эффектами считаются анальгетический и спазмолитический. Электропунктуру предпочитают использовать у детей и у больных с хроническими заболеваниями.

К методам электропунктуры могут быть отнесены также пунктурная дарсонвализация<sup>21</sup>, биорегулируемая электростимуляция<sup>22</sup>, ультратонопунктура<sup>23</sup>, КВЧ-пунктура<sup>24</sup>, которые получают развитие в последние годы.

---

<sup>21</sup> Дарсонвализация — физиотерапевтическое воздействие на поверхностные ткани и слизистые оболочки организма импульсными токами высокой частоты

<sup>22</sup> Электростимуляция - метод лечебного воздействия импульсными токами

<sup>23</sup> Ультратонопунктура - методы рефлексотерапии помимо воздействия на сравнительно большие по площади зоны, включают воздействие различными физическими факторами на биологически активные точки или точки акупунктуры (ТА), традиционно используемые в классической иглотерапии. К таким методам относятся электропунктура, магнитопунктура

<sup>24</sup> КВЧ-терапия называемая миллиметровая терапия (МТ) – воздействие высокочастотным излучением.

## Глава 6. Сенсорные системы

### 6.1 Биофизика сенсорных систем

Сенсорные системы человека являются частью его нервной системы, способной воспринимать внешнюю для мозга информацию, передавать ее в мозг и анализировать. Получение информации от окружающей среды и собственного тела является обязательным и необходимым условием существования человека. Термин «сенсорные (лат. *sensus* — чувство) системы» сменил название «органы чувств», сохранившееся только для обозначения анатомически обособленных периферических отделов некоторых сенсорных систем (как, например, глаз или ухо).

В отечественной литературе в качестве синонима сенсорной системы применяется предложенное И. П. Павловым<sup>25</sup> понятие «анализатор», указывающее на функцию сенсорной системы. Обращение к проблеме восприятия внешних факторов живыми организмами всесторонне рассматривается с позиции кибернетики и бионики. Наиболее значимые работы в этом направлении в прошлом проводились П.К. Анохиным<sup>26</sup>, В.М. Ахутиным<sup>27</sup>

Все сенсорные системы состоят из периферических рецепторов, проводящих путей и переключаемых ядер, первичных проекционных областей коры и вторичной сенсорной коры. Сенсорные системы организованы иерархически, т. е. включают несколько уровней последовательной переработки информации. Низший уровень такой переработки обеспечивают первичные сенсорные нейроны, которые расположены в специализированных органах чувств или в чувствительных ганглиях и предназначены для проведения возбуждения от периферических рецепторов в центральную нервную систему. Периферические рецепторы — это чувствительные высокоспециализированные образования, способные воспринять, трансформировать и передать энергию внешнего стимула первичным сенсорным нейронам.

Нейрон является основным элементом формирования и поддержки информационных потоков. Набор нейронов формирует нейронную сеть, способную хранить большой объем информации. Это основная структурно функциональная единица нервной системы; нейрон генерирует, воспринимает и передает нервные импульсы, передавая таким образом информацию от одной части тела к другой.

Нейрон (от др.-греч. νεύρον — волокно, нерв) — это структурно-функциональная единица нервной системы и элементом клеточной структуры мозга.

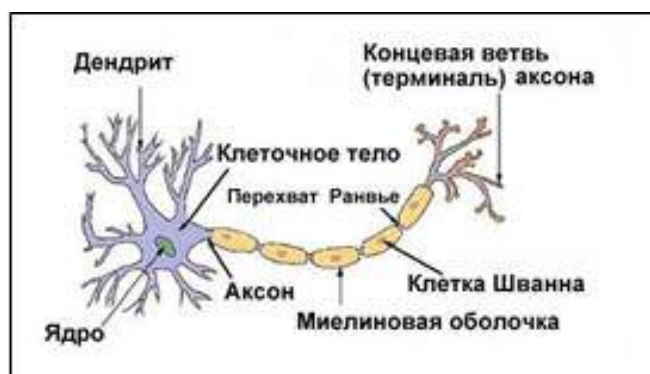


Рисунок 6.1 Структура нейрона

<sup>25</sup> Павлов И.П. (1849 - 1936) — один из авторитетнейших учёных России, физиолог, создатель науки о высшей нервной деятельности и представлений о процессах регуляции

<sup>26</sup> Анохин П.К. (1898 – 1974 ) — советский физиолог, создатель теории функциональных систем, академик АМН СССР

<sup>27</sup> Ахутин В.М. (1924 – 2005) учёный, основоположник отечественной концепции биотехнических систем



Нейрон в своем строении имеет много общих черт с другими клетками биоткани: тело нейрона окружено плазматической мембраной, внутри которой находится цитоплазма, ядро и другие составляющие клетки. Однако нервная клетка существенно отличается от иных по своему функциональному назначению. Нейрон выполняет прием, элементарное преобразование и дальнейшую передачу информации другим нейронам. Информация переносится в виде импульсов нервной активности, имеющих электрохимическую природу.

Нейрон состоит из тела диаметром от 3 до 130 мкм, содержащего ядро (с большим количеством ядерных пор) и органеллы (в том числе сильно развитый шероховатый ЭПР с активными рибосомами, аппарат Гольджи), а также из отростков.

Выделяют два вида отростков: дендриты и аксоны. Нейрон имеет развитый и сложный цитоскелет, проникающий в его отростки. Цитоскелет поддерживает форму клетки, его нити служат «рельсами» для транспорта органелл и упакованных в мембранные пузырьки веществ (например, нейромедиаторов). Цитоскелет нейрона состоит из фибрилл разного диаметра: Микротрубочки ( $D = 20-30$  нм) — состоят из белка тубулина и тянутся от нейрона по аксону, вплоть до нервных окончаний.

Нейрофиламенты ( $D = 10$  нм) — вместе с микротрубочками обеспечивают внутриклеточный транспорт веществ. Микрофиламенты ( $D = 5$  нм) — состоят из белков актина и миозина, особенно выражены в растущих нервных отростках и в нейроглии. В теле нейрона выявляется развитый синтетический аппарат, гранулярная ЭПС нейрона окрашивается базофильно и известна под названием «тигроид». Тигроид проникает в начальные отделы дендритов, но располагается на заметном расстоянии от начала аксона, что служит гистологическим признаком аксона.

Различается антероградный (от тела) и ретроградный (к телу) аксонный транспорт.

**Аксон** — обычно длинный отросток, приспособленный для проведения возбуждения от тела нейрона.

**Дендриты** — как правило, короткие и сильно разветвлённые отростки, служащие главным местом образования влияющих на нейрон возбуждающих и тормозных синапсов (разные нейроны имеют различное соотношение длины аксона и дендритов). Нейрон может иметь несколько дендритов и обычно только один аксон. Один нейрон может иметь связи со многими (до 20-и тысяч) другими нейронами. Дендриты делятся дихотомически, аксоны же дают коллатерали. В узлах ветвления обычно сосредоточены митохондрии.

Дендриты не имеют миелиновой оболочки, аксоны же могут её иметь. Местом генерации возбуждения у большинства нейронов является **аксонный холмик** — образование в месте отхождения аксона от тела. У всех нейронов эта зона называется триггерной.

Нейрон, служащий местом возникновения (генерации) распространяющихся биоэлектрических потенциалов. Для их передачи служит длинный отросток — аксон, или осевой цилиндр, покрытый электровозбудимой проводящей мембраной. Достигнув концевых участков аксона, импульс нервный возбуждает секреторную мембрану, вследствие чего из нервных окончаний секретуруется физиологически активное вещество — медиатор или нейрогормон.

Синапсы выполняют функцию усилителей нервных сигналов на пути их следования. Эффект достигается тем, что один относительно маломощный электрический импульс освобождает сотни тысяч молекул медиатора, заключенных до того во многих *синаптических пузырьках*. Залп молекул медиатора синхронно действует на небольшой участок управляемого нейрона, где сосредоточены постсинаптические рецепторы — специализированные белки, которые преобразуют сигнал теперь уже из химической формы в электрическую.

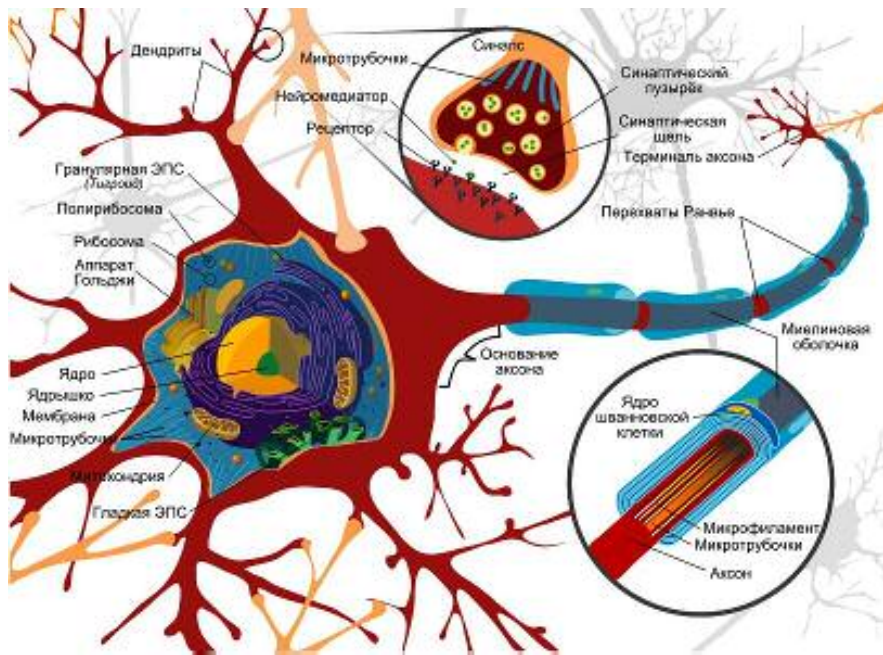


Рисунок 6.2 Общая схема расположения элементов нейрона

Синаптическая передача осуществляется последовательностью двух пространственно разобщенных процессов: пресинаптического по одну сторону синаптической щели и постсинаптического по другую. Молекулы медиатора достаточно быстро диффундируют через синаптическую щель и возбуждают в управляемой клетке (другом нейроне, мышечном волокне, некоторых клетках внутренних органов) ответный электрический сигнал. В роли медиатора выступает около десятка различных низкомолекулярных веществ

Синапсы — удобный объект регулирования потоков информации. Уровень усиления сигнала при его передаче через синапс можно легко увеличить или уменьшить, изменяя количество освобождаемого медиатора, вплоть до полного запрета на передачу информации. Теоретически это можно осуществить путем направленного воздействия на любой из этапов высвобождения медиатора.

**Синапс** (греч. σύναψις, от συνάπτειν — обнимать, обхватывать, пожимать руку) — место контакта между двумя нейронами или между нейроном и получающей сигнал эффекторной клеткой.

#### *Классификация нейронов*

**Безаксонные нейроны** — небольшие клетки, сгруппированы вблизи спинного мозга в межпозвоночных ганглиях, не имеющие анатомических признаков разделения отростков на дендриты и аксоны. Все отростки у клетки очень похожи. Функциональное назначение безаксонных нейронов слабо изучено.

**Униполярные нейроны** — нейроны с одним отростком, присутствуют, например в сенсорном ядре тройничного нерва в среднем мозге.

**Биполярные нейроны** — нейроны, имеющие один аксон и один дендрит, расположенные в специализированных сенсорных органах — сетчатке глаза, обонятельном эпителии и луковиче, слуховом и вестибулярном ганглиях.

**Мультиполярные нейроны** — нейроны с одним аксоном и несколькими дендритами. Данный вид нервных клеток преобладает в центральной нервной системе.

**Псевдоуниполярные нейроны** — являются уникальными в своём роде. От тела отходит один отросток, который сразу же Т-образно делится. Весь этот единый тракт покрыт миелиновой

оболочкой и структурно представляет собой аксон, хотя по одной из ветвей возбуждение идёт не от, а к телу нейрона. Структурно дендритами являются разветвления на конце этого (периферического) отростка. Триггерной зоной является начало этого разветвления (то есть находится вне тела клетки). Такие нейроны встречаются в спинальных ганглиях.

Рассмотрим участок нейрона – перехват Ранвье. **Потенциал действия** — волна возбуждения, перемещающаяся по мембране живой клетки в процессе передачи нервного сигнала. По сути своей представляет электрический разряд — быстрое кратковременное изменение потенциала на небольшом участке мембраны возбудимой клетки (нейрона, мышечного волокна), в результате которого наружная поверхность этого участка становится отрицательно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны, тогда как его внутренняя поверхность становится положительно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны. Потенциал действия является физической основой нервного или мышечного импульса, играющего сигнальную (регуляторную) роль.

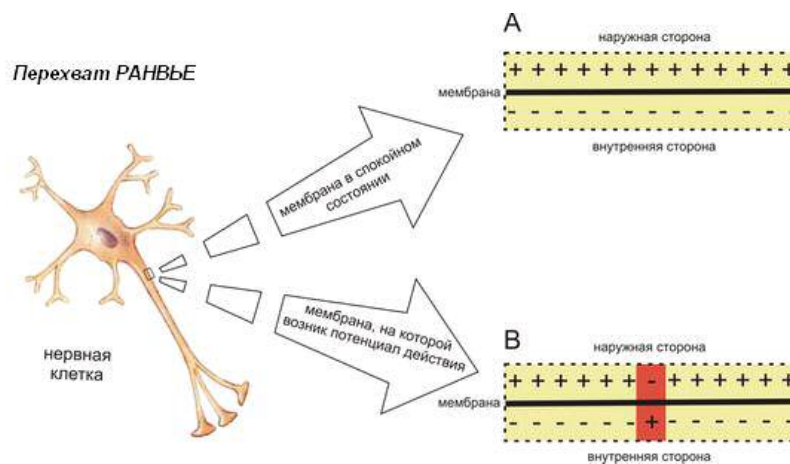


Рисунок 6.3 Схема образования эффекта триггера

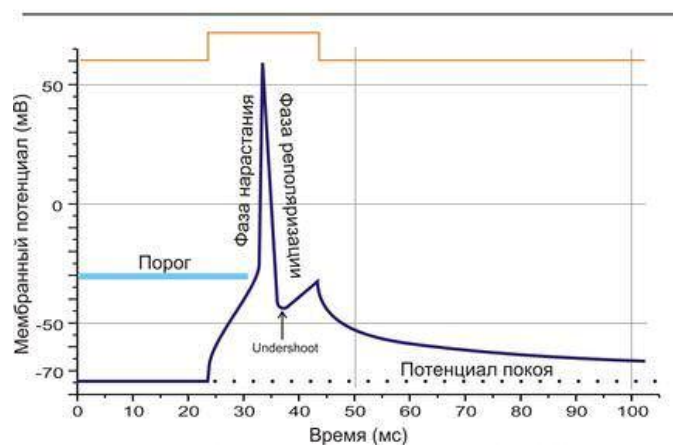


Рисунок 6.4 Эффект «переключения» на нейроне

Триггер – устройство, предназначенное для счета импульсов. У триггера имеется только один вход. После поступления на этот вход импульса, состояние триггера меняется на противоположное.

Временная диаграмма Т триггера приведена на рис.6.5. При построении этой временной диаграммы используется триггер, работающий по заднему фронту синхронизирующего сигнала.

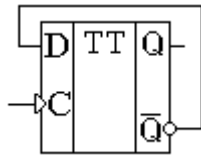


Рисунок 6.5 Схема Т триггера на логическом элементе.

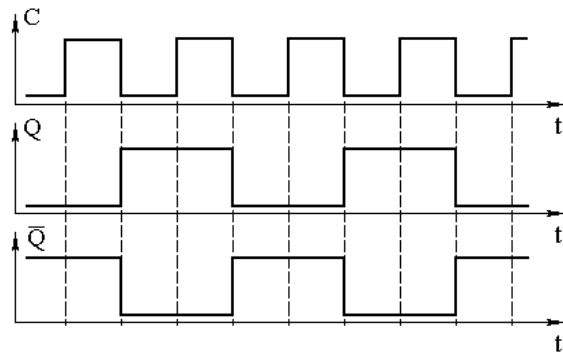


Рисунок 6.6 Временные диаграммы Т триггера

Рассмотрим Т – триггер. Т — триггер называют счетным триггером, или - счетчиком до двух, или делителем на 2 — так как он делит входную частоту на 2.

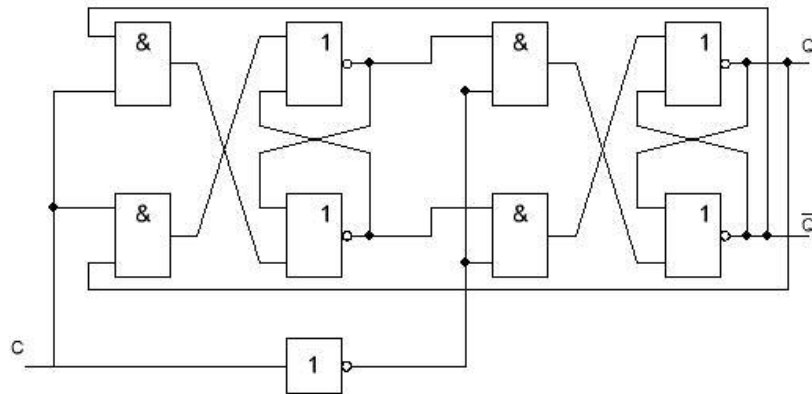
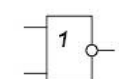


Рисунок 6.7 Схема асинхронного триггера на логических элементах

	Логический элемент Шеффера <sup>28</sup> (И - НЕ)
--	---

	Логический элемент Пирса <sup>29</sup> (ИЛИ - НЕ)
---	---

Асинхронный Т-триггер не имеет входа разрешения переключения Т, поэтому переключение триггера в противоположное состояние происходит при **изменении логического уровня** на входе С.

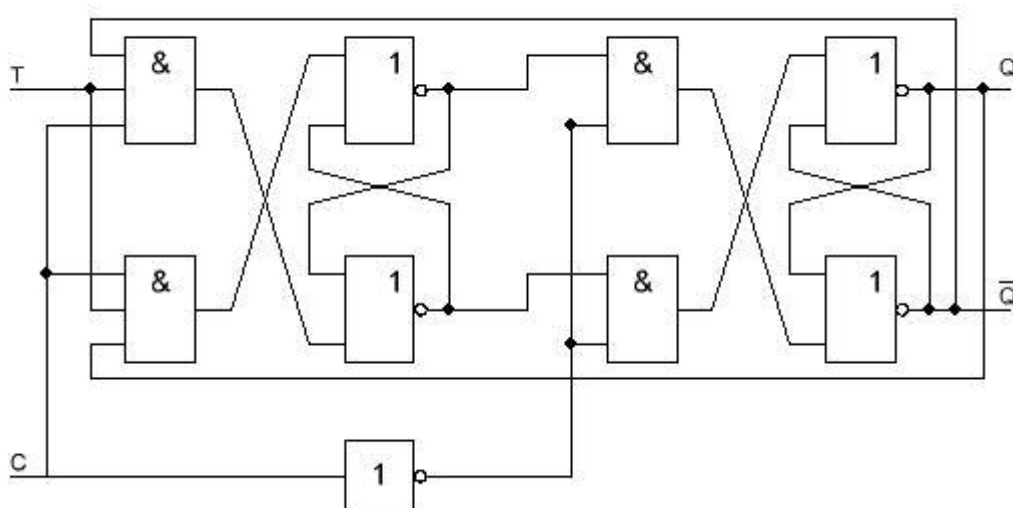


Рисунок 6.8 Схема синхронного триггера на логических элементах

В синхронном триггере присутствует вход разрешения счета. Логика работы следующая. При уровне логической единицы на входе Т при каждом импульсе на входе С триггер меняет свое состояние на противоположное. При уровне логического нуля на входе Т сигналы на входе С не учитываются.

### Функциональная классификация нейронов

По положению в рефлекторной дуге различают афферентные нейроны (чувствительные нейроны), эфферентные нейроны (часть из них называется двигательными нейронами, иногда это не очень точное название распространяется на всю группу эфферентов) и интернейроны (вставочные нейроны).

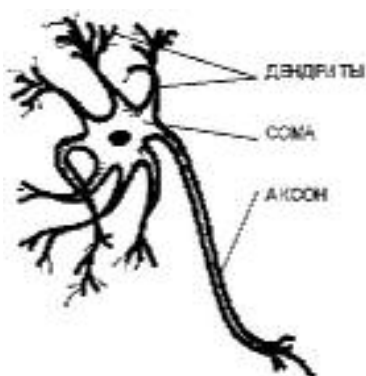
**Афферентные нейроны** (чувствительный, сенсорный или рецепторный). К нейронам данного типа относятся первичные клетки органов чувств и псевдоуниполярные клетки, у которых дендриты имеют свободные окончания.

**Эфферентные нейроны** (эффекторный, двигательный или моторный). К нейронам данного типа относятся конечные нейроны — ультиматные и предпоследние — не ультиматные.

**Ассоциативные нейроны** (вставочные или интернейроны) — группа нейронов осуществляет связь между эфферентными и афферентными, их делят на интризитные, комиссуральные и проекционные.

**Секреторные нейроны** — нейроны, секретирующие высокоактивные вещества (нейрогормоны). У них хорошо развит комплекс Гольджи, аксон заканчивается аксовазальными синапсами.

Нейроны крайне разнообразны по форме, которая зависит от их местонахождения в нервной системе и особенностей исполняемой функции. Ниже представлена иллюстрация нейрона. Здесь выделяем - тело клетки, которое содержит множество ветвящихся отростков двух типов. Отростки первого типа, называемые дендритами за их сходство с кроной раскидистого дерева, служат в качестве входных каналов для *нервных импульсов* от других нейронов. Эти импульсы поступают в сому или тело клетки размером от 3 до 100 микрон, вызывая ее специфическое возбуждение, которое затем распространяется по выводному отростку второго типа - аксону. Длина *аксонов* обычно заметно превосходит размеры дендритов, в отдельных случаях достигая десятков сантиметров и даже метров. Гигантский аксон кальмара имеет толщину около миллиметра, и именно наблюдение за ним послужило выяснению механизма передачи нервных импульсов между нейронами.



Тело нейрона, заполненное проводящим ионным раствором, окружено мембраной толщиной около 75 ангстрем, обладающей низкой проводимостью. Между внутренней поверхностью мембраны аксона и внешней средой поддерживается разность электрических потенциалов. Это осуществляется при помощи молекулярного механизма ионных насосов, создающих различную концентрацию положительных ионов  $K^+$  и  $Na^+$  внутри и вне клетки. Проницаемость мембраны нейрона селективна для этих ионов.

Внутри аксона клетки, находящейся в состоянии покоя, активный транспорт ионов стремится поддерживать концентрацию ионов калия более высокой, чем ионов натрия, тогда как в жидкости, окружающей аксон, выше оказывается концентрация ионов  $Na^+$ . Пассивная диффузия более подвижных ионов калия приводит к их интенсивному выходу из клетки, что обуславливает ее общий отрицательный относительно внешней среды потенциал покоя, составляющий около -65 милливольт

Под воздействием стимулирующих сигналов от других нейронов мембрана аксона динамически изменяет свою проводимость. Это происходит, когда суммарный внутренний потенциал превышает пороговое значение масштаба -50 мв. Мембрана на короткое время, составляющее около 2 миллисекунд, изменяет свою полярность (деполяризуется) и достигает потенциала действия около +40 мв. На микроуровне это объясняется кратковременным повышением проницаемости мембраны для ионов  $Na^+$  и активным поступлением их в аксон. В дальнейшем, по мере выхода ионов калия, положительный заряд с внутренней стороны мембраны меняется на отрицательный, и наступает так называемый период рефрактерности, длящийся около 200 мс. В течении этого времени нейрон является полностью пассивным, практически неизменно сохраняя потенциал внутри аксона на уровне около -70 мв.

Импульс деполяризации клеточной мембраны, называемый спайком, распространяется вдоль аксона практически без затухания, поддерживаясь локальными ионными градиентами. Скорость перемещения спайка является относительно невысокой и составляет от 100 до 1000 сантиметров в секунду.

Возбуждение нейрона в виде спайка передается другим нейронам, которые таким образом объединены в проводящую нервную импульсы сеть. Участки мембраны на аксоне, где размещаются области контакта аксона данного нейрона с дендритами других нейронов, называются синапсами. В области синапса, имеющего сложное строение, происходит обмен информацией о возбуждении между нейронами. Механизмы синаптической передачи достаточно сложны и разнообразны. Они могут иметь химическую и электрическую природу. В химическом синапсе в передаче импульсов участвуют специфические химические вещества - нейромедиаторы, вызывающие изменения проницаемости локального участка мембраны. В зависимости от типа вырабатываемого медиатора синапс может обладать возбуждающим (эффективно проводящим

возбуждение) или тормозящим действием. Обычно на всех отростках одного нейрона вырабатывается *один и тот же медиатор*, и поэтому нейрон в целом функционально является тормозящим или возбуждающим.

Центральные отростки первичных сенсорных нейронов оканчиваются в головном или спинном мозге на нейронах второго порядка, тела которых расположены в переключательном ядре. В нем имеются не только возбуждающие, но и тормозные нейроны, участвующие в переработке передаваемой информации. Представляя более высокий иерархический уровень, нейроны переключательного ядра могут регулировать передачу информации путем усиления одних и торможения или подавления других сигналов. Аксоны нейронов второго порядка образуют проводящие пути к следующему переключательному ядру, общее число которых обусловлено специфическими особенностями разных сенсорных систем. Окончательная переработка информации о действующем стимуле происходит в сенсорных областях коры.

Сенсорные системы человека обеспечивают:

- 1) формирование ощущений и восприятие действующих стимулов;
- 2) контроль произвольных движений;
- 3) контроль деятельности внутренних органов;
- 4) необходимый для бодрствования человека уровень активности мозга.

Нейроны – нейронная сеть является основой формирования психофизиологических состояний организма. Такие представления основываются на биохимии и биофизики, которые создают качественные и количественные описания процессов приема передачи информационных пакетов из набора импульсов. С одной стороны, формирование информационного пакета осуществляется посредством медиаторов, а с другой стороны, посредством создания электрического импульса в теле нейрона и распространение его по аксону. Наличие двойного механизма организации информационного пакета является отличительной чертой биологической системы. Нарушение одного из механизмов неизбежно приводит к нарушению в работе каналов связи между нейронными кластерами. В этом смысле появление некоторых веществ в организме может способствовать развитию специфических управляющих сигналов. В одном случае такие вещества могут оказывать угнетающее воздействие, а в другом случае, напротив, активизировать различные внутренние процессы организма. Индивидуальные представления о смене состояний организма проявляются через ощущения.

Ощущение - психический процесс отражения отдельных элементарных свойств действительности, непосредственно воздействующих на наши органы чувств, в том числе и на внутренние рецепторы – интерорецепторы. На ощущениях основаны более сложные познавательные процессы: восприятие, представление, память, мышление, воображение. Ощущения являются как бы «воротами» нашего познания. Ощущением называется простейший, далее не разложимый психический процесс. Например, говоря об ощущении цвета, мы имеем в виду совершенно однородный цвет, отвлекаясь от величины и формы предмета.

Ощущения - это чувствительность к физическим и химическим свойствам среды.

Ощущения и возникшие на их основе восприятия и представления есть и у животных, и у человека. Однако ощущения человека отличаются от ощущений животных. Ощущения человека опосредованы его знаниями, которые формируются и закрепляются в определенной форме в структурах головного мозга.

Выражая то или иное свойство вещей и явлений в слове («красный», «холодный»), мы тем самым осуществляем элементарные обобщения этих свойств, посредством «включения» аналитических структур мозга для формирования суждения. Следует подчеркнуть, что ощущения человека связаны с его знаниями, обобщенным опытом индивида.

В ощущениях отражаются объективные качества явлений (цвет, запах, температура, вкус и др.), их интенсивность (например, более высокая или более низкая температура) и продолжительность. Ощущения человека так же взаимосвязаны, как взаимосвязаны различные свойства действительности. Указанные особенности формирования ощущений целиком и полностью отождествляются с индивидуальностью нейронных структур.

В самом общем случае, часть нейронных структур организма следует соотносить с организационными трансляторами пакетов сообщений, например, при сборе данных от рецепторных систем. В таких нейронных структурах допускается организация простых процессов обработки потока данных, но в целом здесь поддерживаются и регулируются потоки сбора информации и передачи информационных пакетов в аналитические центры – головной мозг.

Другая часть нейронных структур сосредоточена в головном и спинном мозге. Эти структуры формируют и поддерживают сложные процессы управления организмом, с учетом действия внешних факторов. В таком понимании - ощущение характеризует акт превращения энергии внешнего воздействия в акт сознания. Они обеспечивают чувственную основу психической деятельности, предоставляют сенсорный материал для построения психических образов. Отдельные свойства предметов и явлений, оказывающие воздействие на наши органы чувств, называются раздражителями, а процесс этого воздействия - раздражением.

Нервный процесс, возникший в результате раздражения, называется возбуждением. Органы чувств, получая воздействие от раздражителей, превращают энергию внешнего раздражения в нервный импульс. Каждый орган чувств (глаз, ухо, чувствительные клетки кожи, вкусовые сосочки языка) специализирован на приеме и переработке различных специфических внешних воздействий. Основной частью любого органа чувств являются окончания чувствующих нервов. Они называются рецепторами (от лат. «recipere» - принимать).

От рецептора возникший в нем нервный импульс по центростремительным (афферентным; от лат. «afferentis» - приносящий) нервным путям попадает в соответствующие участки головного мозга.

## **6.2 Топология областей головного мозга**

Кора головного мозга — это слой серого вещества, толщиной три миллиметра, весь в извилинах, лежащий поверх внешней стороны головного мозга. Эта часть головного мозга достигла такого высокого развития у человека, что ей приходится укладываться, все больше извиваясь, чтобы уместиться внутри черепа. Если распрямить этот слой, он займет площадь в 30 раз большую, чем занимает в свернутом виде.

Среди всех этих складок находятся определенные очень глубокие борозды, которые делят каждое полушарие коры на четыре участка, называемые долями. Каждая доля выполняет одну или несколько специфических функций. Височные доли связаны со слухом и обонянием, теменные доли — с осязанием и вкусом, затылочные доли — со зрением. а лобные доли — с движением, речью и сложным мышлением человека.

В пределах каждой из этих долей есть специальные сегменты, принимающие чувствительные импульсы из какого-либо одного участка тела. Например, осязание в теменной доле представлено крошечной зоной, принимающей только ощущения от колена, и большой зоной — для большого пальца кисти руки. Вот почему участки тела, подобные большому пальцу, гораздо чувствительнее, чем участки типа колена. Этот же принцип применяется в других чувствительных, а также и в двигательных частях тела.

Именно в коре головного мозга информация, полученная от пяти органов чувств — зрительная, слуховая, осязательная, вкусовая и обонятельная,— анализируется и обрабатывается с тем, чтобы другие части нервной системы могли при необходимости ее использовать. К тому же преддвигательные и двигательные участки коры взаимодействуют с другими участками центральной нервной системы и периферической нервной системы с целью обеспечить скоординированность движений, жизненно необходимую для всех видов сознательной деятельности человеческого тела.

Борозды и извилины коры большого мозга увеличивают ее поверхность без увеличения объема полушарий, что, актуально в ограниченном пространстве черепа. Кроме того, самые крупные борозды еще и «делят» каждое полушарие мозга на четыре доли: лобную, теменную, затылочную и височную.

Но, кроме топографического деления, кору головного мозга принято еще разграничивать и по функциональному признаку. Например, с учетом наличия сенсорных систем. Так же свой уча-



сток коры выделен для контроля движения частей тела - т.е. моторных реакций. Остальная же часть коры, не являющаяся ни сенсорной, ни моторной, выделена природой под ассоциативные зоны, которые отвечают за память, мышление, речь, и занимают, кстати, большую часть мозговой коры.

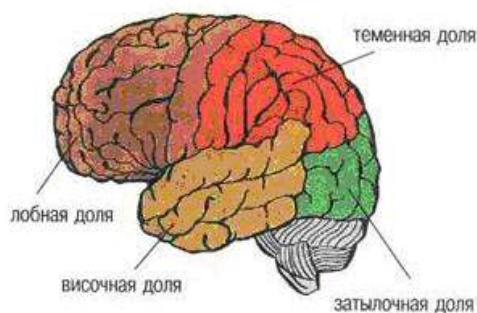


Рисунок 6.9 Схема расположения фрагментов головного мозга

В общем понимании по своим функциям участки коры делятся на сенсорные, моторные (двигательные) и ассоциативные зоны.

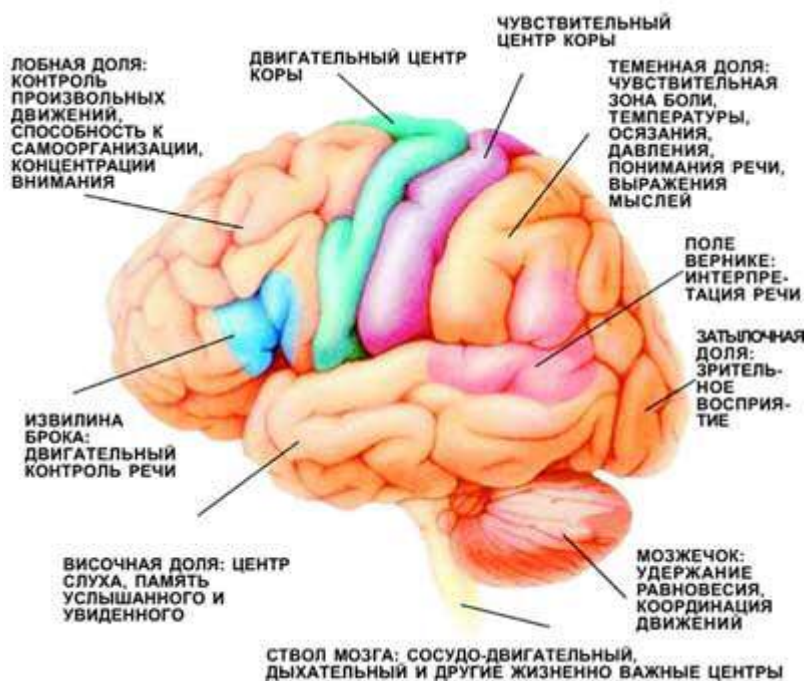
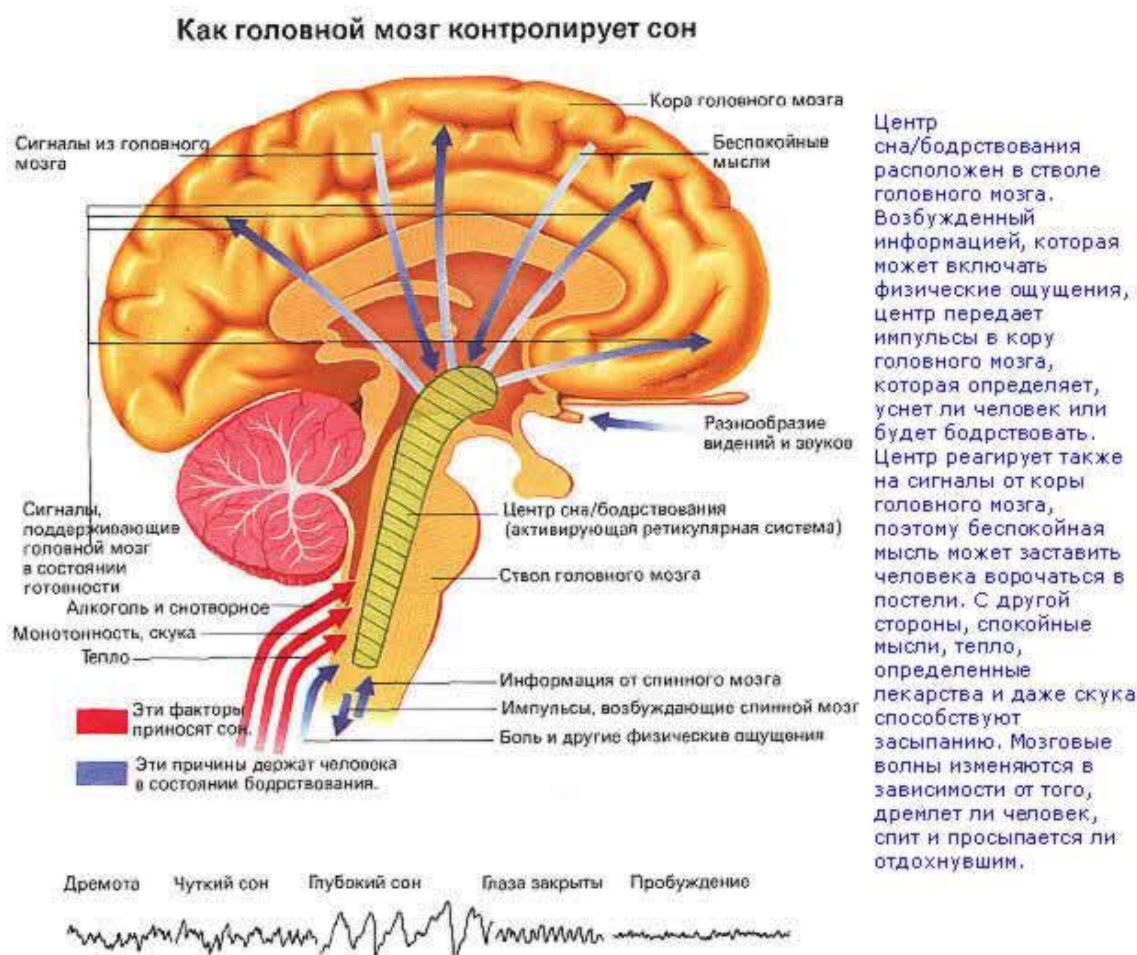


Рисунок 6.10 Функциональные области коры головного мозга

Самая большая часть всего головного мозга — собственно мозг, расположенный в переднем мозге. У человека он развит в большей степени, чем у любого животного, и играет главную роль в процессах мышления, памяти, сознания и высшей умственной деятельности. Именно сюда другие части мозга передают поступающие импульсы для их дифференциации. Мозг разделен как раз посередине на две половины, называемые полушариями головного мозга. Они соединяются у основания толстым пучком (тяжем) нервных волокон — мозолистым телом. Хотя оба полушария являются зеркальным отражением друг друга, они выполняют совершенно разные функции и работают друг с другом через мозолистое тело.

В центре мозговых полушарий находится скопление серого вещества (нервных клеток), называемое базальным ядром. Эти клетки образуют сложную контрольную систему, координирующую мышечную деятельность, которая позволяет телу совершать определенные типы движения свободно и бессознательно. Такого рода мышечная деятельность проявляется в размахивании руками во время ходьбы, в изменении выражения лица и в расположении конечностей перед вставанием и ходьбой.



Гипоталамус лежит в основании мозга, под двумя полушариями. Он находится непосредственно под другой важной структурой в переднем мозге — таламусом, который работает подобно телефонному коммутатору между спинным мозгом и полушариями головного мозга. Гипоталамус представляет собой скопление специализированных нервных центров, соединенных с другими важными участками мозга, а также с гипофизом. Этот участок головного мозга отвечает за контроль над такими жизненно важными функциями организма, как еда, сон и регулирование температуры тела. Он также тесно связан с эндокринной (гормонной) системой. Гипоталамус соединен нервными проводящими путями с лимбической системой, которая тесно связана с центрами обоняния в головном мозге. Эта часть мозга имеет также связи с участками, управляющими другими органами чувств, поведением и организацией памяти.

Конечно же, сенсорные и моторные зоны располагаются на обоих полушариях, но есть и такие функции, которые представлены только на одной, как правило, левой стороне мозга. К ним относятся зона Брока и зона Вернике, участвующие в порождении и понимании речи, а так же угловая извилина, соотносящая зрительную и слуховую формы слова. У правой речевые центры действительно расположены в левом полушарии, а вот у левой - в правом.

Но, есть и другое разделение коры головного мозга - так называемая карта полей Бродмана. В 1903 году германский анатом, физиолог, психолог и психиатр К. Бродман опубликовал

описание пятидесяти двух цитоархитектонических полей, которые представляют собой участки коры головного мозга, различные по своему клеточному строению. Каждое такое поле отличается по величине, форме, расположению нервных клеток и нервных волокон и, конечно же, различные поля связаны с различными функциями головного мозга. На основании описания этих полей и была составлена карта полей Бродмана<sup>30</sup>.

### *Сенсорные и моторные зоны мозга*

Итак, моторная зона. Моторная зона уютно расположилась как раз перед центральной бороздой (поля 4,6,8) и занимается тем, что контролирует произвольные движения тела. Причем, большие участки этой зоны регулируют сокращения мышц пальцев рук, губ и языка, осуществляющие многочисленные и очень тонкие движения (например, речь, письмо, игра на фортепиано). А вот мышцам спины, живота и нижних конечностей, участвующим в поддержании позы и осуществлении менее тонких движений, отведена лишь небольшая область двигательной зоны. Все области тела человека представлены в моторной зоне как бы в перевернутом виде, т.е., например, за движения ног отвечает верхняя часть зоны, а за движения глаз или губ - нижняя.

Кроме того, движениями правой части тела управляет моторная кора левого полушария, а движениями левой части - моторная кора правого полушария. Это порождает «представление о перекрестном» принципе управления.

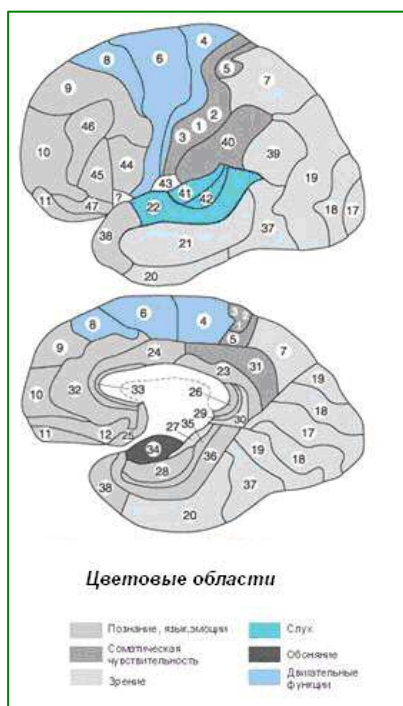


Рисунок 6.11 Цветные области коры головного мозга

### *Сенсорные зоны.*

В теменной зоне, отделенной от моторной зоны центральной бороздой, (поля 1,2,3,5,7) находится участок, отвечающий за прием сигналов от рецепторов поверхности кожи тела человека, который называется соматосенсорной зоной. Именно здесь происходит определение места и силы раздражения на поверхности тела, здесь же происходит различение местоположения и силы двух одновременно наносимых раздражителей, (так называемая дискриминация) и имен-

но здесь же определяется и само качество раздражителя: острота, шероховатость, температура, т.е. ощущения тепла, холода, прикосновения, боли и ощущения движений тела.

Здесь как и в моторной зоне, на верхние отделы соматосенсорной зоны выведены рецепторы кожи нижних конечностей, на средние - туловища, на нижние отделы - рук, головы и т.д. Причем, так же как и в моторной зоне, правая часть мозга «чувствует» левую сторону нашего тела, ну, а левая - правую. Кроме того, как и в моторной, наибольшую поверхность соматосенсорной зоны занимают рецепторы рук, голосового аппарата и лица, а меньшую часть - рецепторы туловища, бедер и голени.

Именно поэтому принято считать, что размер соматосенсорной или моторной зоны, связанной с определенной частью тела, напрямую зависит от ее чувствительности и от частоты ее использования, причем эта зависимость наблюдается не только у человека, но и у животных.

*Соматовисцеральная система* перерабатывает сенсорную информацию нескольких модальностей, получая ее от кожи, мышц, суставов, внутренних органов и кровеносных сосудов. Она содержит разные типы рецепторов: механорецепторы, терморецепторы, хеморецепторы, осморорецепторы. Поступающая информация передается по афферентным волокнам в составе чувствительных и смешанных нервов, перерабатывается отдельными проводящими путями и переключательными ядрами, а затем доставляется в соматосенсорную кору, занимающую постцентральные извилины мозга.

Тактильная чувствительность обеспечивается соматосенсорной системой. Часть соматовисцеральной системы, обеспечивающая чувство осязания, включает несколько разновидностей механорецепторов кожи, представленных свободными нервными окончаниями либо инкапсулированными, т. е. заключенными в капсулу из соединительной ткани или видоизмененных клеток эпидермиса поверхности тела (рис. 6.12). Фактически поверхность тела человека – кожный покров, пронизан рецепторной сетью. В коже находится огромное количество рецепторов, т.к. этот орган – мощный посредник между внешней средой и телом. Рецепторный аппарат кожи состоит из большого числа нервных волокон и специфических нервных образований, носящих название инкапсулированных телец.



Рисунок 6.12 Строение кожи – кожного покрова тела

Кожа иннервируется многочисленными нервами: черепными и спинномозговыми, а также вегетативными. В глубине подкожной жировой клетчатки находится основное нервное сплетение, от которого отходят нервы, обеспечивающие чувствительность кожи. Проходя сквозь кожу, они иннервируют железы, волосяные фолликулы и кровеносные сосуды. Больше всего нервных окончаний находится в коже губ, подушечек пальцев.

#### *Виды кожных рецепторов*

Эпидермис иннервируется специальными тонкими нервными волокнами, не имеющими миелиновой оболочки. В коже располагаются главным образом рецепторные нервные окончания, чувствительные к боли, механическому давлению и раздражению. Чувствительность кожи к внешним воздействиям обеспечивают осязательные тельца (Мейснера), пластинчатые тельца (Фатера-Пачини), тельца Руффини и концевые колбы Краузе.



Концевые колбы Краузе имеют овальную форму; они находятся непосредственно под сосочками дермы, состоят из нервного волокна, свернутого в виде клубка. Размер колб Краузе невелик – до 100-120 мкм. Основная функция этих рецепторов – восприятие механического раздражения.

Имеются также данные, что колбы Краузе ответственны и за восприятие холода.

Тельца Мейснера правильной овальной (или эллипсовидной) формы, размерами 40-60 мкм. Располагаются они в отдельных сосочках кожи (дермы). Сверху эти клетки покрыты тонкой соединительнотканной капсулой, внутри которой расположены особые чувствительные элементы. Тельца Мейснера обеспечивают восприятие ощущения от давления на кожу какого-либо предмета, служат для определения скорости и направления действующего агента.



Тельца Руффини находятся глубоко в дерме, а также в подкожной клетчатке. Они необходимы для измерения времени действия на кожу раздражающего стимула – чем оно продолжительнее, тем дольше работают рецепторы. Благодаря им мы узнаем, что на нашу кожу извне все еще продолжает действовать какой-то раздражитель, или он уже больше не активен. Например, если взять остро заточенный карандаш и несильно прислонить его к любому участку кожи, тельца Мейснера сразу же определяют, под каким углом наносится воздействие, с какой стороны оно направлено; тельца Руффини будут активно вырабатывать нервные импульсы до тех пор, пока мы не уберем карандаш – об этом моменте мы также узнаем от телец Руффини.



Тельца Фатера — Пачини находятся преимущественно в подкожной жировой клетчатке. Иногда они бывают настолько велики, что их можно рассмотреть невооруженным глазом. Как и тельца Мейснера, они относятся к механорецепторам кожи. Их основная функция – определение скорости и интенсивности действия объекта, контактирующего с кожей. Именно с помощью этих

рецепторов мы можем ощутить силу и глубину давления на нас извне. Кроме того, тельца Пачини помогают нам ощущать вибрацию.

Площадь рецептивных полей сенсорных нейронов, иннервирующих тельца Мейснера и диски Меркеля, составляет в среднем около 12 мм<sup>2</sup>, а у нейронов с окончаниями в виде телец Пачини и Руффини она на порядок больше. Рецептивные поля различающихся своими рецепторами сенсорных нейронов перекрываются, поэтому при действии на кожу комплекса стимулов одновременно возбуждаются разные виды рецепторов, что позволяет ощущать все динамические и статические свойства такого комплекса. Обработка и анализ информации сигналов от различных рецепторов происходит на высших уровнях сенсорной системы, формирующих комплексное восприятие действующих на поверхность тела стимулов.

Плотность меха-норецепторов в разных участках кожи не одинакова, чем определяются разные показатели пространственного дифференциального порога, т. е. наименьшего расстояния между двумя точками, раздражение каждой из которых ощущается отдельно.

Инкапсулированные рецепторы иннервируются миелинизированными волокнами первичных сенсорных нейронов, которые проводят нервные импульсы в ЦНС со скоростью около 30—70 м/с. Немиелинизированные волокна передают потенциалы действия от свободных нервных окончаний со значительно меньшей скоростью — около 1 м/с, поэтому ощущение действующего на них стимула возникает относительно позже. Центральные отростки первичных сенсорных нейронов входят в спинной мозг в составе задних корешков и разделяются в задних рогах спинного мозга на коллатерали.

Восходящие коллатерали достигают переключательных ядер заднего столба продолговатого мозга, откуда специфическая информация передается на противоположную сторону мозга по лемнисковому пути, поступает к проекционным ядрам таламуса, а затем в соматосенсорную кору, с участием которой формируется чувство осязания.

Безусловно, все тактильные эффекты связаны с определенными зонами мозга. Например, у собаки передние лапы представлены только на очень небольшом участке коры, а вот у енота, который очень активно пользуется передними лапами для изучения окружающего мира, соответствующая зона значительно больше, и в ней даже есть участки для каждого пальца лапы. Да и у крыс, получающих много информации с помощью чувствительных усиков, то же имеется свой участок коры для каждого отдельного уса. Вероятно, так организована кора мозга и у кошек, обладающих роскошными усами.

В задней части каждой затылочной доли есть участок коры (17,18,19 поля Бродмана), называемый зрительной зоной. Как-то неожиданно, но, тем не менее то, что мы видим, глазами, т.е. спереди, «отражается» у нас на затылке, т.е. сзади. Причем, обратите внимание - каждый зрительный нерв делится в области основания мозга на две половины, одна из них идет к своей половине мозга, а другая - к противоположной (т.е. образует неполный перекрест).

Получается, что волокна от правых сторон обоих глаз идут в правое полушарие мозга, а волокна от левых сторон обоих глаз идут в левое полушарие. Поэтому, удаление или повреждение зрительной зоны на одной половине мозга вызывает слепоту на одной половине каждого глаза. Этим фактом умело пользуются медики, устанавливая местоположение опухоли мозга и других аномалий, в зависимости от того, какая часть глаза не видит.

Так вот, центральный зрительный путь заканчивается в поле 17, и сообщает о наличии и интенсивности зрительного сигнала. А уже в полях 18 и 19 анализируются цвет, форма, размеры и качества предметов, причем поражение поля 19 коры большого мозга приводит к тому, что больной видит, но не узнает предмет – так называемая зрительная агнозия, при этом утрачивается еще и цветовая память.

### 6.3 Спинной мозг

Головной мозг. Периферическая нервная система служит только для передачи сенсорных и двигательных сигналов от центральной нервной системы к мышцам тела, железам и органам чувств. Она не играет фактически никакой роли ни в анализе чувствительных импульсов, ни в возбуждении двигательных сигналов. Оба эти процесса и еще огромное количество других процессов происходят в центральной нервной системе.

Головной мозг и спинной мозг образуют центральный процессор нервной системы. Они получают импульсы по чувствительным волокнам от органов чувств и рецепторов тела, отбирают и анализируют их, а затем по двигательным волокнам посылают команды, вызывающие соответствующую реакцию в мышцах и железах.

Аналитический, или обрабатывающий информацию, процесс может быть относительно простым для некоторых функций, выполняемых спинным мозгом, но анализ в головном мозге — это в высшей степени сложный процесс, требующий участия тысяч самых разнообразных нейронов. Хотя многие чувствительные нейроны заканчиваются, а многие двигательные нейроны

ны возникают в головном мозге, все же большинство нейронов головного мозга являются объединенными: их задача — отбирать, анализировать и хранить информацию.

Вся центральная нервная система должна поддерживаться обильным кровоснабжением, так как с кровью поступают кислород и питательные вещества. Система защищена также двумя видами покрытия. Первое покрытие — костное: головной мозг находится в черепе, а спинной мозг — в позвоночнике. Второе покрытие представляет собой три мозговые оболочки из волокнистой ткани. Такими оболочками покрыты весь головной мозг и весь спинной мозг. Спинномозговая жидкость — это прозрачная, неплотная жидкость, обтекающая оболочки мозга (головного и спинного) и проходящая через желудочки головного мозга. Эта жидкость может оказывать амортизирующее действие и помогает таким образом защищать от повреждений жизненно важные ткани мозга.

Жидкость непрерывно образуется из крови специализированными клетками в сосудистой оболочке желудочков головного мозга. В противоположность сердечным желудочкам, имеющим собственные названия, желудочки головного мозга носят свои номера. Нумерация идет с верхней части вниз, а первый и второй желудочки (известные как боковые желудочки) — самые большие.

Спинномозговая жидкость течет из боковых желудочков через узкое отверстие в маленький третий желудочек и затем через еще более узкий канал, церебральный проток, в четвертый желудочек (чуть более широкий, чем третий желудочек). Отсюда через отверстия в верхней части желудочка жидкость проходит в особые накопительные полости (цистерны), которые окружают ствол головного мозга у основания мозга. Затем жидкость движется вверх через верхнюю часть головного мозга (по полушариям) и вновь абсорбируется специальными наростами, называемыми арахноидальными грануляциями и находящимися на паутинной оболочке — одной из трех оболочек головного мозга.

Спинной мозг представляет собой столб нервной ткани, примерно цилиндрической формы, длиной около 40 см, который тянется **внутри позвоночника** от головного мозга до нижней части спины. Мозг состоит из скоплений нейронов и пучков нервных волокон. Серое вещество — так называются скопления нервных клеток — имеет в поперечном сечении форму буквы Н, с задним и передним отростками в каждой половине. Передний отросток состоит из двигательных нейронов, задний — содержит ганглии соединительных и чувствительных нейронов. Серое вещество окружено белым веществом. Это белое вещество разделено на три столба и содержит восходящие и нисходящие нервы, которые соединяют головной мозг и спинной мозг в обоих направлениях. Нисходящие нервы посылают двигательные импульсы из головного мозга в периферическую нервную систему, в то время как восходящие нервы проводят сенсорные импульсы от органов чувств в головной мозг.

**ПОЗВОНОЧНИК** состоит из 31-34 позвонков: 7 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых, 2-5 копчиковых. Это очень подвижное образование за счет того, что на всем его протяжении имеется 52 истинных сустава. Позвонки состоят из тела и дужки, имеют суставные, поперечные и остистый отростки. Тело позвонка из губчатого вещества, которое представляет собой систему костных перекладин, располагающихся в вертикальном, горизонтальном и радиальном направлениях. Тела позвонков и их отростки соединены между собой волокнисто-хрящевыми пластинками и мощным связочным аппаратом. Позвоночник образует 4 кривизны: шейный лордоз, грудной кифоз, поясничный лордоз и крестцово-копчиковый кифоз. Соседние позвонки в шейном, грудном и поясничном отделах соединены сочленениями и множеством связок. Одно из сочленений находится между телами позвонков (синхондроз), два других представляют собой истинные суставы, образованные между суставными отростками позвонков. Поверхности тел двух смежных позвонков соединяются между собой хрящом, между 1-ми 2-м шейными позвонками хрящ отсутствует.

## Функции спинного мозга

У спинного мозга есть две главные функции. Во-первых, он служит двусторонней проводящей системой между головным мозгом и периферической нервной системой. Это достигается с помощью чувствительных и двигательных нейронов, чьи волокна вытягиваются длинными пучками из частей головного мозга. Они тянутся на разные расстояния вдоль спинного мозга и на концах, наиболее удаленных от головного мозга, вступают в контакт с волокнами или узлами чувствительных и двигательных нейронов, принадлежащих к периферической нервной системе. Сигналы передаются через синапсы между периферическими нервными клетками и нейронами спинного мозга.



Вторая функция спинного мозга — контроль над простой рефлекторной деятельностью. Он осуществляется нейронами, чьи волокна тянутся на небольшое расстояние вверх и вниз по спинному мозгу, и интернейронами, которые транслируют импульсы непосредственно между чувствительными и двигательными нейронами.

Если, например, человек случайно положил руку на горячую плиту, болевые рецепторы в коже пошлют импульсы по чувствительным волокнам к спинному мозгу. Часть этих импульсов немедленно передается нервными клетками в двигательные нейроны, которые контролируют движения мышц рук и кистей, и человек быстро автоматически отдергивает руку. Другая часть импульсов движется вверх по спинному мозгу и передается интернейронами к двигательным нейронам, контролирующим движение шеи.

Голова автоматически поворачивается к источнику боли. Еще одна группа импульсов доходит до головного мозга и вызывает осознанное чувство горячего и боли.

У взрослого человека центральный канал в различных отделах, а иногда и на всем протяжении зарастает. По переднебоковой и заднебоковой поверхностям спинного мозга располагаются неглубокие продольные переднебоковые и заднебоковые борозды. Передняя боковая борозда является местом выхода из спинного мозга переднего (двигательного) корешка и границей на поверхности спинного мозга между передними боковыми канатиками. Задняя боковая борозда — место проникновения в спинной мозг заднего чувствительного корешка.

Средняя величина диаметра поперечного сечения спинного мозга равна 1 см; в двух местах этот диаметр увеличивается, что соответствует так называемым утолщениям спинного мозга — шейному и поясничному.

Шейное утолщение сформировалось под влиянием функций верхних конечностей, оно длиннее и объемнее. Функциональные особенности поясничного утолщения неразрывно связаны с функцией нижних конечностей, вертикальной позой.

Специальные симпатические центры, при участии которых осуществляется сокращение внутреннего сфинктера уретры, прямой кишки, а также расслабление мочевого пузыря располагаются на уровне 3-4-го поясничных сегментов, а парасимпатические центры, от которых берет начало тазовый нерв, на уровне 1-5-го крестцовых сегментов спинного мозга. С помощью этих центров происходит сокращение мочевого пузыря и расслабление сфинктера уретры, а также расслабление внутреннего сфинктера прямой кишки. На уровне 2-5-го крестцовых сегментов располагаются спинальные центры, участвующие в осуществлении эрекции.



Серое вещество на протяжении спинного мозга справа и слева от центрального канала образует симметричные серые столбы. В каждом столбе серого вещества различают переднюю его часть (передний столб) и заднюю часть (задний столб). На уровне нижнего шейного, всех грудных и двух верхних поясничных сегментов (от С8 до L1-L2) спинного мозга серое вещество образует боковое выпячивание (боковой столб). В других отделах спинного мозга (выше С8- и ниже L2-сегментов) боковые столбы отсутствуют.

На поперечном срезе спинного мозга столбы серого вещества с каждой стороны имеют вид рогов. Выделяют более широкий передний рог и узкий задний рог, соответствующие переднему и заднему столбам. Боковой рог соответствует боковому столбу серого вещества.

В передних рогах расположены крупные нервные корешковые клетки - двигательные (эфферентные) нейроны. Задние рога спинного мозга представлены преимущественно более мелкими клетками - в составе задних или чувствительных корешков к ним направляются центральные отростки псевдоуниполярных клеток, расположенных в спинномозговых (чувствительных) узлах.

Из больших радикулярных двигательных клеток выходят аксоны для иннервации поперечнополосатой мускулатуры тела. Представительство поперечнополосатой мышцы в переднем роге формируется в двух или большем числе нейромеров, что связано с прохождением корешков из нескольких прилежащих нейромеров. Корешки образуют несколько нервов, иннервирующих различные мышцы. Группа клеток для иннервации экстензорной мускулатуры находится преимущественно в латеральной части переднего рога, флексорных - в медиальной. Л-мотонейроны составляют 1/4-1/3 количества нейронов двигательного ядра, гамма-мотонейроны - 10-20% общего числа двигательных нейронов. Вставочные нейроны двигательных ядер широко распространены по переднему рогу вместе с дендритами двигательных клеток, образуют поле из 6-7 слоев спинного мозга. Эти нейроны группируются в ядра, каждое из которых контролирует иннервацию определенной группы мышц, представленной соматотопически в переднем роге. Центр диафрагмального нерва расположен в области 4-го шейного сегмента.

Боковой рог состоит из 2-х пучков: латерального из симпатических нейронов от уровня 8-го шейного до уровня 3-го поясничного сегментов, медиального - из парасимпатических нейронов от уровня 8-1-го грудного и 1-3-го крестцовых сегментов. Указанные пучки обеспечивают симпатическую и парасимпатическую иннервацию внутренних органов. Аксоны, образующие вегетативные центры - экстрамедуллярные пути, отходят от нейронов бокового рога. Симпатические клетки (центры Якубовича, Якобсона), центры сосудодвигательные, потоотделения располагаются в боковых рогах 8-го и 1-го грудных сегментов спинного мозга.

1. Различают 3 типа двигательных нейронов переднего и бокового двигательных рогов: Первый тип - большие Л-нейроны, с толстыми аксонами и большей скоростью проведения. Они иннервируют скелетные мышцы, и их аксоны заканчиваются у так называемых белых мышечных волокон, образуя толстые нейромоторные единицы, вызывающие быстрые и сильные сокращения мышц.

2. Второй тип - малые Л-мотонейроны, с более тонкими аксонами, иннервирующие красные мышечные волокна, для которых характерны медленные сокращения и экономный уровень мышечного сокращения.

3. Третий тип - гамма-мотонейроны, с тонкими и медленно проводящими аксонами, которые иннервируют мышечные волокна внутри мышечных веретен. Проприоцептивные импульсы из мышечных веретен передаются по волокнам, переходящим в задний корешок и заканчивающимся у малых мотонейронов, петля конвергирует и мотонейронам той же отдельной мышцы

## Слух

Слуховая зона находится на поверхности височных долей обоих полушарий (поля 41, 42, 22) и участвует в анализе сложных и не очень сложных слуховых сигналов. Именно здесь выделяется громкость, высота, тембр звука, определяется местоположение его источника, направление движения, изменение расстояния от источника, речеподобность по звучанию и многое-многое другое.

Оба наших уха имеют свои «официальные представительства» в обоих полушариях за счет того, что слуховые нервы, так же как зрительные, частично идут к «своему» полушарию, но, все же, большая их часть, перекрещиваясь, направляется в противоположные уху участки слуховой зоны коры. Так что и тут - левое ухо, в основном, слышит правое полушарие, а правое - левое. Ну, и, конечно же, при разрушении 22 поля - возникают слуховые галлюцинации, сопровождающиеся нарушением слуховых ориентировочных реакций, музыкальная глухота и прочие неприятности, а при разрушении 41 поля – даже корковая глухота

Другие же сенсорные функции, такие как вкус, обоняние, чувство равновесия, в меньшей степени представлены в коре головного мозга и рассказывать то о них, в общем то и нечего, за исключением того, что обонятельная система располагается в 34 поле Бродмана, и ее повреждение вызывает обонятельные галлюцинации. Вкусовая зона соседствует с обонятельной и обосновалась на 43 поле, что не удивительно, так как обоняние и вкус очень тесно между собой взаимосвязаны. Наибольшие места скопления и обитания ассоциативных областей у человека обнаружены в лобной, затылочно-теменной и височной и областях.

Вообще, каждая проекционная область коры, будь то сенсорная или моторная, окружена ассоциативными областями, причем нейроны этих областей чаще полисенсорны, т.е. умеют реагировать на различные сигналы, поступающие от слуховой, зрительной, кожной и других систем. И вот именно эта вот полисенсорность нейронов позволяет им объединять сенсорную информацию и организовывать и координировать взаимодействие сенсорных и моторных областей коры.

Итак, лобные доли являются ответственными за осуществление высших психических функций, которые проявляются в формировании личностных качеств, разнообразных творческих процессов и влечений. При повреждении лобных отделов коры большого мозга, резко нарушается построение целенаправленного поведения, основанного на предвидении.

Например, у обезьян, повреждение этих самых лобных долей нарушает их способность решать задачи с отсроченной ответной реакцией. Проведите такой вот эксперимент: найдите где-нибудь такую вот больную обезьянку и на ее глазах поместите еду в одну из двух чашек, а чашки накройте одинаковыми предметами. Затем между обезьяной и чашками поставьте ненадолго непрозрачный экран. Потом экран уберите, и пусть обезьянка выберет одну из этих чашек. Так вот, нормальная обезьяна запомнит нужную чашку после задержки в несколько минут, а вот наша, болезненная, с поврежденными лобными долями, увы, не сможет решить эту задачу, если задержка превысит всего то несколько секунд. Это и будет отсроченная ответная реакция, а точнее - ее отсутствие, т.е. такие обезьяны просто-напросто не запоминают то, что было совсем недавно из-за «поломки» нужных нейронов в лобных долях. Что уж говорить о людях...

В теменной ассоциативной области коры формируются субъективные представления об окружающем пространстве, о нашем теле. Это становится возможным благодаря соединению и сопоставлению соматосенсорной (чувствительной), проприоцептивной (Проприоцепция - способность воспринимать положение и перемещение в пространстве собственного тела, ну или отдельных его частей) и зрительной информации.

При повреждении наружной поверхности затылочной доли, не проекционной, а ассоциативной зрительной зоны, зрение сохранится, но тут же наступит расстройство узнавания – так называемая зрительная агнозия. Такой человек, будучи абсолютно грамотным, не сможет прочесть написанное, и будет в состоянии признать знакомого человека только после того, как тот заговорит.

В височной коре расположен слуховой центр речи Вернике, находящийся в задних отделах верхней височной извилины (поля 22, 37, 42 левого полушария). Эта зона асимметрична - у правшей она находится в левом, а у левшей - в правом полушарии.

Задача этого центра - распознавание и хранение устной речи, как собственной, так и чужой. При поражении слухового центра речи человек может говорить, излагать устно свои мысли, но не понимает чужой речи, и хотя слух и сохранен - человек не узнает слов. Такое вот состояние называется сенсорной слуховой афазией. Такой человек часто много говорит (логорея), но речь его неправильная (аграмматизм), при этом наблюдается замена слогов и слов (парафазии). Но, речевая функция связана не только с сенсорной, но и с двигательной системой. И такой вот двигательный центр речи у человека действительно имеется. Он расположен в заднем отделе третьей лобной извилины (поле 44) чаще всего левого полушария (опять же правши и левши) и был описан вначале Даксом в 1835 году, а затем уже Брока в 1861 году. При поражении моторного центра речи развивается моторная афазия - в этом случае человек понимает речь, но сам, увы, говорить не может.

В средней части верхней височной извилины (поле 22) находится центр распознавания музыкальных звуков и их сочетаний. А на границе височной, теменной и затылочной долей (поле 39) находится центр чтения письменной речи, обеспечивающий распознавание и хранение образов письменной речи. Понятно, что поражения этого центра приводят к невозможности чтения и письма. Кстати, оба этих центра так же асимметричны и находятся в разных полушариях у левшей и правшей.

Так же в височной области расположено поле 37, отвечающее за запоминание слов. Люди с поражениями этого поля не помнят названия предметов. При этом они очень напоминают забывчивых людей, которым постоянно приходится подсказывать нужные слова. Такой человек, забыв название предмета, четко помнит его назначение и свойства, поэтому долго описывает его качества, объясняет, что делают с этим предметом, но назвать его, хоть убей, не может. Ну, например, вместо слова «галстук» человек, глядя на него, говорит примерно следующее: «это то, что надевают на шею и завязывают специальным узлом, чтобы было красиво, когда идут в гости».

## 6.4 Сенсорные системы

В практическом отношении наиболее важное значение имеет психофизиологическая классификация рецепторов по характеру ощущений, возникающих при их раздражении. Согласно этой классификации, у человека различают зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные рецепторы, термо-, проприо- и вестибулорецепторы (рецепторы положения тела и его частей в пространстве) и рецепторы боли. Существуют рецепторы внешние (экстерорецепторы) и внутренние (интерорецепторы). К экстерорецепторам относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые, осязательные. К интерорецепторам относятся вестибуло- и проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата), а также висцерорецепторы (сигнализирующие о состоянии внутренних органов).

По характеру контакта со средой рецепторы делятся на дистантные, получающие информацию на расстоянии от источника раздражения (зрительные, слуховые и обонятельные), и контактные - возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (вкусовые, тактильные).

В зависимости от природы раздражителя, на который они оптимально настроены, рецепторы могут быть разделены на фоторецепторы, механорецепторы, к которым относятся слуховые, вестибулярные рецепторы, и тактильные рецепторы кожи, рецепторы опорно-двигательного аппарата, барорецепторы сердечно-сосудистой системы; хеморецепторы, включающие рецепторы вкуса и обоняния, сосудистые и тканевые рецепторы; терморецепторы (кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны); болевые (ноцицептивные) рецепторы.

## Зрение

Глаз — это совершенно необыкновенный прибор, который только могла изобрести "матушка-природа" для нашего зрения, орган чувств с очень сложным анатомическим строением.

Световые волны, отражаясь от предметов, преломляются, проходят через хрусталик глаза, обеспечивающий фокусировку света, и появляются на сетчатке в виде изображения. Сенсорным стимулом для **рецепторов зрительного анализатора** свет — электромагнитное излучение с длиной волны от 400 нм до 700 нм. Это только 1/70 часть всего диапазона электромагнитных излучений, но его восприятие обеспечивает нас почти 90% всей сенсорной информации об окружающем мире.

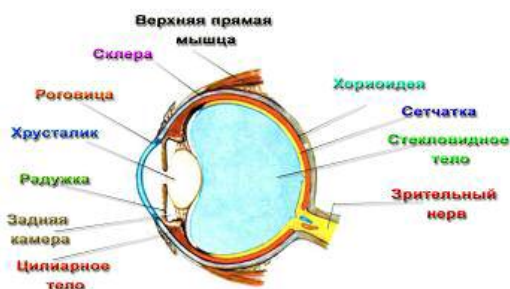


Рисунок 6.12 Строение зрительного анализатора

Глаза имеют округлую форму, их диаметр составляет около 23 мм. Они расположены в глазницах черепа. К глазницы прикреплены три пары мышц, управляющих движениями глаза. Глаз покрыто тремя оболочками. Плотные внешнюю оболочку белого цвета называют склерой. Склера непрозрачна, но в передней части глаза она переходит в тонкую прозрачную роговицу. Во склерой находится сосудистая оболочка, где разветвляются кровеносные сосуды. Впереди, под роговицей, сосудистая оболочка переходит в радужную оболочку, клетки которой содержат пигмент меланин. Его концентрация определяет цвет глаз

В центре радужки находится зрачок — круглое отверстие, через которое свет попадает внутрь глаза. На внутренней поверхности радужной оболочки размещены мышцы — радиальный и круговой, сокращение которых регулируют размер зрачка. Внешний край радужной оболочки переходит в ресничное тело, состоящее из соединительной ткани, сосудов, мышц, связок. С помощью связки ресничное тело соединяется с капсулой хрусталика. Хрусталик — эластичное прозрачное тело, имеющее форму двояковыпуклой линзы. Основной объем глазного яблока занимает округлое прозрачное образование — стекловидное тело. Оно предоставляет главному яблоку шаровидную форму. Полости между роговицей, хрусталиком и стекловидным телом заполнены водянистой влагой, которую продуцирует ресничное тело. Благодаря этой жидкости обеспечивается метаболизм в хрусталике, роговице и стекловидном теле, которые не имеют собственных сосудов. Внутренняя поверхность глазного яблока выстлана сетчаткой, в которой содержатся фоторецепторы.

Вспомогательные органы глаза выполняют защитные функции. Благодаря бровям пот со лба не попадают в глаза. Веки и ресницы защищают их от механических повреждений. Ясное, четкое видение равноудаленных предметов обеспечивается благодаря изменению кривизны хрусталика, называемой аккомодацией. Это важнейший регулятор функции зрения. Различные нарушения могут влиять на аккомодацию, что сказывается на остроте зрения, уровне различения мелких деталей.

Сетчатка глаза — передний край мозга, наиболее удаленная от головного мозга часть зрительного анализатора, первой воспринимает свет, обрабатывает и преобразует световую энергию в раздражение — сигнал, в котором закодирована вся информация о том, что видит глаз. Исследование этого нервного образования помогает раскрыть тайны зрительного меха-

низма, созданного природой. Да, безусловно, "матушка-природа" очень постаралась, создавая столь совершенный прибор нашего зрения.

Сам глаз — это дистантный рецептор, потому что дает возможность узнать предметы, удаленные от органов чувств, и явления, происходящие вокруг нас. Наше зрение помогает определить расстояние до предметов и их объемность. Это возможно благодаря парности зрительного анализатора, на сетчатке при удалении или приближении к предмету происходит изменение размеров изображения, и движение, т.е. сведение и разведение осей глаз.

Волокна зрительного нерва составляют сетчатую оболочку глаза, которая состоит из нескольких десятков тысяч окончаний, которые возбуждаются под воздействием световой волны. *Окончания зрительного нерва различны по форме и функциям.* Рецепторы, расположенные в центре сетчатой оболочки близкие по форме к колбочкам, отражают цвет и являются аппаратом дневного зрения. Нервные окончания в виде палочек отражают свет. Расположенные вокруг колбочек, ближе к краю сетчатки, они являются аппаратом сумеречного зрения. Колбочковое и палочковое зрение независимы друг от друга, поэтому в случае нарушения одного, другое остается неизменным.

Можно выделить две группы зрительных ощущений:

- ахроматические, отражающие переход от белого к черному цвету, со всеми оттенками серого цвета и
- хроматические, отражающие цветовую гамму с большим количеством оттенков и тонов цвета.

Без отражения цвета мир человека стал бы гораздо беднее, в цветовых ощущениях выражен и эмоциональный фон, например, часто говорят о теплых и холодных цветовых тонах. Эмоциональное воздействие цвета широко используется в живописи, да и в любом из видов художественных промыслов.

С помощью зрительного анализатора можно различить яркость цвета и выделить предмет из общего фона. Особенно хорошо видно черное на белом или белое на черном. Благодаря закону контраста становится возможным различать все плоскостные черно-белые изображения. Если предмет расположен далеко и при этом слабо освещен, то для его безошибочного определения контрастность должна быть достаточно высокой.

Пожалуй, в жизни любого человека наибольшую роль играют зрительные ощущения, без них деятельность человека очень ограничена, а некоторые виды деятельности вообще невозможны, т.к. основной источник информации зрение. Глаза, при длительной работе, например, на компьютере, устают, им нужен отдых, упражнения пакета "Комфорт" придут им на помощь.

## Слух

Слуховые ощущения являются также дистантными ощущениями. Чувствительные окончания слухового нерва расположены во внутреннем ухе, улитке со слуховой мембраной и чувствующими волосками. Ушная раковина, так называемое, внешнее ухо собирает звуковые колебания, а механизм среднего уха передает их улитке.

Ушная раковина, переходящая в наружный слуховой проход является наружным ухом. Наружный слуховой проход суживается в середине, и образует нечто вроде перешейка. Важно учитывать данный факт в случае извлечения из уха инородных предметов. Среднее ухо начинается за слуховым проходом, барабанная перепонка представляет собой его наружную стенку.

За перепонкой находится барабанная плоскость, внутри которой находится молоточек, наковальня и стремечко - слуховые косточки. Барабанная плоскость не замкнута, она связана с носоглоткой, связь осуществляется через слуховую трубку. Орган слуха напоминает по форме улитку, окруженную полукруглыми каналцами с двумя мешочками, они обеспечивают равновесие. Все эти органы располагаются в плотной височной кости, которая по форме напоминает пирамиду. Слуховые клетки располагаются в улитке. Звуковая волна проходит через ушную раковину, затем через наружный слуховой проход далее через барабанную перепонку к слуховым косточкам вызывая раздражение слуховых клеток. Слуховое раздражение преобразовыва-

ется в нервное возбуждение и по слуховому нерву достигает коры головного мозга. Именно здесь осуществляется анализ слуховых ощущений и происходит распознавание и восприятие звуков.

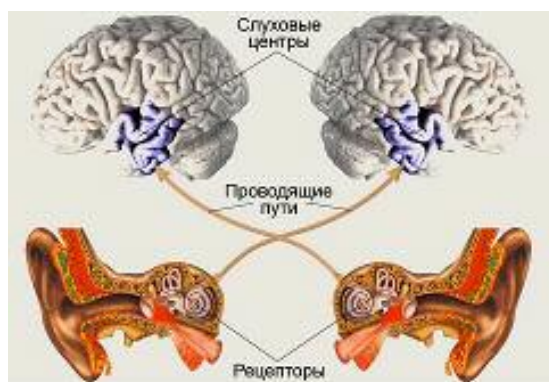


Рисунок 6.13 Слуховой анализатор

Слуховой анализатор человека представляет собой совокупность уха, нервов и слуховых центров, расположенных в коре головного мозга. Ухо человека состоит из 3 основных составляющих: наружного, среднего и внутреннего.

Чувствующие окончания улитки возбуждаются в результате резонанса, т.е. различные по длине и толщине окончания слухового нерва приходят в движение при определенном числе колебаний в секунду, и полученные сигналы передаются в мозг. Эти колебания возникают в упругих телах и передаются воздушной средой. Из физики мы знаем, что звук имеет волновую природу и характеризуется частотой и амплитудой.

Частота звука определяется числом волновых периодов в единицу времени. Так, например, слуховой диапазон взрослого человека находится в пределах 15 — 20000 Гц, уменьшаясь с возрастом. Звуки отличаются не только частотой, но и тембром, придающие уникальность и своеобразную окраску голосу и звучанию различных музыкальных инструментов. Громкость звука зависит от ее амплитуды и измеряется в децибелах (логарифмическая шкала). Обычный разговор происходит при 50 — 60 дБ, а рок-музыка до 130 дБ, т.е. достигает болевого порога.



Рисунок 6.14 Схема слухового анализатора (рецептор)

Различают три вида слуховых ощущений: речевые, музыкальные и шумы. В этих видах ощущений звуковой анализатор выделяет четыре качества звука:

- силу (громкий — слабый),
- высоту (высокий — низкий),
- тембр,
- длительность звучания и темпоритмический узор воспринимаемых звуков.

Фонематическим называется слух, используя который можно различать звуки речи. Он формируется в течение жизни и зависит от речевой среды обитания. Хорошее знание иностранного языка предполагает выработку новой системы фонематического слуха. Способность к обучению иностранным языкам определяется фонематическим слухом, который также влияет и на грамотность письменной речи.

Музыкальный слух человека воспитывается и формируется, как и речевой. Способность наслаждаться музыкой является многовековым результатом развития музыкальной культуры человечества.

Шумы и шорохи — менее значимы для человека, если только они не мешают ему жить. Шумы могут вызывать приятный эмоциональный настрой, например шум дождя, рокот морского прибоя, а, один мой знакомый администратор компьютерной сети рассказывал, что он не может заснуть когда не слышит шума работающих вентиляторов от трех-четырёх компьютеров. Шумы также могут служить сигналом опасности — шипение газа, топот ног за спиной, вой сирены.

#### *Обоняние, осязание, вибрационные и проприоцептивные ощущения*

У человека сильнее всего развиты зрение и слух, соответственно они и наиболее изучены, хотя есть и другие чувства, которые также важны для человека в его повседневной жизни.

#### *Вибрационные ощущения*

Со слуховыми ощущениями можно связать вибрационную чувствительность, т.к. у них общая природа отражаемых физических явлений. Вибрационные ощущения отражают колебания упругой среды. Этот вид чувствительности можно назвать "контактным слухом". Специальных вибрационных рецепторов у человека не обнаружено. Считается, что вибрационное чувство является одним из самых древних видов чувствительности, и отражать вибрации внешней и внутренней среды могут все ткани организма.

В жизни человека вибрационная чувствительность подчиняется слуховой и зрительной. Познавательное значение вибрационной чувствительности возрастает в тех видах деятельности, где вибрации становятся сигналом неисправностей в работе машины. В жизни глухих и слепоглухих вибрационная чувствительность компенсирует потерю слуха. Организм здорового человека непродолжительные вибрации тонизируют, длительные и интенсивные — утомляют и вызывают болезненные явления.

#### *Обоняние*

Рецептор обонятельных ощущений — это окончания обонятельного нерва в носовой полости, он относится к дистантным. Микроскопические частицы веществ, попадающие в носовую полость с воздухом, являясь раздражителями, вызывают обонятельные ощущения.

У животных обоняние — основной дистантный рецептор, ориентируясь по запаху, животное находит пищу или избегает опасности. Сексуальное поведение животных зависит от выработки особых веществ — феромонов.

Обоняния органы, органы человека и животных, посредством которых осуществляется обоняние — восприятие обонятельных раздражителей (запахов). У человека это верхне-задняя область носовой полости с расположенными на боковых стенках 2 костными выступами — раковинами и частью носовой перегородки, покрытыми обонятельным эпителием. У многих млекопитающих с хорошо развитым обонянием — макросматиков — обонятельная область носа увеличена за счёт дополнительных раковин костной стенки носовой полости. У пресмыкающихся и некоторых млекопитающих в перегородке носа, кроме основных О. о., расположен вомероназальный, или Якобсонов орган.

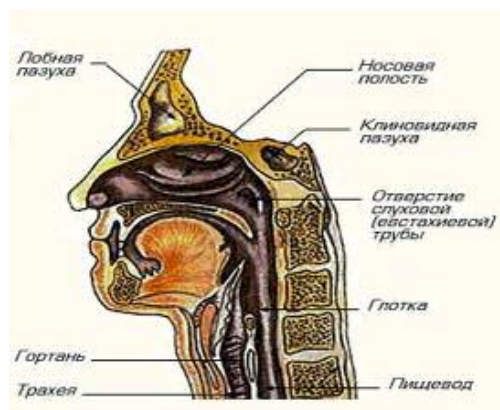


Рисунок 6.15 Обонятельный анализатор

У рыб органы обоняния представлены парными носовыми ямками, или мешками, расположенными на голове в соседстве с ротовым отверстием и включающими многочисленные соединительно-тканые пластинки, покрытые обонятельным эпителием. У насекомых органы обоняния служат чувствительные образования — обонятельные сенсиллы, размещающиеся главным образом на антеннах

Носовая полость человека делится особыми образованиями — носовыми раковинами — на три носовых хода. Когда мы спокойно дышим, то вдыхаемый воздух проходит по среднему и нижнему ходам. И только ничтожное количество воздуха попадает в верхний ход. Но если сделать специальное нюхательное движение (вспомните, как принюхиваются собаки), т. е. интенсивно втянуть воздух через нос, ноздри при этом чуть сузятся, и тогда воздушный поток, образуя вихри в носовых полостях попадет в верхний ход. В слизистой оболочке этого хода расположен орган обоняния — скопление обонятельных клеток. Площадь обонятельной области. У взрослого человека площадь обонятельной области равна примерно  $480 \text{ мм}^2$ .

Рот тоже чувствует запах. Есть еще путь проникновения частиц пахучих веществ в верхний носовой ход к обонятельным клеткам - изо рта. При разжевывании или проглатывании пищи пары ее попадают через носоглотку в полость носа. Вкусное чувствует не только язык, но и нос!

Под микроскопом обонятельные клетки оказываются похожими на веретена. Их свободные концы, обращенные в полость носа, оканчиваются отростками. Они имеют вид булавовидных утолщений с ресничками. Реснички способны двигаться. Эти подвижные обонятельные волоски длиной 30—40 А (ангстрем), по-видимому, и являются теми структурами, которые взаимодействуют с молекулами пахучих веществ. Нервные волокна, отходящие от обонятельных клеток, посылают в мозг сигналы о запахе. В 1952 г. англичанин Джон Эмур сообщил всему ученому миру, что он отобрал «семь формочек», т. е. нашел семь «первичных» запахов:

1. камфороподобный
2. мускусный
3. цветочный
4. мятный
5. эфирный
6. острый
7. гнилостный.

С помощью мощной современной техники удалось выяснить, какую же форму и размер имеют молекулы, вызывающие эти запахи. Оказалось, что приятный цветочный запах вызывают молекулы, имеющие форму диска с хвостиком, нечто вроде детского воздушного змея, а «прохладный» мятный запах дают клинообразные молекулы.

Из этих семи первичных запахов можно получить любой запах, смешивая их в определенных пропорциях. В этом смысле обоняние похоже на цветное зрение (любой цвет получается



смешен нем трех простых: красного, зеленого, синего) и на вкусовое ощущение, обладающее четырьмя категориями (сладкое, соленое, кислое и горькое). Различные опыты доказывают, что эта гипотеза, вероятно, правильна, но до окончательного доказательства ее и превращения в теорию запаха еще далеко.

В последнее время физиологам удалось зарегистрировать слабый биоэлектрический ответ отдельных обонятельных клеток на самые различные запахи. Сделали это они с помощью микроэлектродов — тонких стеклянных капилляров, заполненных хлористым калием, кончик которых, толщиной менее 1 мк, подводится к телу клетки или к ее нервному отростку. Вводя такие микроэлектроды в обонятельный орган лягушки, физиологи обследовали поочередно обонятельные клетки. И оказалось, что отдельные клетки по-разному реагируют на запахи. Больше того, удалось даже классифицировать запахи, т. е. найти 8 типов клеток, по-своему отвечающих на разные запахи.

Человеку в современном мире нет необходимости следовать обонятельным ощущениям, ориентируясь в окружающей среде. Функция обоняния у человека подавляется зрением и слухом. Отсутствие в языке специальных слов для обозначения обонятельных ощущений свидетельствует об их недостаточном развитии и нестойкости. Обычно говорят: "запах моря", "запах роз", "запах конюшни".

Обонятельная чувствительность тесно связана с вкусовой, помогает распознавать качества пищи. Обоняние предупреждает об опасной для организма воздушной среде, позволяет различать в ряде случаев химический состав веществ.

### *Вкус*

Вкусовые ощущения — контактные, возникающие при соприкосновении органа чувств (языка) с самим предметом. Чувство вкуса обнаруживает молекулы, растворенные в слюне. Язык помогает различать и вкусовые ощущения. На нем находятся 4000 маленьких бугорков различной формы - вкусовых сосочков, подразделяемых на категории. Каждый бугорок снабжен примерно 50 волокнами, которые передают информацию через нервную систему в мозг. При содержании в продукте 0,5% сахара возникает ощущение сладкого, при 0,25% соли - соленого, при 0,002% горького - ощущение горечи, а для появления ощущения кислого достаточно 0,001% кислоты.

Поверхность языка, кроме его основания, покрыта слизистой оболочкой, на которой располагаются химические рецепторы, возбуждающие вкус — сосочки. В зависимости от формы, различают несколько видов сосочков, что отличают язык.

Функцию анализаторов вкуса выполняют только желобовидные, окруженные валом и представляющие из себя латинскую V и грибовидные сосочки, располагающиеся на кончике языка, его тыльной стороне и по краям.

За осязательную функцию отвечают листовидные сосочки, которые чувствительны к изменению температуры. Яйцевидную форму имеют вкусовые почки, состоящие из 5-20 рецепторных клеток, опорных клеток, вкусовых волосков и маленькой поры, которая открывается к слизистой оболочке языка. Чувствительность сосочков определена к четырем вкусовым раздражителям - это кислое, горькое, сладкое и соленое. Головной мозг за счет соотношения и интенсивности узнает продукт, в котором они содержатся.

Для возбуждения рецепторов вкусовых почек и проникновения во вкусовую пору, вещество обязательно должно быть или жидким или растворенным в слюне. Клетки различных рецепторов начинают вырабатывать нервный импульс при возбуждении и затем подается сигнал в зону коры головного мозга, отвечающую за вкус. Блуждающим нервом и языкоглоточным осуществляется чувствительная иннервация, а двигательная иннервация осуществляется лицевым нервом.

Существуют четыре основных качества вкусовых раздражителей: кислое, сладкое, горькое, соленое. Из комбинаций этих четырех ощущений, к которым присоединяются движения языка, и возникает комплекс вкусовых ощущений.

Вначале сенсорный процесс происходит во вкусовых сосочках, причем каждый из сосочков имеет от 50 до 150 рецепторных клеток, которые быстро изнашиваются от соприкосновения с пищей и затем обновляются. Затем сенсорные сигналы поступают по нервам в задний мозг, таламус и вкусовую кору, обрабатывающую вкусовые ощущения.

Вкусовые ощущения, как и обонятельные, повышают аппетит человека. Анализируя качество пищи, вкусовые ощущения выполняют также защитную функцию и важны для выживания. При голодании вкусовая чувствительность повышается, при насыщении или пресыщении — понижается.

### *Кожа*

В кожных покровах имеется несколько самостоятельных анализаторных систем:

- тактильная (ощущения прикосновения),
- температурная,
- болевая.

Вес кожного покрова составляет примерно шестую часть от всей массы тела. Кожный покров каждого человека — это ни что иное, как защитный барьер, который предохраняет организм от всех негативных факторов окружающей среды. Именно на него возложены многочисленные функции, причем все они являются очень важными. Так как в состав кожного покрова входят миллионы потовых желез, именно он помогает регулировать температуру тела. Помимо этого кожному покрову присуще и антисептическое действие, которое предупреждает проникновение в организм весьма разнообразных патогенных микроорганизмов. Кожный покров защищает человека и от негативного воздействия ультрафиолетовых лучей.

Все виды кожной чувствительности относятся к контактной чувствительности. Наибольшее скопление тактильных клеток — на ладони, на кончиках пальцев и на губах. Кожные рецепторы передают информацию в спинной мозг, контактируя с двигательными нейронами, что делает возможным рефлекторные действия такие, как, например, как отдергивание руки от огня. Осязание — это тактильные ощущения руки вместе с мышечно-суставной чувствительностью.

Температурная чувствительность регулирует теплообмен между организмом и окружающей средой. Распределение тепловых и холодных рецепторов по коже неравномерно. Наиболее чувствительна к холоду спина, наименее — грудь.

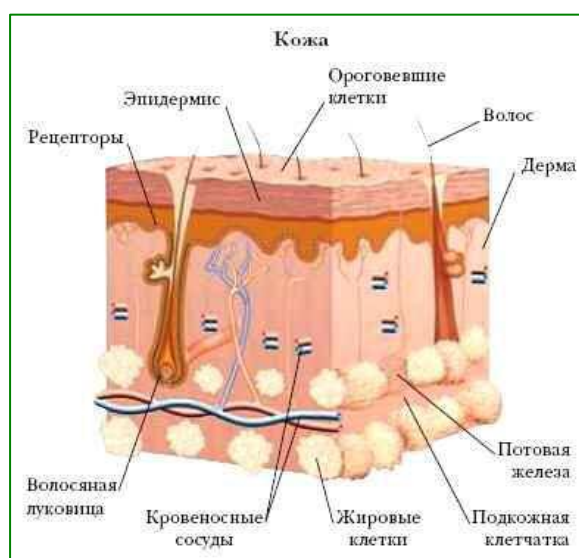


Рисунок 6.16 Строение кожного покрова человека

Сильное давление на поверхность тела вызывает болевое ощущение. Рецепторные окончания болевой чувствительности расположены под кожей, глубже, чем тактильные рецепторы. Там, где больше тактильных рецепторов болевых рецепторов меньше. Тактильная чувствительность дает знания о качествах предмета, а болевая чувствительность дает сигнал о вреде, наносимом раздражителем.

### *Проприоцептивная чувствительность*

#### **Кинестезия**

Кинестезическими ощущениями называют ощущения движения и положения отдельных частей тела. Рецепторы кинестезических ощущений расположены в мышцах и сухожилиях. Раздражение в этих рецепторах возникает под влиянием растяжения и сокращения мышц. Большое количество двигательных рецепторов расположено в пальцах рук, языке и губах, так как этими органами необходимо осуществлять точные и тонкие рабочие и речевые движения. Деятельность двигательного анализатора позволяет человеку координировать и контролировать свои движения. Упражнения для рук пакета "Комфорт" улучшают кровоснабжение, снижают напряжение и утомление, способствуя лучшей координации движений и повышению умственной работоспособности.

Понятно, что развитие кинестезических ощущений является одной из важнейших задач обучения. Речевые кинестезии формируются в младенческом и дошкольном периодах развития человека. Обучение иностранному языку требует выработки таких речевых кинестезий, которые не характерны для родного языка.

#### **Вестибулярное чувство**

Статическая, или гравитационная, чувствительность отражает положение нашего тела в пространстве. Рецепторы ее расположены в вестибулярном аппарате внутреннего уха: полукружные каналы и вестибулярные мешочки преобразуют сигналы об относительном движении и силе тяжести и передают их в мозжечок и участок коры височной области. Резкие и частые изменения положения тела относительно плоскости земли, такие, как качание на качелях или морская качка приводят к головокружению — "морской болезни".

Ощущения обеспечивают организму адекватную ориентировку в окружающей среде. Философы-идеалисты делали вывод об ограниченности познавательных возможностей человека, связывая это с ограниченностью органов чувств и разнообразием явлений в окружающем мире. Материалисты считали, что имеющихся органов чувств достаточно для полного познания мира. Познание идет вглубь, познавательная сила человека состоит в том, что к деятельности его органов чувств прибавляется деятельность мышления, которое раздвигает рамки познавательных возможностей.

Физиологическим механизмом ощущений является деятельность нервных аппаратов — анализаторов, состоящих из 3 частей:

1. рецептор — воспринимающая часть анализатора (осуществляет преобразование внешней энергии в нервный процесс)
2. центральный отдел анализатора — афферентные или чувствительные нервы
3. корковые отделы анализатора, в которых происходит переработка нервных импульсов.

Определенным рецепторам соответствуют свои участки корковых клеток. Специализация каждого органа чувств основана не только на особенности строения анализаторов-рецепторов, но и на специализации нейронов, входящих в состав центральных нервных аппаратов до которых доходят сигналы, воспринимаемые периферическими органами чувств. Анализатор является не пассивным приемником энергии, он рефлекторно перестраивается под воздействием раздражителей. Говоря о нейронной специализации следует помнить о уникальности медиаторов.

Движение стимула от внешнего к внутреннему миру поддерживается общим принципом для организма: сохранением целого организма посредством фиксации внешних факторов среды

доступным набором анализаторов (рецепторных систем). Однако, для каждого анализатора находят свои специфические особенности. Согласно когнитивному подходу движение стимула при его переходе из внешнего мира во внутренний, происходит следующим образом:

- стимул вызывает определенные изменения энергии в рецепторе,
- энергия преобразуется в нервные импульсы,
- информация о нервных импульсах передается соответствующим структурам коры головного мозга.

Ощущения зависят не только от возможности мозга и сенсорных систем человека, но также и от особенностей самого человека, его развития и состояния. При заболевании или утомлении у человека меняется чувствительность к некоторым воздействиям – факторам внешнего мира. Имеют место и случаи патологий, когда человек лишен, например, слуха или зрения. Если эта беда врожденная, то происходит нарушение притока информации, что может привести к задержкам психического развития. Если же эти дети были обучены специальным приемам, компенсирующим их недостатки, то возможно некоторое перераспределение внутри сенсорных систем, благодаря которому они смогут нормально развиваться.

### *Классификация ощущений*

Пять основных видов ощущений: зрение, слух, осязание, обоняние и вкус — были известны уже древним грекам. В настоящее время расширены представления о видах ощущений человека, можно выделить около двух десятков различных анализаторных систем, отражающих воздействие внешней и внутренней среды на рецепторы.

Классификацию ощущений производят по нескольким принципам. Основная и самая значительная группа ощущений доводит до человека информацию из внешнего мира, и связывает его с внешней средой. Это экстерорецептивные — контактные и дистантные ощущения, они возникают при наличии или отсутствии непосредственного контакта рецептора с раздражителем. Зрение, слух, обоняние относятся к дистантным ощущениям. Эти виды ощущений обеспечивают ориентировку в ближайшей среде. Вкусовые, болевые, тактильные ощущения — контактные.

По расположению рецепторов на поверхности тела, в мышцах и сухожилиях или внутри организма различают соответственно:

- экстероцепцию — зрительная, слуховая, тактильная и другие;
- проприоцепцию — ощущения с мышц, сухожилий;
- интероцепцию — ощущения голода, жажды.

В ходе эволюции всего живого чувствительность претерпевала изменения от самой древней до современной. Так, дистантные ощущения можно считать современнее контактных, но в структуре самих контактных анализаторов также можно выявить более древние и совсем новые функции. Так, например, болевая чувствительность более древняя, чем тактильная. Такие принципы классификации помогают сгруппировать все виды ощущений в системы и увидеть их взаимодействие и связи.

## **6.5 Взаимная связь сенсорных систем**

Рецепторы, проводящие нервные пути и соответствующие участки в коре головного мозга, называются анализаторами. Для возникновения ощущения необходима работа всего анализатора в целом, следовательно, нельзя сказать, что зрительные ощущения возникают в глазу. Только анализ нервного импульса, поступающего от глаза в соответствующие участки коры головного мозга (затылочная часть), приводит к возникновению зрительного ощущения.

Деятельность анализаторов условно- рефлекторна. Сформированный в коре головного мозга нервный импульс по центробежным (эфферентным (от лат. «efferentis» - выносящий) нервным путям, поступая на двигательные или секреторные механизмы, приводит к той или иной ответной реакции, вызывает соответствующую настройку чувствительности рецептора. Мозг, получая обратный сигнал о деятельности рецептора, непрерывно регулирует его работу.

Органы чувств неразрывно связаны с органами движения. Например, в процессе зрительных ощущений глаз совершает непрерывные движения, как бы ощупывая предмет. Неподвижный глаз практически слеп.

Таким образом, процесс ощущений - это не одноактное пассивное отражение того или иного свойства, а активный процесс, сложнейшая деятельность анализаторов, имеющая определенную структуру. Деятельность различных анализаторов взаимосвязана. Совокупность всех анализаторов называется сенсорной сферой психики человека.

В зависимости от модальности анализатора различаются следующие виды ощущений: зрительные, слуховые, кожные, обонятельные, вкусовые, кинестезические, статические, вибрационные, органические и болевые. Различаются также контактные и дистантные ощущения. Работа каждого анализатора имеет свои специфические закономерности. Наряду с этим все виды ощущений подчинены общим психофизиологическим закономерностям. Для возникновения какого-либо ощущения раздражитель должен иметь определенную величину интенсивности. Минимальная величина раздражения, которая вызывает едва заметное ощущение, называется абсолютным нижним порогом ощущения. Способность ощущать эти самые слабые раздражения называется абсолютной чувствительностью. Она всегда выражается в абсолютных числах. Например, для возникновения ощущения давления достаточно воздействия 2 мг на 1 кв.мм. поверхности кожи.

Верхний абсолютный порог ощущения - максимальная величина раздражения, дальнейшее увеличение которой вызывает исчезновение ощущения или болевое ощущение. Например, сверхгромкий звук вызывает боль в ушах, а сверхвысокий (по частоте колебаний свыше 20000 Гц) - вызывает исчезновение ощущения (слышимый звук переходит в ультразвук). Давление 300 г/кв.мм вызывает боль.

Наряду с абсолютной чувствительностью следует различать относительную чувствительность - чувствительность к различению интенсивности одного воздействия от другого. Относительная чувствительность характеризуется порогом различения.

Порог различения, или дифференциальный порог, - едва ощущаемое минимальное различие в силе двух однотипных раздражителей.

Порог различения - это относительная величина (дробь), которая показывает, какую часть первоначальной силы раздражителя надо прибавить (или убавить), чтобы получить едва заметное ощущение изменения в силе данных раздражителей.

Так, если взять груз в 1 кг и затем прибавить еще 10 г, то этой прибавки никто ощутить не сможет; чтобы почувствовать увеличение прибавки веса необходимо добавить 1/30 часть первоначального веса, т.е. 33 г. Таким образом, относительный порог различения силы тяжести равен 1/30 части силы первоначального раздражителя.

Относительный порог различения яркости света равен 1/100; силы звука - 1/10; вкусовых воздействий - 1/5. Эти закономерности открыты Бугером<sup>31</sup> и Вебером<sup>32</sup> (закон Бугера-Вебера).

## 6.6 Психофизиология и биофизика восприятия

Два столетия назад, в 1760 г., П. Бугер исследовал свою способность различать тень, отбрасываемую свечой, если экран, на который падает тень, одновременно освещается другой свечой. Прделанные измерения позволили установить константу освещенности. В 1834 г. Э.Вебер повторил забытые к тому времени опыты П. Бугера. Изучая различение веса, он показал, что минимально воспринимаемая разница в весе представляет собой постоянную величину, равную приблизительно 1/30, т.е. груз в 31 г различается от груза в 30 г; груз в 62 г от груза в 60 г; 124 г от 120 г и т. д. Такое же постоянство в отношении минимального воспринимаемого прироста раздражения к его исходной величине Вебер установил для зрения (различение длины линий) и слуха (различение высоты тона). Вебер предполагал, что им обнаружен важный общий принцип, однако специального закона он не сформулировал.

Выражение «закон Вебера» принадлежит Г. Фехнеру<sup>33</sup>, но впоследствии укоренилось выражение «закон Вебера—Фехнера», так как роль Фехнера в разработке проблемы измерения

ощущений исключительно велика. Фехнер рассуждал следующим образом. Рассуждения Г. Фехнера были такими: «Мы не можем измерить ощущение. Мы можем только удостовериться, если одно ощущение больше, меньше или равно другому ощущению. Но поскольку мы можем измерять стимулы, мы можем измерить и минимальный стимул, необходимый «для вызова ощущения или для того, чтобы минимально усилить или минимально ослабить имеющееся в наличии ощущение. Поступая таким образом, мы измеряем чувствительность как величину, обратную порогу».

Фехнер ввел понятие об абсолютной и различительной (или дифференциальной, или разностной) чувствительности: абсолютная чувствительность измеряется абсолютным порогом, т. е. минимальной интенсивностью раздражения, вызывающей ощущение, различительная чувствительность измеряется разностным порогом, т. е. минимальным приростом интенсивности раздражения, вызывающим усиление или ослабление ощущения, по отношению к исходной интенсивности раздражения. Так, если груз в 60 г ( $R$ ) оценивается как равный по весу в 61 г и чуть более легкий, чем груз в 62 г ( $R_1$ ), то минимальный воспринимаемый прирост веса будет равен:

$$\Delta R = R_1 - R = 62 - 60 = 2 \text{ г,}$$

а разностный порог (отношение Вебера) будет равен

$$\Delta R/R = 2/60 = 1/30$$

Закон Вебера выражается, таким образом, формулой

$$\Delta R/R = \text{константа} \quad (6.1)$$

для едва воспринимаемого прироста величины раздражения  $R$ .

Фехнер предположил, что если  $\Delta R/R = \text{константа}$ , то и минимальный прирост ощущения ( $\Delta S$ ) относительно исходного уровня ощущения ( $S$ ) тоже константа, т. е.

$$\Delta S = c \frac{\Delta R}{R} \quad (6.2)$$

где  $c$  — константа пропорциональности. Формула (6.2) — это «основная формула Фехнера». Введение  $\Delta S$  в уравнение (6.2) следует рассматривать как заключение Фехнера о равенстве между собой всех  $\Delta S$ , всех минимальных приростов ощущения. Таким образом, приросты ощущения  $\Delta S$  рассматриваются Фехнером как единицы измерения. Интегрируя уравнение (6.2),

$$\text{Фехнер получил: } S = c \ln R + C \quad (6.3)$$

где  $C$  — константа интегрирования, а  $e$  — основание натуральных логарифмов. С помощью этой формулы, зная обе константы  $c$  и  $C$ , можно вычислить величину ощущения для стимула любой интенсивности. Однако поскольку константы неизвестны, эта формула неудовлетворительна, и Фехнер заменил  $C$ , сделав допущение о нулевой величине  $S$  при пороговой величине  $R$ .

При  $R=r$ , т.е. при величине раздражения, равной абсолютному порогу,  $S = 0$ . Подставляя значения  $R$  и  $S$  при  $R = r$  в формулу (3), получаем:

$$0 = \ln r + C$$

$$C = -c \ln r$$

Теперь мы можем заменить  $C$  в формуле (3):

$$S = c \ln R - c \ln r = c(\ln R - \ln r) = c \ln \frac{R}{r}$$

Путем соответствующего изменения константы  $c$  на  $k$  переходят от натуральных логарифмов к десятичным, тогда имеем:

$$S = k \lg \frac{R}{r} \quad (6.4)$$

Это и есть формула для измерения ощущений. Шкала  $S$  — это шкала едва различимых приростов ощущения над нулем, т. е. над ощущением при абсолютном пороге. Затем Фехнер сделал еще одно допущение. Он предположил, что мы можем измерять  $R$ , любой надпороговой стимул, его отношением к  $r$ , пороговому стимулу. Если, таким образом, принять  $r$  за единицу измерения,  $r = 1$ , то

$$S = k \lg R \quad (6.5)$$

Этой последней формуле (6.5) Фехнер и дал название «закон Вебера». Выраженная словами, она гласит: величина ощущения пропорциональна логарифму величины раздражения. Разумеется, закон Вебера выражается формулой (6.1), а не формулой (6.5). Формула (6.5) выведена, как мы видели, при ряде условных допущений: во-первых, что единицей  $R$  является пороговая величина стимула  $r$ , во-вторых, что  $S = 0$  при пороге, т. е. при  $R = r$ , в-третьих, что все  $\Delta S$ , все минимальные воспринимаемые приросты величины раздражения, равны между собой. Прежде всего формула (5) требует соблюдения формулы (6.1), а между тем последующие эксперименты показали, что отношение Вебера постоянно не во всем диапазоне интенсивностей раздражения. Тем не менее, несмотря на бесчисленную критику и все ограничения, закон Бугера—Вебера—Фехнера имеет достаточно широкую зону приложения. Существенно, что формула Фехнера (6.5) приложима к деятельности некоторых изолированных рецепторов. В определенном диапазоне

интенсивностей частота токов действия есть линейная функция логарифма интенсивности. Это показано на мышечном веретене Мэтьюсом (1931) и на глазу *Limulus* Хартлайном и Грэмом (1932). Разумеется, здесь приходится говорить не об  $S$ -ощущении, а об  $E$ -возбуждении:

$$E = k \log R$$

Фехнер соединял в себе физика, психофизиолога и философа-идеалиста. Отвергая его идеалистические построения, мы должны признать, что как физик он внес в физиологию органов чувств человека новые точнейшие методы количественного измерения отношения стимул — ответ. Это, во-первых, уже описанный нами метод измерения едва различимых приростов величины раздражения, позже названный методом пределов, во-вторых, метод проб и ошибок, позже названный методом постоянного стимула (исследуемый сравнивает целый ряд стимулов с одним и тем же постоянным стимулом по какому-нибудь признаку — больше или меньше, темнее или светлее, длиннее или короче и т. д.), и, в-третьих, метод средней ошибки (исследуемый сам подбирает стимул, равный заданному или в то или иное число раз больший или меньший заданного). Фехнер установил значение изменчивости при «психофизических», как он выражался, измерениях, необходимость определения средних и крайних величин и законы изменчивости средних величин, т. е. установил необходимость статистических методов.

Фехнер считается одним из основателей экспериментальной психологии, а физиологи вправе сказать, что он развил открытие Бугера—Вебера в закон, разработал метод измерения различительной чувствительности органов чувств и, таким образом, заложил основы измерения

нервных процессов у человека с помощью варьирования и точного измерения наносимых раздражений

Закон Бугера-Вебера относится только к средней зоне интенсивности раздражителей. Иначе говоря, относительные пороги теряют значение при очень слабых и очень сильных раздражителях. Это было установлено Фехнером.

Фехнер установил также, что если интенсивность раздражителя увеличивать в геометрической прогрессии, то ощущение будет увеличиваться лишь в арифметической прогрессии. (Закон Фехнера).

Нижние и верхние абсолютные пороги ощущений (абсолютная чувствительность) характеризуют пределы человеческой чувствительности. Но чувствительность каждого человека изменяется в зависимости от различных условий.

Так, входя в плохо освещенное помещение, мы вначале не различаем предметы, но постепенно под влиянием данных условий чувствительность анализатора повышается.

Находясь в накуренном помещении или в помещении с какими-либо запахами, мы через некоторое время перестаем замечать эти запахи (понижается чувствительность анализатора). Когда из плохо освещенного пространства мы попадаем в ярко освещенное, то чувствительность зрительного анализатора понижается.

Изменение чувствительности анализатора в результате его приспособления к действующим раздражителям называется адаптацией.

Разные анализаторы имеют различную скорость и различный диапазон адаптации. К одним раздражителям адаптация происходит более быстро, к другим - медленнее. Более быстро адаптируются обонятельные и тактильные анализаторы. Полная адаптация к запаху йода наступает через одну минуту. Через три секунды ощущение давления отражает только 1/5 силы раздражителя (поиск очков, сдвинутых на лоб, - один из примеров тактильной адаптации). Еще медленнее адаптируются слуховой, вкусовой и зрительный анализаторы. Для полной адаптации к темноте необходимо 45 мин. После этого периода зрительная чувствительность увеличивается в 200 000 раз (самый высокий диапазон адаптации).

Явление адаптации имеет целесообразное биологическое значение. Оно содействует отражению слабых раздражителей и предохраняет анализаторы от чрезмерного воздействия сильных раздражителей.

Чувствительность зависит не только от воздействия внешних раздражителей, но и от внутренних состояний.

Повышение чувствительности анализаторов под влиянием внутренних (психических) факторов называется сенсбилизацией. Так, например, слабые вкусовые ощущения повышают зрительную чувствительность. Это объясняется взаимосвязью данных анализаторов, их системной работой.

Сенсбилизация, обострение чувствительности, может быть вызвано не только взаимодействием ощущений, но и физиологическими факторами, введением в организм тех или иных веществ. Например, для повышения зрительной чувствительности существенное значение имеет витамин А.

Чувствительность повышается, если человек ожидает тот или иной слабый раздражитель, когда перед ним выдвигается специальная задача различения раздражителей. Чувствительность отдельного человека совершенствуется в результате упражнения. Так, дегустаторы, специально упражняя вкусовую и обонятельную чувствительность, различают разнообразные сорта вин, чая и могут даже определить, когда и где изготовлен продукт.

У людей, лишенных какого-либо вида чувствительности, осуществляется компенсация (возмещение) этого недостатка за счет повышения чувствительности других органов (например, повышение слуховой и обонятельной чувствительности у слепых).

Взаимодействие ощущений в одних случаях приводит к сенсбилизации, к повышению чувствительности, а в других случаях - к ее понижению, т.е. к десенсбилизации. Сильное возбуждение одних анализаторов всегда понижает чувствительность других анализаторов. Так, повышенный уровень шума в «громких цехах» понижает зрительную чувствительность.



Одним из проявлений взаимодействия ощущений является контраст ощущений. Контраст ощущений - это повышение чувствительности к одним свойствам под влиянием других, противоположных свойств действительности. Например, одна и та же фигура серого цвета на белом фоне кажется темной, а на черном - светлой.

Иногда ощущения одного вида могут вызвать добавочные ощущения. Например, звуки могут вызвать цветовые ощущения, желтый цвет - ощущение кислого. Это явление называется синестезией.

Зрительные ощущения - ощущения цвета и света (перепадов яркости). Для зрительных ощущений необходимо воздействие электромагнитных волн на зрительный рецептор - сетчатку глаза.

Ощущаемые человеком цвета делятся на хроматические (от греч. «chroma» - цвет) и ахроматические - бесцветные (черный, белый и промежуточные оттенки серого цвета). В центральной части сетчатки преобладают нервные клетки - колбочки, чувствительные к различным зонам светового спектра. Световые (электромагнитные) лучи разной длины вызывают разные цветовые ощущения.

Глаз чувствителен к участку электромагнитного спектра от 300 до 700 нм (нанометров). Длина волны 680 нм дает ощущение красного; 580 - желтого; 520 - зеленого; 430 - синего; 390 - фиолетового цветов. Смещение всех воспринимаемых электромагнитных волн дает ощущение белого цвета. Центральная нервная система человека обладает способностью классифицировать распределение световой энергии, попадающей в глаз. Цвет - это психическое явление, а не свойство электромагнитной энергии, это ощущение человека, вызываемое различной энергией.

Существует трехкомпонентная теория цветного зрения, согласно которой все многообразие цветовых ощущений возникает у нас в результате работы лишь трех цветовоспринимающих рецепторов - красного, зеленого и синего (колбочки делятся на группы этих трех цветов). В зависимости от степени возбуждения трех вышеуказанных цветорецепторов возникают различные цветовые ощущения. Если все три цветорецептора возбуждены в одинаковой мере, то возникает ощущение белого цвета.

К различным участкам спектра наш глаз имеет неоднородную чувствительность. Чувствительность к синему цвету значительно меньше, чем к зеленому и желтому цветам.

Глаз наиболее чувствителен к световым лучам с длиной волны 555 - 565 нм. Чувствительность зрительного анализатора в условиях сумерек перемещается в сторону более коротких волн - 500 нм (синий цвет). Эти лучи начинают казаться более светлыми (явление Пулькине).

Ближе к краю сетчатки расположены нервные окончания в виде палочек, приспособленные к отражению перепадов яркости цвета - это инструмент сумеречного зрения.

В сетчатке каждого глаза насчитывается около 130 млн. палочек и 7 млн. колбочек.

В условиях достаточно яркого освещения в работу включаются колбочки, аппарат палочек выключается. При слабой освещенности в работу включаются только палочки. (Вот почему при сумеречном освещении мы не различаем хроматические цвета, т.е. цветовую окраску предметов.)

Зрительный анализатор имеет исключительно высокую чувствительность. Для возникновения едва заметного светового ощущения достаточно нескольких квантов световой энергии. Коровкой частью зрительного анализатора является 17-е поле затылочной области коры головного мозга, которая построена по экранному принципу, т.е. разные точки сетчатки имеют проекцию в разных точках коры. Здесь же имеются нервные клетки, объединяющие зрительные возбуждения.

Для зрительных возбуждений характерна некоторая инертность. Это является причиной возникновения последовательных образов - сохранения следа светового раздражения после прекращения воздействия светового раздражителя. (Вот почему мы не замечаем перерывов между кадрами кинофильма. Они оказываются заполненными следами от предшествующего кадра.)

Люди с ослабленным аппаратом колбочек плохо различают хроматические цвета (этот недостаток, описанный английским физиком Дальтоном, называется дальтонизмом). Ослабле-

ние работы аппарата палочек затрудняет видение предметов в сумеречном освещении (этот недостаток называется куриной слепотой).

Резкая смена освещенности понижает зрительную чувствительность. На больших расстояниях лучше всего воспринимаются черные объекты на желтом фоне. Цветовая однотипность, как и резкие цветовые контрасты, утомляет зрение.

Наиболее благоприятно гармоничное сочетание цветов. Для рабочей обстановки предпочтительна мягкость тонов, небольшая цветовая насыщенность. При различении объектов цветовое их сходство может привести к затруднению их дифференцирования. Предметы одного цвета могут быть ошибочно отнесены к однородной группе объектов. Для наилучшего цветового различения оптимальны объекты с угловой величиной 1-3 град.

Слуховые ощущения. Звуковые волны, действующие на слуховой рецептор, представляют собой сгущения и разрежения воздуха в результате колебания издающих звуки предметов. Эти колебания концентрируются наружным ухом и через слуховой проход воздействуют на барабанную перепонку.

Колебания барабанной перепонки передаются через систему косточек среднего уха (наковальню, молоточек и стремечко) во внутреннее ухо, в котором находится улитка (спиральное костное образование). Улитка заполнена жидкостью. В результате периодических колебаний воздуха возникают колебательные движения жидкости в улитке. Эти колебания и воздействуют на слуховой рецептор - орган Корти. Кортиев орган располагается в спирально завитом костном канале внутреннего уха — улитковом ходе.

Орган Корти состоит из одного ряда внутренних волосковых клеток и трех рядов наружных волосковых, опорных и столбовых клеток. Между наружными и внутренними клетками расположены опорные клетки Дейтерса, кнаружи от них — высокие опорные клетки Гензена. а далее, кнаружи, - цилиндрические клетки Клаудиуса.

Столбовые клетки формируют туннель органа Корти. Сам перепончатый проток улитки заполнен эндолимфой. Волосковые клетки омываются кортилимфой, которая, вероятно, образуется капиллярами, расположенными под базилярной мембраной.

Основной частью этого органа является мембрана, состоящая из 24 тысяч волокон. Длина этих волокон возрастает от основания улитки к вершине.

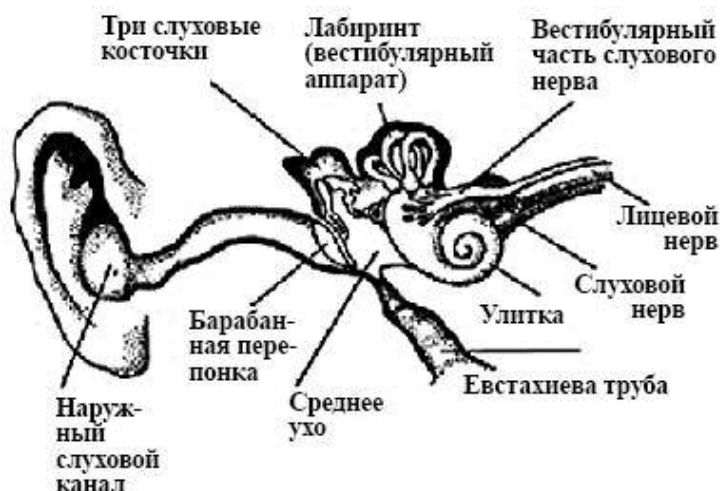


Рисунок 6.17 Схема слухового анализатора

Предполагается, что эти волокна отвечают на внешние звуковые воздействия по принципу резонанса. Резонирующее колебание того или иного волокна трансформируется в нервный импульс, который соответствующим образом интерпретируется в височной области коры го-

ловного мозга. Слуховые ощущения отражают высоту, силу и тембр звука. Высота звука определяется числом колебаний источника звука в 1 с. (1 колебание в секунду измеряется в Гц). Орган слуха чувствителен к звукам в пределах от 20 до 20 тыс. колебаний в секунду. Но наибольшая слуховая чувствительность лежит в пределах 2000 – 3000 Гц (это высота звука, соответствующая крику испуганной женщины).

За верхним порогом звуковой чувствительности (т.е. свыше 20 000 Гц), расположены ультразвуки. Пороги различения звуков по их высоте составляют 1/20 полутона (т.е. различается до 20 промежуточных ступеней между звуками, издаваемыми двумя соседними клавишами рояля). Интенсивность слухового ощущения - громкость - зависит от интенсивности звука, т.е. от амплитуды колебания источника звука и от высоты звука.

Порог слухового ощущения отдельного человека значительно изменяется в зависимости от различных обстоятельств на протяжении небольшого промежутка времени (в пределах 5 дБ). С возрастом происходит понижение чувствительности к звукам высокой частоты.

### *Кожные ощущения*

Кожные ощущения подразделяются на тактильные (ощущение прикосновения и давления), ощущение боли, ощущение тепла и ощущение холода. Каждый из этих видов кожных ощущений имеет свои рецепторы. Тактильные ощущения - ощущения прикосновения и давления. Тактильные рецепторы наиболее многочисленны на кончиках пальцев и языка. Если на спине две точки прикосновения воспринимаются раздельно лишь на расстоянии 5 см, то на кончике пальцев и языка они воспринимаются как раздельные на расстоянии 1 мм.

В коре головного мозга наиболее широко представлены рецепторы пальцев рук (это связано со значением рук в труде человека). Температурные ощущения возникают от раздражения терморецепторов кожи. Существуют отдельные рецепторы для ощущения тепла и холода. По поверхности тела эти рецепторы располагаются неравномерно, в одних местах больше, в других меньше. Например, к холоду и боли наиболее чувствительна кожа спины и шеи, а к горячему - кончики пальцев и языка. Различные участки кожного покрова имеют разную температуру. Болевые ощущения вызываются механическими, температурными и химическими воздействиями, которые достигают интенсивности, способной к разрушению организма. Болевые ощущения в значительной мере связаны с подкорковыми центрами, которые регулируются корой головного мозга. Они поддаются в некоторой степени торможению через вторую сигнальную систему.

Присущая данному участку кожи температура является физиологическим нулем. Ощущение тепла или холода возникает в зависимости от соотношения температуры воздействия с постоянной температурой данного участка кожи.

Обонятельные ощущения. Обонятельные ощущения возникают в результате раздражения частицами пахучих веществ, находящихся в воздухе, слизистой оболочки носовой полости, где находятся обонятельные клетки. Корковые центры обонятельного анализатора находятся в височной области.

Вещества, раздражающие обонятельные рецепторы, проникают в полость носоглотки как со стороны носа, так и со стороны носоглотки. Это позволяет определить запах вещества как на расстоянии, так и находящегося во рту.

Запахи влияют на формирование ощущения вкуса.

Вкусовые ощущения. Все многообразие вкусовых ощущений состоит из комбинации четырех вкусов: горького, соленого, кислого и сладкого. Вкусовые ощущения вызываются химическими веществами, растворенными в слюне или в воде.

Рецепторами вкусовых ощущений являются нервные окончания, расположенные на поверхности языка, - вкусовые сосочки. Рецепторы вкусовых ощущений расположены на поверхности языка неравномерно. Отдельные участки поверхности языка наиболее чувствительны к отдельным вкусовым воздействиям: кончик языка чувствителен к сладкому, задняя часть языка - к горькому, а края - к кислому. Поверхность языка, так же, как и слизистая оболочка носа, чувствительна к прикосновениям, т.е. участвует в формировании тактильных ощущений.

Корковые центры вкусового анализатора находятся в височной области. В результате голодания значительно повышается чувствительность к сладкому и понижается чувствительность к горькому и кислому. Кинестезические, или двигательные, ощущения - мышечные ощущения (от греч. «kineo» - движение).

В трудовых процессах наиболее существенны ощущения, связанные с движением руки. Особую роль при этом играет большой палец руки, который, противопоставляясь другим пальцам, образует как бы точку отсчета (при восприятии величины и формы осязаемых предметов). Осязание - это комплексное восприятие, состоящее из сочетания двигательных и тактильных ощущений. Особенно важную роль двигательные ощущения играют при формировании образов и в речевой деятельности. Корковыми центрами двигательного анализатора являются области передней центральной извилины. При осуществлении движений в эту область коры поступают импульсы, которые сигнализируют о скорости движения и напряжении мышц.

Двигательные ощущения человека очень точны, на их основе осуществляется постоянная нервная регуляция мышц в каждый момент совершения движения. Если двигательные рецепторы нарушаются, то человек не может осуществить движение без зрительного контроля.

Статические ощущения - ощущение положения тела и пространстве относительно направления силы тяжести, ощущение равновесия. Рецепторы этих ощущений находятся во внутреннем ухе.

Рецептором вращательных движений тела являются полукружные каналы внутреннего уха, расположенные в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. При ускорении или замедлении вращательного движения жидкость, заполняющая полукружные каналы, оказывает давление (по закону инерции) на чувствительные волоски, которые вызывают соответствующее возбуждение. Перемещение в пространстве по прямой линии отражается в отолитовом аппарате. Он состоит из чувствительных клеток с волосами, над которыми расположены отолиты (подушечки с кристаллическими включениями). Изменение положения кристаллов сигнализирует мозгу направление прямолинейного движения тела. Полукружные каналы и отолитовый аппарат называются вестибулярным аппаратом. Он связан с височной областью коры и мозжечком посредством вестибулярной ветви слухового нерва.

Сильное перевозбуждение вестибулярного аппарата вызывает тошноту, так как этот аппарат связан с внутренними органами.

Вибрационные ощущения возникают в результате отражения колебаний от 15 до 1500 Гц в упругой среде. Эти колебания отражаются всеми частями тела. Вибрационная чувствительность повышается у людей, потерявших зрение.

Для человека крайне утомительны и даже болезненны вибрации порядка 5 Гц. Органические ощущения - ощущения, связанные с интерорецепторами, расположенными во внутренних органах. К ним относятся ощущения сытости, голода, удушья, тошноты, боли и т.д.

Интерорецепторы связаны с корой через подкорковые образования - гипоталамус. Органические ощущения не дают точной локализации, а иногда носят подсознательный характер. Сильные отрицательные органические ощущения могут дезорганизовать сознание человека.

## **6.7 Рецептивное поле рецепторов**

Рецептивным полем называется область, занимаемая совокупностью всех рецепторов, стимуляция которых приводит к возбуждению сенсорного нейрона (рис. 6.18). Максимальная величина рецептивного поля первичного сенсорного нейрона определяется пространством, которое занимают все ветви его периферического отростка, а число рецепторов, имеющих в этом пространстве, указывает на плотность иннервации. Высокая плотность иннервации сочетается, как правило, с малыми размерами рецептивных полей и, соответственно, высоким пространственным разрешением, позволяющим различать стимулы, действующие на соседние рецептивные поля.

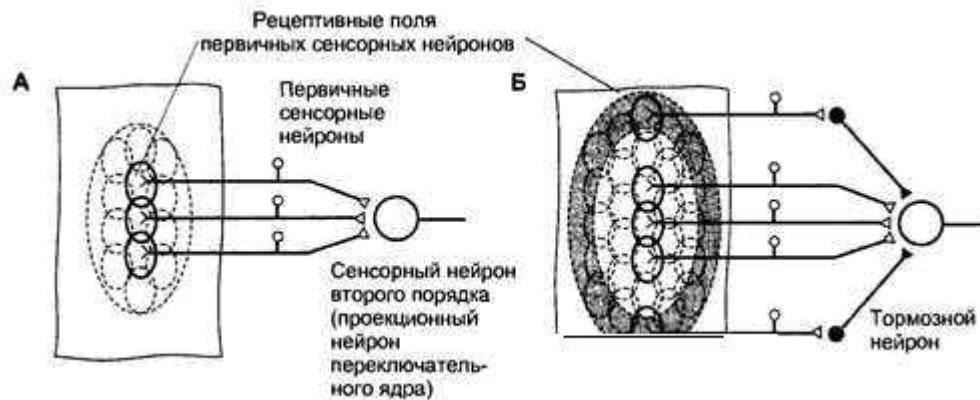


Рисунок 6.18 Рецептивные поля

Малые рецептивные поля типичны, например, для центральной ямки сетчатки и для пальцев рук, где плотность рецепторов значительно выше, чем на периферии сетчатки или в коже спины, для которых характерны большая величина рецептивных полей и меньшее пространственное разрешение. Рецептивные поля соседних сенсорных нейронов могут частично перекрывать друг друга, поэтому информация о действующих на них стимулах передается не по одному, а по нескольким параллельным аксонам, что повышает надежность ее передачи.

Рецептивные поля первичных сенсорных нейронов ограничены областью их чувствительных окончаний. Рецептивное поле переключательного нейрона образуется из суммы рецептивных полей конвергирующих к нему первичных сенсорных нейронов. Б. Раздражение центральной или периферической области рецептивного поля сенсорного нейрона второго и следующих порядков сопровождается противоположным эффектом. Как видно на схеме, раздражение центра рецептивного поля вызовет возбуждение проекционного нейрона, а раздражение периферической области — торможение с помощью интернейронов переключательного ядра (латеральное торможение). В результате контраста, создаваемого между центром и периферией рецептивного поля, выделяется информация для передачи на следующий иерархический уровень.

Величина рецептивных полей сенсорных нейронов второго и следующих порядков больше, чем у первичных сенсорных нейронов, поскольку центральные нейроны получают информацию от нескольких конвергирующих к ним нейронов предшествующего уровня. От центра рецептивного поля информация передается непосредственно к сенсорным нейронам следующего порядка, а от периферии — к тормозным интернейронам переключательного ядра, поэтому центр и периферия рецептивного поля являются реципрокными по отношению друг к другу. В результате сигналы от центра рецептивного поля беспрепятственно достигают следующего иерархического уровня сенсорной системы, тогда как сигналы, поступающие от периферии рецептивного поля, тормозятся (в другом варианте организации рецептивного поля легче пропускаются сигналы от периферии, а не от центра). Такая функциональная организация рецептивных полей обеспечивает выделение наиболее значимых сигналов, легко различаемых на контрастном с ними фоне.

Сенсорные нейроны низшего иерархического уровня способны передавать электрические сигналы одновременно нескольким нейронам следующего уровня благодаря дивергенции к ним своих аксонов. Это повышает надежность передачи информации от одного иерархического уровня к другому и позволяет сохранять чувствительность сенсорной системы при утрате отдельных нейронов. Возбуждение нейронов более высокого иерархического уровня определяется не только действием на них нейронов предыдущего уровня, но и механизмом латерального торможения, существующего в переключательных ядрах (рис.6.19).

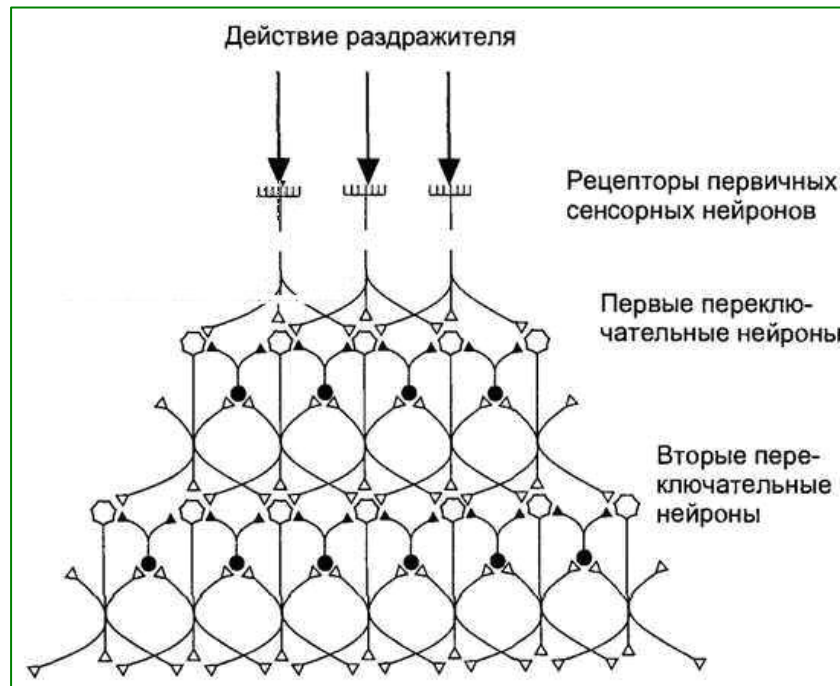


Рисунок 6.19. Схема латерального торможения в сенсорных системах.

Тормозные интернейроны возбуждаются возвратными коллатералими переключающих сенсорных нейронов: чем сильнее возбужден переключающий нейрон, тем большее торможение соседних переключающих нейронов он вызовет. Степень возбуждения переключающих нейронов определяется интенсивностью раздражения центра или периферии его рецептивного поля. В результате возбуждение будет передаваться от одной части рецептивного поля на фоне торможения или прерывания сигналов от другой его части, что создает эффект контрастирования, способствующий различению действующих стимулов.

Латеральное торможение происходит вследствие активации тормозных интернейронов переключающего ядра коллатералими возбуждающих нейронов. Чем сильнее возбужден релейный сенсорный нейрон, тем больше он активирует тормозные нейроны, которые подавляют активность соседних релейных нейронов. Релейные нейроны, передающие сигналы от центра рецептивного поля, сильнее других повышают активность тормозных нейронов, а их влияние на соседние релейные нейроны делает еще большим контраст между возбужденными и тормозимыми нейронами, выделяя линию передачи избранных сигналов.

Высшие уровни сенсорной системы регулируют переработку информации в низших по отношению к ним переключающих ядрах посредством нисходящего торможения или усиления передаваемых сигналов. Нисходящее торможение (рис.6.20) происходит вследствие активации тормозных нейронов переключающего ядра, деятельность которых определяют нисходящие пути, начинающиеся на более высоком иерархическом уровне сенсорной системы. В результате нисходящего торможения повышается порог афферентной синаптической передачи в переключающем ядре низшего уровня. Нисходящее торможение представляет собой регуляцию сенсорного восприятия по механизму отрицательной обратной связи. Тормозные интернейроны переключающих ядер уменьшают частоту передаваемых на следующий уровень сигналов, в связи с чем сенсорное ощущение ослабляется.

Нисходящее усиление происходит с помощью возбуждающих интернейронов переключающего ядра, которые активируются аксонами нейронов более высокого иерархического уровня. Вследствие этого в управляемом по механизму положительной обратной связи переключающем ядре понижается порог синаптической передачи, что делает возможным прохождение относительно слабых сигналов на следующий иерархический уровень. Одновременное

использование механизмов отрицательной и положительной обратной связи позволяет освободиться от избыточной информации, подавлять «шум», т. е. нейронную активность, не содержащую физиологически значимых сообщений, и одновременно выделять и усиливать сигналы, на которых будет сосредоточено внимание.

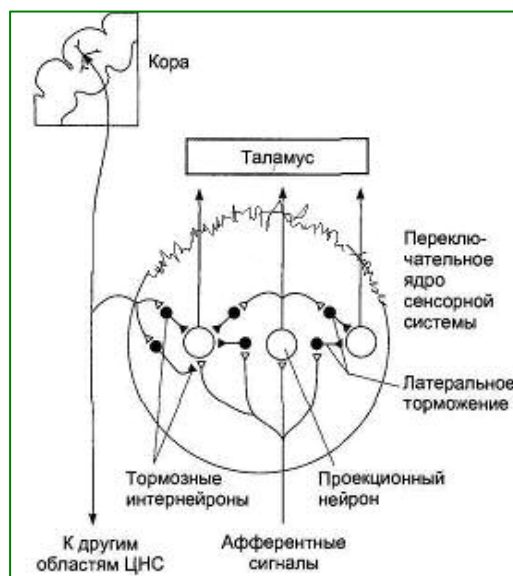


Рисунок 6.20 Схема нисходящего торможения в сенсорных системах.

Передачу аfferентных сигналов от одного иерархического уровня сенсорной системы к другому в переключательных ядрах контролируют высшие иерархические уровни. На схеме показан принцип нисходящего торможения коры, которое осуществляется с помощью тормозных интернейронов (выделены черным цветом) переключательного ядра. Возбуждение тормозных интернейронов под влиянием коры препятствует передаче аfferентных сигналов в переключательном ядре.

Большинство раздражителей, воспринимаемых сенсорными системами, оказывает на них комплексное действие, поскольку одновременно возбуждает разные типы рецепторов. Например, прикасающийся к ограниченному участку кожи предмет может быть гладким или шершавым, теплым или холодным, сухим или влажным, а его давление на кожу может усиливаться или ослабевать, он может передвигаться в том или ином направлении.

Зрительные ощущения представляют собой сочетание определенной формы воспринимаемого предмета, его движения и комбинации различных цветов, заполняющих ту или иную деталь формы. Сенсорные системы организованы так, что информация о каждом компоненте комплексного раздражителя передается одновременно по нескольким параллельным путям, каждый из которых относится к определенной субмодальности, как, например, форма, движение или цвет наблюдаемого зрительного объекта. В каждом из таких путей независимо друг от друга перерабатываются сигналы, несущие информацию о разных качествах подействовавшего на рецепторы комплексного раздражителя. При этом разные каналы, используемые для передачи сенсорной информации, не дублируют друг друга, в чем проявляется принцип многоканальности, присущий всем сенсорным системам. Высокая упорядоченность нейронных переключений на каждом иерархическом уровне обеспечивает поступление информации от каждого рецептивного поля к соответствующим именно ему кортикальным колонкам проекционной коры. Необходимое для целостного восприятия раздражителя объединение информации, относящейся к разным субмодальностям, происходит в сенсорных регионах коры.

Сенсорная система выполняет следующие основные функции, или операции, с сигналами: 1) обнаружение; 2) различение; 3) передачу и преобразование; 4) кодирование; 5) детекти-

рование признаков; б) опознание образов. Обнаружение и первичное различение сигналов обеспечивается рецепторами, а детектирование и опознание сигналов — нейронами коры больших полушарий. Передачу, преобразование и кодирование сигналов осуществляют нейроны всех слоев сенсорных систем.

Обнаружение сигналов. Оно начинается в рецепторе — специализированной клетке, эволюционно приспособленной к восприятию раздражителя определенной модальности из внешней или внутренней среды и преобразованию его из физической или химической формы в форму нервного возбуждения.

Процессы преобразования и передачи сигналов в сенсорной системе доносят до высших центров мозга наиболее важную (существенную) информацию о раздражителе в форме, удобной для его надежного и быстрого анализа. Преобразования сигналов могут быть условно разделены на пространственные и временные. Среди пространственных преобразований выделяют изменения соотношения разных частей сигнала. Так, в зрительной и соматосенсорной системах на корковом уровне значительно искажаются геометрические пропорции представительства отдельных частей тела или частей поля зрения.

Для временных преобразований информации во всех сенсорных системах типично сжатие, временная компрессия сигналов. Ограничение избыточности информации и выделение существенных признаков сигналов. Зрительная информация, идущая от фоторецепторов, могла бы очень быстро насытить все информационные резервы мозга. Избыточность сенсорных сообщений ограничивается путем подавления информации о менее существенных сигналах. Менее важно во внешней среде то, что неизменно либо изменяется медленно во времени и в пространстве. Например, на сетчатку глаза длительно действует большое световое пятно. Чтобы не передавать все время в мозг информацию от всех возбужденных рецепторов, сенсорная система пропускает в мозг сигналы только о начале, а затем о конце раздражения, причем до коры доходят сообщения только от рецепторов, которые лежат по контуру возбужденной области.

Кодированием называют совершаемое по определенным правилам преобразование информации в условную форму — код. В сенсорной системе сигналы кодируются двоичным кодом, т. е. наличием или отсутствием электрического импульса в тот или иной момент времени. Такой способ кодирования крайне прост и устойчив к помехам. Информация о раздражении и его параметрах передается в виде отдельных импульсов, а также групп или «пачек» импульсов («залпов» импульсов). Амплитуда, длительность и форма каждого импульса одинаковы, но число импульсов в пачке, частота их следования, длительность пачек и интервалов между ними, а также временной «рисунка» пачки различны и зависят от характеристик стимула. Сенсорная информация кодируется также числом одновременно возбужденных нейронов, а также местом возбуждения в нейронном слое.

Особенности кодирования в сенсорных системах. В отличие от телефонных или телевизионных кодов, которые декодируются восстановлением первоначального сообщения в исходном виде, в сенсорной системе такого декодирования не происходит. Еще одна важная особенность нервного кодирования — множественность и перекрытие кодов. Так, для одного и того же свойства сигнала (например, его интенсивности) сенсорная система использует несколько кодов: частотой и числом импульсов в пачке, числом возбужденных нейронов и их локализацией в слое. В коре большого мозга сигналы кодируются последовательностью включения параллельно работающих нейронных каналов, синхронностью ритмических импульсных разрядов, изменением их числа. В коре используется также позиционное кодирование. Оно заключается в том, что какой-то признак раздражителя вызывает возбуждение определенного нейрона или небольшой группы нейронов, расположенных в определенном месте нейронного слоя. Например, возбуждение небольшой локальной группы нейронов зрительной области коры означает, что в определенной части поля зрения появилась световая полоска определенного размера и ориентации.

Для периферических отделов сенсорной системы типично временное кодирование признаков раздражителя, а на высших уровнях происходит переход к преимущественно пространственному (в основном позиционному) коду.



*Детектирование сигналов.* Это избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего поведенческое значение. Такой анализ осуществляют нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимула. Так, типичный нейрон зрительной области коры отвечает разрядом лишь на одну определенную ориентацию темной или светлой полосы, расположенной в определенной части поля зрения. При других наклонах той же полосы ответят другие нейроны. В высших отделах сенсорной системы сконцентрированы детекторы сложных признаков и целых образов. Примером могут служить детекторы лица, найденные недавно в нижневисочной области коры обезьян (предсказанные много лет назад, они были названы «детекторы моей бабушки»). Многие детекторы формируются в онтогенезе под влиянием окружающей среды, а у части из них детекторные свойства заданы генетически.

*Опознавание образов.* Это конечная и наиболее сложная операция сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, т. е. в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его с множеством образов, хранящихся в памяти. Опознавание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, т. е. мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем.

Опознавание часто происходит независимо от изменчивости сигнала. Мы надежно опознаем, например, предметы при различной их освещенности, окраске, размере, ракурсе, ориентации и положении в поле зрения. Это означает, что сенсорная система формирует независимый от изменений ряда признаков сигнала (инвариантный) сенсорный образ.

## 6.8 Бионика

Бионика направление кибернетики, изучающее структуры и жизнедеятельность организмов с целью использования открытых закономерностей и обнаруженных свойств для решения инженерных задач и построения технических систем, приближающихся по своим характеристикам к живым организмам. Давно и постоянно повторяемой идеей является создание некоторого разумного создания, исполненного исключительно техническими средствами с использованием элементов радиоэлектроники и микроэлектроники. Вкладывая в эту идею достаточно большие средства, уже сегодня удалось достичь интересных результатов, о которых сравнительно недавно лишь мечтали. Основой таких разработок являются накопленные знания о устройстве и функциональных принципах действия нервной системы живого организма. Для технических систем, основанных на знаниях нейронных структур мозга человека, такие разработки занимают первое место.

Перспективные направления: изучение нервной системы человека и животных, органов чувств, принципов навигации, ориентации и локации, используемых животными, для совершенствования вычислительной техники, разработки новых датчиков и систем обнаружения – ведутся постоянно. Основой таких разработок является модель перцептрона.

### 1. Перцептроны – класс моделей мозга

Перцептроны или персептоны (от *perceptio* – восприятие) были первыми искусственными нейронными сетями, появившимися в результате многолетних исследований мозга животных и человека. Автор первого перцептрона – американский ученый Френк Розенблатт, впервые опубликовавший свои исследования в этой области в 1957 году. По мнению Ф. Розенблатта, перцептроны, прежде всего, являются классом моделей мозга, объясняющих некоторые его характерные функции. В частности, перцептроны, пусть и в самой элементарной форме, объясняют некоторые проблемы организации памяти биологических систем, демонстрируют механизм приобретения знаний «познающих (*cognitive*) систем» об окружающем их мире и показывают, что эти знания зависят как от когнитивной системы, так и от окружающей среды. По

Розенблатту, для различных видов животных простейшее представление об анатомической структуре нервной системы может быть получено с помощью схемы, представленной на рис. 6.21.

Каждый из пяти видов информации о внешней среде воспринимается своими специализированными сенсорными нейронами и передается по своим отдельным сенсорным трактам в центральную нервную систему. Через моторные нейроны центральная нервная система связана с мышцами и железами организма. В своих первых работах Розенблатт рассматривал модель только зрительной системы. В наиболее простом виде эта модель включает в себя три последовательно соединенных множества нейронов: чувствительных (S-элементов), ассоциирующих (A-элементов) и реагирующих (R-элементов). S-элементам в нервной системе животного или человека соответствуют сенсорные или рецепторные нейроны, генерирующие сигналы на поступающие внешние раздражения (изображения) и передающие их A-нейронам. A-элементы аналогичны в нервной системе живого организма нейронам, образующим локальный специализированный зрительный центр в коре головного мозга и связывающим рецепторные нейроны с моторными. R-элементам в нервной системе соответствуют эффекторные (моторные) нейроны, упорядоченные в ограниченные топологические структуры и передающие сигналы управления центральной нервной системы к мышцам и железам организма.

Определение 2.1. S-элемент называется простым, если он выдает единичный выходной сигнал при входном сигнале, превышающем некоторый заданный порог  $\theta$ , и нулевой сигнал – в противном случае.

Определение 2.2. Простым ассоциативным элементом называется A-элемент, который выдает единичный выходной сигнал, если алгебраическая сумма его входных сигналов превышает некоторый заданный порог  $\theta > 0$ , иначе – выходной сигнал ассоциативного нейрона равен нулю.

Определение 2.3. Простым биполярным (бинарным) реагирующим элементом называется R-элемент, выдающий единичный выходной сигнал, если алгебраическая сумма его входных сигналов больше или равна пороговому значению, и отрицательный единичный (нулевой) сигнал, если сумма его входных сигналов меньше заданного порога.

Чувствительные S-элементы живого организма возбуждаются от воздействия энергии света, если величины их входных сигналов превышают некоторый порог  $\theta_i$ . Рецепторные нейроны случайным образом связаны с A-элементами, выходные сигналы которых отличны от нуля только в том случае, когда возбуждено достаточно большое число сенсорных нейронов, воздействующих на входы одного ассоциирующего элемента.

Простой A-элемент, аналогично простому S-элементу, является активным и выдает единичный выходной сигнал, если алгебраическая сумма сигналов на его входе превышает заданную пороговую величину, в противном случае нейрон находится в невозбужденном состоянии. Коэффициенты (веса) связей между S- и A-элементами постоянны.

Комбинация выходов всех A-элементов представляет собой реакцию двух первых слоев перцептрона на предъявленное входное изображение, которая с помощью выходного слоя нейронов преобразуется в необходимую комбинацию выходных сигналов системы. Часто требуют, чтобы каждому классу входных изображений соответствовал только один определенный активный R-нейрон. Необходимых комбинаций выходных сигналов на каждый класс изображений добиваются на этапе обучения или адаптации перцептрона за счет изменения переменных весов связей между A- и R-элементами.

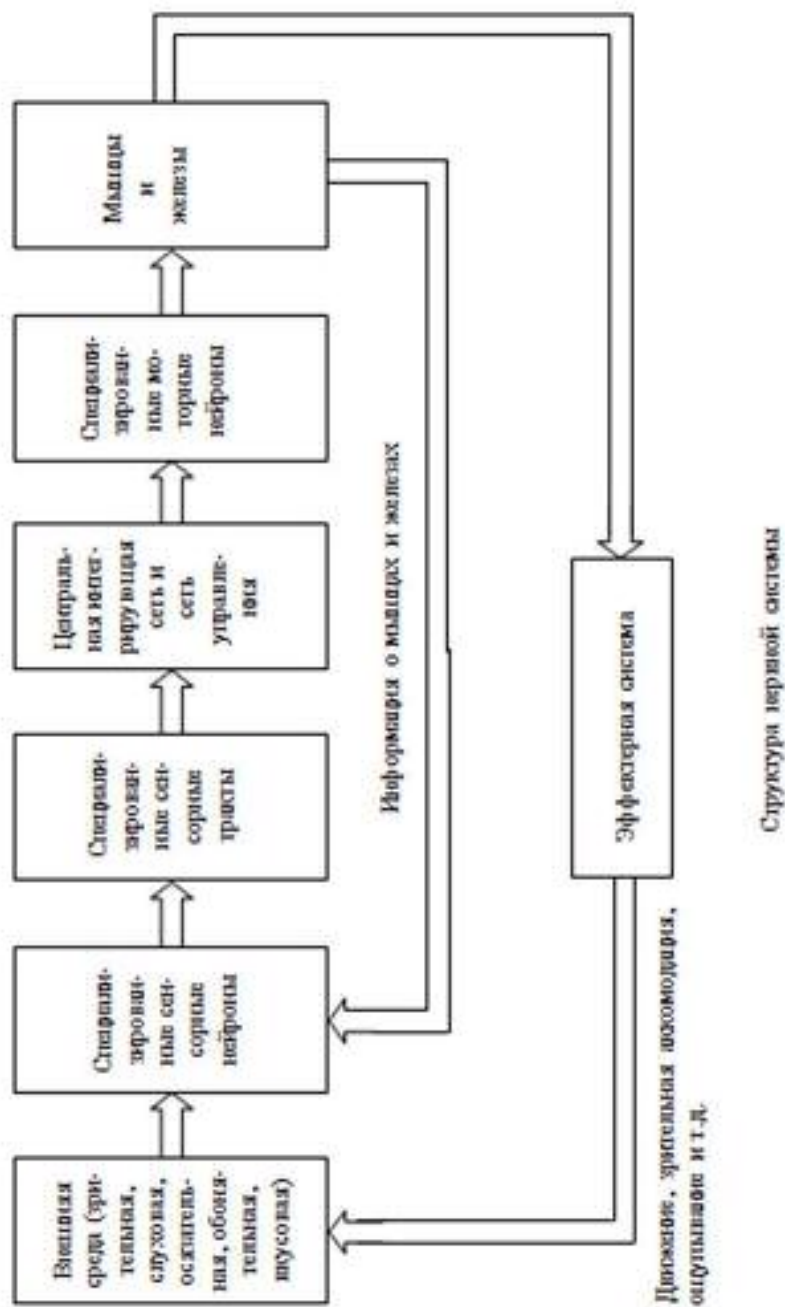


Рисунок 6.21

Разделение множества  $G$  изображений на два класса  $G_1$  и  $G_2$  можно выполнить с помощью одного выходного элемента. В этом случае изображениям первого класса может соответствовать положительный выходной сигнал (+1)  $R$ -элемента, а второго класса – отрицательный (–1). На примере простейшего (элементарного) перцептрона рассмотрим различные способы обучения этих нейросетей, впервые предложенные и исследованные Розенблаттом.

Определение 2.4. Простым перцептроном называется нейронная сеть, состоящая из  $S$ -,  $A$ - и  $R$ -элементов и удовлетворяющая следующим пяти условиям:

1. В сети имеется только один R-нейрон, который соединен связями с переменными весами со всеми A-нейронами.
2. В сети имеются только последовательные связи от S- к A-элементам и от A-элементов к R-элементу.
3. Веса связей между S- и A-элементами являются фиксированными.
4. Время передачи сигналов каждой связью равно нулю (либо фиксированной постоянной величине).
5. Выходные сигналы всех нейронов сети формируются в виде:

$$U_{\text{вых}} = f\left(\sum_i U_{\text{вх}i}(t)\right).$$

где  $\sum_i U_{\text{вх}i}(t)$  – алгебраическая сумма сигналов, поступающих одновременно на вход нейрона.

Определение 2.5. Простой перцептрон с простыми A- и R-элементами и передающими функциями связей вида:

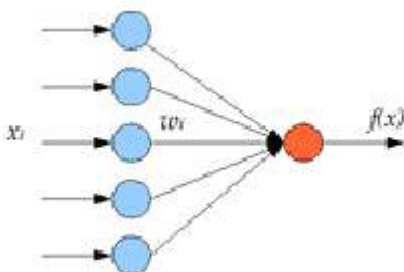
$$C_{ij}(t) = w_{ij}(t)U_{\text{вх}i}(t - \tau_{ij}),$$

где  $w_{ij}(t)$  – вес связи между i-м и j-м нейронами в момент времени t;  $U_{\text{вх}i}(t - \tau_{ij})$  – выходной сигнал i-го нейрона в момент времени  $(t - \tau_{ij})$ ;  $\tau_{ij}$  – время передачи сигнала  $U_{\text{вх}i}(t - \tau_{ij})$  с выхода i-го нейрона на вход j-го элемента, называется элементарным перцептроном. Элементарный перцептрон обучается или настраивается на распознавание двух классов изображений G1, G2 путем предъявления ему некоторых последовательностей изображений из этих классов. Учитель (человек или вычислительная машина), наблюдающий реакцию перцептрона на каждое входное изображение, при наличии ошибочных решений сети должен корректировать веса связей между R- и A-элементами в соответствии с некоторой системой правил.

Определение 2.6. Матрицей взаимодействия перцептрона называется матрица, элементами которой являются веса связей  $w_{ij}$  для всех пар нейронов  $U_i, U_j$  сети. Если связь между нейронами  $U_i, U_j$  отсутствует (например, в простом перцептроне нет связей между R- и S-нейронами), то принимают  $w_{ij} = 0$ .

Матрица взаимодействия фактически отображает состояние памяти перцептрона. Множество всех возможных состояний памяти сети образует фазовое пространство сети, которое может быть представлено в виде области в n-мерном евклидовом пространстве, каждая координатная ось которого соответствует одной связи сети.

Схему искусственного нейрона — базового элемента любой нейронной сети представим в виде:

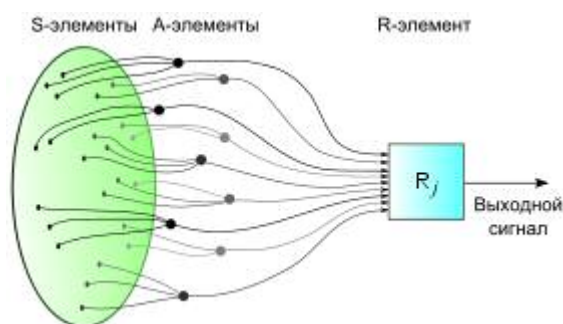


В 1943 году в своей статье «Логическое исчисление идей, относящихся к нервной активности» Уоррен Мак-Каллок и Уолтер Питтс предложили понятие искусственной нейронной сети. В частности, ими была предложена модель искусственного нейрона. Дональд Хебб в работе «Организация поведения» 1949 года описал основные принципы обучения нейронов.

Эти идеи несколько лет спустя развил американский нейрофизиолог Фрэнк Розенблатт. Он предложил схему устройства, моделирующего процесс человеческого восприятия, и назвал его «перцептроном». Перцептрон передавал сигналы от фотоэлементов, представляющих собой сенсорное поле, в блоки электромеханических ячеек памяти. Эти ячейки соединялись между собой случайным образом в соответствии с принципами коннективизма.

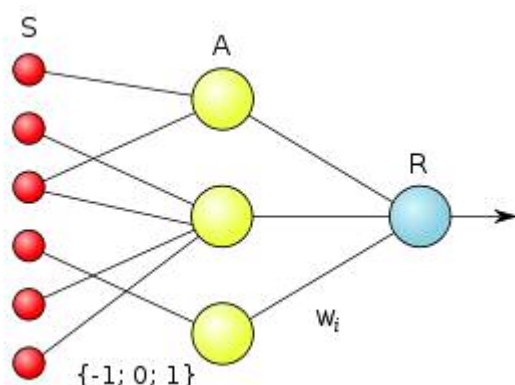
Чтобы «научить» перцептрон классифицировать образы, был разработан специальный итерационный метод обучения проб и ошибок, напоминающий процесс обучения человека — метод коррекции ошибки. Кроме того, при распознании той или иной буквы перцептрон мог выделять характерные особенности буквы, статистически чаще встречающиеся, чем малозначимые отличия в индивидуальных случаях. Тем самым перцептрон был способен обобщать буквы, написанные различным образом (почерком), в один обобщённый образ. Однако возможности перцептрона были ограниченными: машина не могла надёжно распознавать частично закрытые буквы, а также буквы иного размера, расположенные со сдвигом или поворотом, нежели те, которые использовались на этапе ее обучения.

Описание элементарного перцептрона создается на представлениях которые можно отобразить графически.



Поступление сигналов с сенсорного поля в решающие блоки элементарного перцептрона в его физическом воплощении.

Логическая схема элементарного перцептрона. Веса S—A связей могут иметь значения  $-1$ ,  $+1$  или  $0$  (т. е. отсутствие связи). Веса A—R связей  $W_i$  могут быть любыми.



Элементарный перцептрон состоит из элементов 3-х типов: S-элементов, A-элементов и одного R-элемента. S-элементы — это слой сенсоров, или рецепторов. В физическом воплощении они соответствуют, например, светочувствительным клеткам сетчатки глаза или фоторезисторам матрицы камеры.

Каждый рецептор может находиться в одном из двух состояний — покоя или возбуждения, и только в последнем случае он передаёт единичный сигнал в следующий слой, ассоциативным элементам.

A-элементы называются ассоциативными, потому что каждому такому элементу, как правило, соответствует целый набор (ассоциация) S-элементов. A-элемент активизируется, как только количество сигналов от S-элементов на его входе превысило некоторую величину  $\theta$ . Таким образом, если набор соответствующих S-элементов располагается на сенсорном поле в форме буквы «Д», A-элемент активизируется, если достаточное количество рецепторов сообщило о появлении «белого пятна света» в их окрестности, то есть A-элемент будет как бы ассоциирован с наличием/отсутствием буквы «Д» в некоторой области.

Сигналы от возбуждившихся A-элементов, в свою очередь, передаются в сумматор R, причём сигнал от  $i$ -го ассоциативного элемента передаётся с коэффициентом  $w_i$ . Этот коэффициент называется весом A—R связи.

Так же как и A-элементы, R-элемент подсчитывает сумму значений входных сигналов, помноженных на веса (линейную форму). R-элемент, а вместе с ним и элементарный перцептрон, выдаёт «1», если линейная форма превышает порог  $\theta$ , иначе на выходе будет «-1». Математически, функцию, реализуемую R-элементом, можно записать так:

$$f(x) = \text{sign}\left(\sum_{i=1}^n w_i x_i - \theta\right)$$

Обучение элементарного перцептрона состоит в изменении весовых коэффициентов  $w_i$  связей А—R. Веса связей S—A (которые могут принимать значения  $\{-1; 0; +1\}$ ) и значения порогов А-элементов выбираются случайным образом в самом начале и затем не изменяются.

После обучения перцептрон готов работать в режиме распознавания или обобщения. В этом режиме перцептрону предъявляются не знакомые перцептрону объекты, и перцептрон должен установить, к какому классу они принадлежат. Работа перцептрона состоит в следующем: при предъявлении объекта возбуждающиеся А-элементы передают сигнал R-элементу, равный сумме соответствующих коэффициентов  $w_i$ . Если эта сумма положительна, то принимается решение, о том, что суждение верно.

## Заключение

Биологическая физика является основной дисциплиной изучения живых организмов. Выделяя определенные аспекты «рабочих процессов в живой системе», наличие функциональных систем ответственных за определенные рабочие процессы, с годами накапливался материал понимания структурного и функционального устройства сложных биологических систем. Принимая во внимание возможность таких систем самостоятельно воспроизводить себе подобные природные образования давало повод не только восхищаться красотой решений Природы, но и усматривать в этих проявлениях формальные схемы. Формализм позиционирования знаний в биофизике стал доступным сравнительно недавно и относится к эпохе повсеместного использования компьютеров, компьютерных технологий.

В современном мире знания биофизике позволяет конструировать новейшие серии диагностических и терапевтических аппаратов, а разработка и практическое использование методик обследования клеточных и генных структур позволяет целенаправленно осуществлять желаемую поддержку организма.

## Литература

- Заянчковский И.Ф. Животные – помощники ученых. Научно-популярные очерки. –Уфа: Баш.кн.изд-во, 1985.
- История биологии. С древнейших времен до начала XX века /под ред. С.Р.Микулинского. –М.: Наука, 1972.
- Ковалевский К.Л. Лабораторные животные. –М.: Изд-во Академии Медицинских наук СССР, 1951.
- Лалаянц И.Э., Милованова Л.С. Нобелевские премии по медицине и физиологии /Новые в жизни, науке, технике. Сер. «Биология», №4. –М.: Знание, 1991.
- Леванов Ю.М. Грани гениальности //Биология в школе. 1995. №5. – С.16.
- Леванов Ю.М., Андрей Везалий //Биология в школе. 1995. № 6. – С.18.
- Мартьянова А.А., Тарасова О.А. Три эпизода из истории физиологии. //Биология для школьников. 2004. № 4. – С.17-23.
- Самойлов А.Ф. Избранные труды. –М.: Наука, 1967.
- Тимошенко А.П. О клятве Гиппократата, эмблеме медицины и о многом другом //Биология в школе. 1993. № 4. – С.68-70.
- Уоллэйс Р. Мир Леонардо /пер. с англ. М.Карасевой. –М.: ТЕРРА, 1997.
- Физиология человека и животных /под ред. А.Д.Ноздрачева. Кн.1. –М.: Высшая школа, 1991.
- Физиология человека: в 2т. /под ред. Б.И.Ткаченко. Т.2. –СПб.: Изд-во Международный фонд развития науки, 1994.