

ASBN 5-94033-039-8



9 785940 330394

ИЗДАТЕЛЬСТВО
СОЮЗ

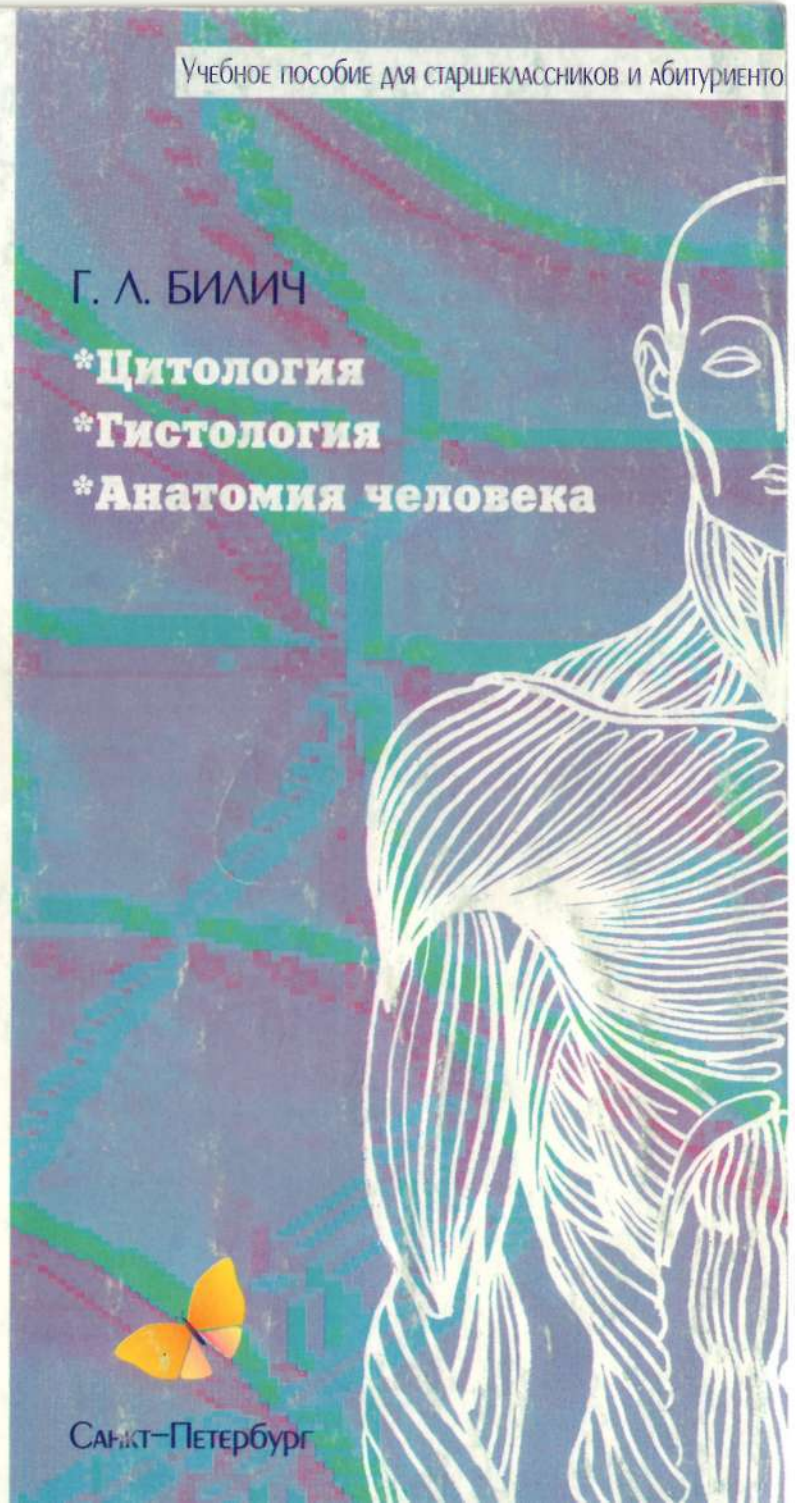
54
Б-612

ВЗГЛЯД В ЦИТОЛОГИЮ

Учебное пособие для старшеклассников и абитуриентов

Г. А. БИЛИЧ

- * Цитология
- * Гистология
- * Анатомия человека



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

Г. Л. Билич

БИОЛОГИЯ

ЦИТОЛОГИЯ, ГИСТОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ ЧЕЛОВЕКА

*Учебное пособие
для старшеклассников и абитуриентов*

Г * °.1 - С' - о • 11 Г и 1
Г ' К ?/ Т V Б 'а • ' • ' " _____»

Г о'хми

Санкт-Петербург
Издательство «СОЮЗ»
2001

ББК 28.70

Б61

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор,
академик Российской академии естественных наук Л. Е. Этинген
доктор биологических наук, профессор А. Г. Булычёв
доктор биологических наук, профессор А. Л. Юдин

4

Билич Г. Л.

Б 61 Биология. Цитология, гистология, анатомия человека: Учебное пособие для старшеклассников и абитуриентов.— СПб.: Изд-во «СОЮЗ», 2001.— 448 с; ил. — (Серия «В помощь абитуриенту и студенту»).

18ВК 5-94033-039-8

Современное пособие по биологии. Весь материал изложен на весьма высоком уровне, но манера изложения, удачное расположение материала, четкие, лшпятив*. в'многом оригинальные рисунки и таблицы делают его доступным для читателя с разным уровнем подготовки. Дается описание структурно-функциональных особенностей клетки, тканей, органов, систем и аппаратов органов человека с учетом последних достижений науки.

Для учеников старших классов и абитуриентов. Может быть использовано студентами медицинских и биологических специальностей вузов, врачами, преподавателями биологии.

/

ББК 28.70

ВВЕДЕНИЕ

Школьная программа и, соответственно, школьные учебники отстают от стремительно развивающейся биологии. Однако требования к абитуриентам неуклонно растут, и ученик, особенно пытливый и талантливый, нуждается в дополнительной литературе, которая соответствовала бы современному состоянию науки.

Биология - это совокупность наук о живой природе: о строении, развитии и многообразии живых существ, их взаимоотношениях и связях с внешней средой. Будучи единой, биология включает два раздела: морфологию и физиологию. Морфология изучает форму и строение живых существ; физиология - наука о жизнедеятельности организмов, процессах, протекающих в их структурных элементах, о регуляции функций. К числу морфологических дисциплин относится и анатомия человека (в широком смысле) - наука о форме, строении, происхождении и развитии человеческого организма, его систем и органов, включая их микроскопическое и ультрамикроскопическое строение. Современная анатомия является функциональной. Иными словами, морфология включает собственно нормальную анатомию человека (науку о макроскопическом строении организма, его органов, аппаратов и систем), гистологию (науку о микроскопическом строении тканей и органов) и цитологию (науку, изучающую строение, химический состав, развитие и функции клеток, процессы их воспроизведения, восстановления, адаптации к постоянно меняющимся условиям внешней среды).

Эта книга содержит все необходимые старшекласнику и абитуриенту достаточно подробные сведения о строении" тела человека - от анатомического до ультрамикроскопического уровня.

Книга иллюстрирована большим количеством оригинальных рисунков, таблиц и схем, которые облегчают усвоение материала.

Авторы пытались создать пособие, которое будет востребовано в XXI веке. Насколько это удалось, предоставляем судить читателям.

КЛЕТКА

В процессе изучения человека его структуры подразделяют на клетки, ткани, морфофункциональные единицы органов, органы, системы и аппараты органов, которые и формируют организм (табл. 1). Однако следует предостеречь читате-

Таблица 1

Иерархические уровни строения организма



ля от буквального понимания такого деления. Организм един, он может существовать как таковой лишь благодаря своей целостности. Организм целостен, но организован, как и многие сложные системы, по иерархическому принципу. Именно названные структуры и образуют его составляющие элементы.

Изучение каждого из уровней организации живого требует своих подходов и методов. *Первый уровень организации живого - клетки - изучает ветвь биологических наук, именуемая цитологией.*

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Развитие цитологии связано с созданием и усовершенствованием оптических устройств, позволяющих рассмотреть и изучить клетки. В 1609-1610 гг. Галилео Галилей сконструировал первый микроскоп, однако лишь в 1624 г. он его усовершенствовал так, что им можно было пользоваться. Этот микроскоп увеличивал в 35-40 раз. Через год И. Фабер дал прибору название «микроскоп».

В 1665 г; Роберт Гук впервые увидел в пробке ячейки, которым дал название cell - «клетка». В 70-х гг. XVII в. Марчелло Мальпиги описал микроскопическое строение некоторых органов растений.

Благодаря усовершенствованию микроскопа Антоном ван Левенгуком, появилась возможность изучать клетки и детальное строение органов и тканей. В 1696 г. была опубликована его книга «Тайны природы, открытые с помощью совершеннейших микроскопов». Левенгук впервые рассмотрел и описал эритроциты, сперматозоиды, открыл дотоле неведомый и таинственный мир микроорганизмов, которые он назвал инфузориями. Левенгук по праву считается основоположником научной микроскопии.

В 1715 г. Х.-Г. Гертель впервые использовал зеркало для освещения микроскопических объектов, однако лишь через полтора столетия Э. Аббе создал систему осветительных линз для микроскопа. В 1781 г. Ф. Фонтана первый увидел и зарисовал животные клетки с их ядрами. В первой половине XIX в. Ян Пуркинье усовершенствовал микроскопическую техни-

ку, что позволило ему описать клеточное ядро («зародыше^
вый пузырек») и клетки в различных органах животных. Ян,
Пуркинью впервые употребил термин «протоплазма». Р. Бра-
ун описал ядро как постоянную структуру и предложил тер-
мин нуклеиз - «ядро».

В 1838 г. М. Шлейден создал теорию цитогенеза (клетко-
образования). Его основная заслуга - постановка вопроса о
возникновении клеток в организме. Основываясь на работах
Шлейдена, Теодор Шванн создал клеточную теорию. В 1839 г.
была опубликована его бессмертная книга «Микроскопиче-
ские исследования о соответствиях в структуре и росте живот-
ных и растений».

Основными исходными положениями клеточной теории
были следующие:

- *все ткани состоят из клеток;*
- *клетки растений и животных имеют общие принци-
пы строения, так как возникают одинаковыми путями;*
- *каждая отдельная клетка самостоятельна, а деятель-
ность организма представляет собой сумму жизнедеятель-
ности отдельных клеток.*

Большое влияние на дальнейшее развитие клеточной тео-
рии оказал Рудольф Вирхов. Он не только свел воедино все
многочисленные разрозненные факты, но и убедительно по-
казал, что клетки являются постоянной структурой и возни-
кают только путем размножения себе подобных - «каждая
клетка из клетки» (omnis cellula e cellulae).

Во второй половине XIX в. возникло представление о клет-
ке как элементарном организме (Э. Брюкке, 1861). В 1874 г.
Ж. Карнуа ввел понятие «биология клетки», тем самым по-
ложив начало цитологии как науке о строении, функции и
происхождении клеток.

В 1879-1882 гг. В. Флемминг описал митоз, в 1883 г.
В. Вальдейер ввел понятие «хромосома», через год О. Гертвиг
и Э. Страсбургер одновременно и независимо друг от друга вы-
сказали гипотезу о том, что наследственные признаки заклю-
чены в ядре. Конец XIX в. ознаменовался открытием фагоци-
тоза Ильей Мечниковым (1892).

В начале XX в. Р. Гаррисон и А. Каррель разработали ме-
тоды культивирования клеток в пробирке наподобие однокле-
точных организмов.

В 1928-1931 гг. Е. Руска, М. Кноль и Б. Боррие сконструировали электронный микроскоп, благодаря которому было описано подлинное строение клетки и открыты многие ранее неизвестные структуры. А. Клод в 1929-1949 гг. впервые использовал для изучения клеток электронный микроскоп и разработал методы фракционирования клеток с помощью ультрацентрифугирования. Все это позволило по-новому увидеть клетку и интерпретировать собранные сведения.

Клетка является элементарной единицей всего живого, потому что ей присущи все свойства живых организмов: высокоупорядоченное строение, получение энергии извне и ее использование для выполнения работы и поддержания упорядоченности (преодоление энтропии), обмен веществ, активная реакция на раздражения, рост, развитие, размножение, удвоение и передача биологической информации потомкам, регенерация, адаптация к окружающей среде.

Клеточная теория в современной интерпретации включает следующие главные положения:

- клетка является универсальной элементарной единицей живого;

- клетки всех организмов принципиально сходны по своему строению, функции и химическому составу;

- клетки размножаются только путем деления исходной клетки;

«

- клетки хранят, перерабатывают и реализуют генетическую информацию;

- многоклеточные организмы являются сложными клеточными ансамблями, образующими целостные системы.

- именно благодаря деятельности клеток в сложных организмах осуществляются рост, развитие, обмен веществ и энергии.

В XX в. за открытия в области цитологии и смежных наук были присуждены Нобелевские премии. Среди лауреатов были:

- в 1906 г. Камилло Гольджи и Сантьяго Рамон-и-Кахаль за открытия в области структуры нейронов;

- в 1908 г. Илья Мечников и Пауль Эрлих за открытия фагоцитоза (Мечников) и антител (Эрлих);

- в 1930 г. Карл Ландштейнер за открытие групп крови;

- в 1931 г. Отто Варбург за открытие природы и механизмов действия дыхательных ферментов цитохромоксидаз;

- в 1946 г. Герман Меллер за открытие мутаций;
- в 1953 г. Ханс Кребс за открытие цикла лимонной кислоты;
- в 1959 г. Артур Корнберг и Севере Очоа за открытие механизмов синтеза ДИК и РНК;
- в 1962 г. Френсис Крик, Морис Уилкинсон и Джеймс Уотсон за открытие молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живых системах;
- в 1963 г. Франсуа Жакоб, Андре Львов и Жак Моно за открытие механизма синтеза белка;
- в 1968 г. Хар Гобинд Корана, Маршалл Ниренберг и Роберт Холли за расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белка;
- в 1970 г. Джулиус Аксельрод, Бернард Кац и Ульф фон Эйлер за открытие гуморальных медиаторов нервных окончаний и механизма их хранения, выделения и инактивации;
- в 1971 г. Эрл Сазерленд за открытие вторичного посредника цАМФ и его роли в механизме действия гормонов;
- в 1974 г. Кристиан де Дюв, Альберт Клод и Джордж Паладе за открытия, касающиеся структурной и функциональной организации клетки (ультраструктура и функция лизосом, комплекса Гольджи, эндоплазматического ретикулаума).

ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ

В настоящее время различают прокариотические и эукариотические организмы. К первым принадлежат сине-зеленые водоросли, актиномицеты, бактерии, спирохеты, микоплазмы, риккетсии и хламидии, ко вторым - большинство водорослей, грибы и лишайники, растения и животные. В отличие от прокариотической эукариотическая клетка имеет ядро, ограниченное оболочкой из двух мембран, и большое количество мембранных органелл. Более детальные различия представлены в табл. 2.

Таблица 2

Признаки прокариотов и эукариотов

Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Размер клеток	1-10 мкм	10-100 мкм
ДНК	Анаэробный или аэробный	Не кольцевая, очей длинная, окружена ядерной оболочкой
Синтез РНК и белка	И то и другое - в цитоплазме	Синтез и процессинг РНК - в ядре, белка - в цитоплазме
Органеллы	Нет или мало	Многочисленны и разнообразны
Цитоскелет	Нет	Есть
Эндо- и экзоцитоз	Нет	Есть
Митохондрии	Нет	Есть
Эндоплазматическая сеть	Нет	Есть
Комплекс Гольджи	Нет	Есть
Рибосомы	Есть: 70 S	Есть: 70 S в митохондриях, 80 S в цитоплазме
Лизосомы	Нет	Есть
Внутриклеточное переваривание	Нет	Есть
Деление клеток	Бинарное	Митоз (у половых клеток - мейоз)

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

Из всех элементов периодической системы Д. И. Менделеева в организме человека обнаружено 86 постоянно присутствующих, из них 25 необходимы для нормальной жизнедеятельности, 18 из которых необходимы абсолютно, а 7 полезны. Профессор Д. Р. Вильямс назвал их элементами жизни.

В состав веществ, участвующих в реакциях, связанных с жизнедеятельностью клетки, входят почти все известные химические элементы, причем на долю четырех из них приходится около 98% массы клетки. Это кислород (65-75%), углерод (15-18%), водород (8-10%) и азот (1,5-3,0%). Остальные элементы подразделяются на две группы: макро-

элементы (около 1,9%) и микроэлементы (около 0,1%). К макроэлементам относятся *сера, фосфор, хлор, калий, натрий, магний, кальций и железо*, к микроэлементам—*цинк, медь, йод, фтор, марганец, селен, кобальт, молибден, стронций, никель, хром, ванадий* и др. Несмотря на очень малое содержание, микроэлементы играют важную роль. Они влияют на обмен веществ. Без них невозможна нормальная жизнедеятельность каждой клетки в отдельности и организма как целого.

Клетка состоит из неорганических и органических веществ. Среди неорганических преобладает *вода*, ее относительное количество составляет от 70 до 80%. Вода - универсальный растворитель, в ней происходят все биохимические реакции в клетке, при участии воды осуществляется ее терморегуляция. Вещества, растворяющиеся в воде (соли, основания, кислоты, белки, углеводы, спирты и др.), называются *гидрофильными*. *Гидрофобные* вещества (жиры и жироподобные) не растворяются в воде. Есть органические вещества с вытянутыми молекулами, у которых один конец гидрофилен, другой же гидрофобен; их называют *амфипатическими*. Примером амфипатических веществ могут служить фосфолипиды, участвующие в образовании биологических мембран.

Неорганические вещества (соли, кислоты, основания, положительные и отрицательные ионы) составляют от 1,0 до 1,5% массы клетки. Среди органических веществ преобладают белки (10-20%), жиры, или липиды (1-5%), углеводы (0,2-2,0%), нуклеиновые кислоты (1-2%). Содержание низкомолекулярных веществ в клетке не превышает 0,5%.

Молекула **белка** является полимером, который состоит из большого количества повторяющихся единиц (мономеров). Момеры белка - аминокислоты (их 20) соединены между собой пептидными связями, образуя полипептидную цепь (первичную структуру белка). Она закручивается в спираль, представляющую, в свою очередь, вторичную структуру белка. Благодаря определенной пространственной ориентации полипептидной цепи возникает третичная структура белка, которая определяет специфичность и биологическую активность молекулы белка. Несколько третичных структур, объединяясь между собой, образуют четвертичную структуру.

Белки выполняют важнейшие функции. Ферменты - биологические катализаторы, увеличивающие скорость химиче-

ских реакций в клетке в сотни тысяч, миллионы раз, являются белками. Белки, входя в состав всех клеточных структур, выполняют пластическую (строительную) функцию. Они образуют клеточный скелет. Движения клеток также осуществляют специальные белки (актин, миозин, динеин). Белки обеспечивают транспорт веществ в клетку, из клетки и внутри клетки. Антитела, которые наряду с регуляторными выполняют и защитные функции, также являются белками. И, наконец, белки являются одним из источников энергии.

Углеводы подразделяются на моносахариды и полисахариды. Полисахариды, подобно белкам, построены из мономеров - моносахаридов. Среди моносахаридов в клетке наиболее важны глюкоза (содержит шесть атомов углерода) и пентоза (пять атомов углерода). Пентозы входят в состав нуклеиновых кислот; Моносахариды хорошо растворяются в воде, полисахариды - плохо. В животных клетках полисахариды представлены гликогеном, в растительных - в основном растворимым крахмалом и нерастворимыми целлюлозой, гемицеллюлозой, пектином и др. Углеводы являются источником энергии. Сложные углеводы, соединенные с белками (гликопротеины) и (или) жирами (гликолипиды), участвуют в образовании клеточных поверхностей и взаимодействиях клеток.

К липидам относятся жиры и жироподобные вещества. Молекулы жиров построены из глицерина и жирных кислот. К жироподобным веществам относятся холестерин, некоторые гормоны, лецитин. Липиды, являющиеся основным компонентом клеточных мембран (они описаны ниже), выполняют тем самым строительную функцию. Они являются важнейшим источником энергии. Так, если при полном окислении 1 г белка или углеводов освобождается 17,6 кДж энергии, то при полном окислении 1 г жира - 38,9 кДж.

Нуклеиновые кислоты являются полимерными молекулами, образованными мономерами - нуклеотидами, каждый из которых состоит из пуринового или пиримидинового основания, сахара пентозы и остатка фосфорной кислоты. Во всех клетках существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК), которые отличаются по составу оснований и Сахаров (табл. 3, рис. 1).

Молекула **РНК** образована одной полинуклеотидной цепью (рис. 2).

Состав нуклеиновых кислот

Кислота	Сахар	Азотистые основания	
		гуаниновые	пиримидиновые
РНК	Рибоза	Аденин (А)	Цитозин (С)
		Гуанин (О)	Урацил(Ц)
ДНК	Дезоксирибоза	Аденин (А)	Цитозин (С)
		Гуанин (О)	Тимин(Т)

Молекула ДНК состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, закрученных одна вокруг другой в виде двойной спирали. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты. При этом

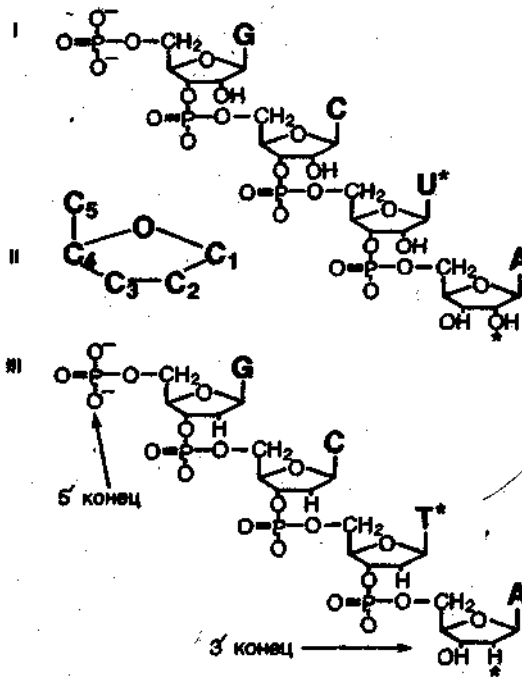


РИС. 1. Строение молекул нуклеиновых кислот:

I - РНК, II - нумерация атомов углерода в цикле пентозы, III - ДНК. Звездочкой (*) отмечены различия в строении ДНК и РНК. Валентные связи показаны упрощенно. А - аденин, Т - тимин, С - цитозин, Г - гуанин, Ц - урацил

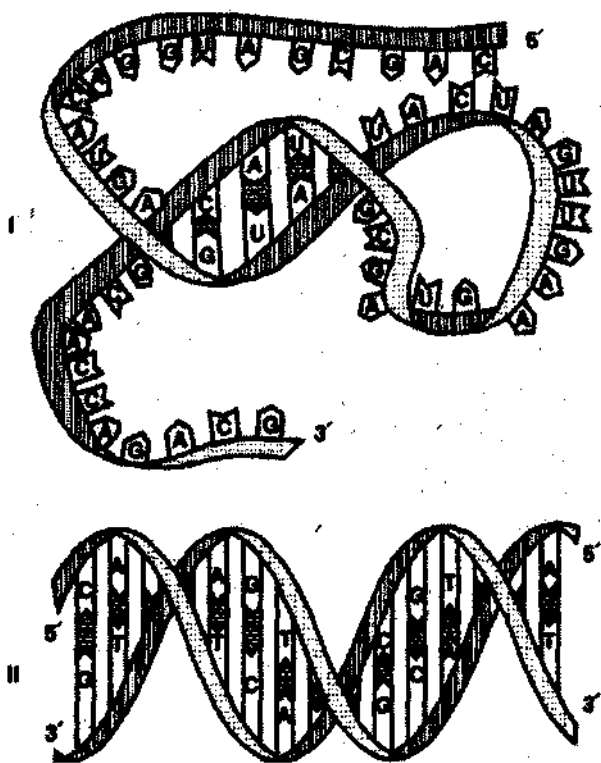


Рис. 2. Пространственная структура нуклеиновых кислот
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

I - РНК, II - ДНК; ленты - сахарофосфатные остовы, А, С, (Г, Т, Ц - азотистые основания, решетки между ними - водородные связи

основания расположены внутри двойной спирали, а сахарофосфатный скелет - снаружи. Азотистые основания обеих цепей соединены между собой комплементарно водородными связями, при этом **аденин соединяется только с тиминном, а цитозин с гуанином**. В зависимости от номера атома по отношению к связи с основанием концы цепи обозначают как 5' и 3' (см. рис. 1 и 2).

ДНК несет в себе генетическую информацию, закодированную последовательностью азотистых оснований. Она определяет специфичность синтезируемых клеткой белков, т. е. последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Вместе

с ДНК дочерним клеткам передается генетическая информация, определяющая (во взаимодействии с условиями среды) все свойства клетки. ДНК содержится в ядре и митохондриях, а у растений и в хлоропластах. 1

Все биохимические реакции в клетке строго структурированы и осуществляются при участии высокоспецифических; биокатализаторов - ферментов, или энзимов (*грея*, еп - в, гуте - брожение, закваска), - белков, которые, соединяясь с биологическими молекулами - субстратами, снижают энергию активации, необходимую для осуществления той или иной реакции (энергия активации - это минимальное количество энергии, необходимое молекуле для вступления в химическую реакцию). Ферменты ускоряют реакцию на 10 порядков (в 10^{10} раз).

Названия всех ферментов складываются из двух частей. Первая содержит указание либо на субстрат, либо на действие, либо на то и другое. Вторая часть - окончание, оно всегда представлено буквами «аза». Так, название фермента «сукцинат-дегидрогеназа» означает, что он воздействует на соединения янтарной кислоты (•сукцинат-»), отнимая от них водород («-дегидроген-»).

По общему типу воздействия ферменты подразделяются на 6 классов. Оксиредуктазы катализируют окислительно-восстановительные реакции, трансферазы участвуют в переносе функциональных групп, гидролазы обеспечивают реакции гидролиза, лиазы - присоединение групп по двойным связям, изомеразы осуществляют перевод соединений в другую изомерную форму, а лигазы (не путать с лиазами!) связывают молекулярные группировки в цепи.

Основа любого фермента - белок. Вместе с тем есть ферменты, которые не обладают каталитической активностью, пока к белковой основе (апоферменту) не присоединится более простая по строению небелковая группировка - *кофермент*. Иногда коферменты имеют собственные названия, иногда их обозначают буквами. Нередко в состав коферментов входят вещества, называемые теперь витаминами. Многие витамины не синтезируются в организме и должны поэтому поступать с пищей. При их недостатке возникают заболевания (авитаминозы), симптомы которых, по сути дела, это проявления недостаточной активности соответствующих ферментов.

Некоторые коферменты играют ключевую роль во многих важнейших биохимических реакциях. В качестве примера можно привести кофермент А (КоА), который обеспечивает перенос группировок уксусной кислоты. Кофермент никотинамидадениндинуклеотид (сокращенно - НАД) обеспечивает перенос ионов водорода в окислительно-восстановительных реакциях; таковы же и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), флавинадениндинуклеотид (ФАД) и ряд других. Кстати, никотинамид - один из витаминов.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов, осуществляющей рост, развитие, обмен веществ и энергии, хранящей, перерабатывающей и реализующей генетическую информацию. Клетка представляет собой сложную систему биополимеров, отделенную от внешней среды плазматической мембраной (цитолеммой, плазмалеммой) и состоящую из ядра и цитоплазмы, в которой располагаются органеллы и включения.

Французский ученый, лауреат Нобелевской премии А. **Львов**, основываясь на достижениях современной цитологии, писал: «Рассматривая живой мир на клеточном уровне, мы обнаруживаем его единство: единство строения - каждая клетка содержит ядро, погруженное в цитоплазму; единство функции - обмен веществ в основном сходен во всех клетках; единство состава - главные макромолекулы у всех живых существ состоят из одних и тех же малых молекул. Для построения огромного разнообразия живых систем природа использует ограниченное число строительных блоков». Вместе с тем различные клетки имеют и специфические структуры. Это связано с выполнением ими специальных функций.

Размеры клеток человека варьируют от нескольких микрометров (например, малые лимфоциты - около 7) до 200 мкм (яйцеклетка). Напомним, что 1 микрометр (мкм) = 10^{-6} м; 1 нанометр (нм) = 10^{-9} м; 1 ангстрем (Å) = 10^{-10} м. Формы клеток разнообразны. Они могут быть шаровидными, овоидными,

Структурные компоненты клетки

Плазмалемма	Цитоплазма	Ядро
Слои плазмалеммы: Гиалоплазма (цитозоль)		Ядерная оболочка
Наружный	Органеллы:	(картотека):
Промежуточный	Мембранные	Наружная мембрана
Внутренний	Комплекс Гольджи	Внутренняя мембрана
Структуры* в образовании которых участвует плазмалемма:	Эндоплазматическая сеть	Перинуклеарное пространство
Клеточные отростки	Гранулярная (зернистая, шероховатая)	Комплекс поры
Микроворсинки	Агранулярная (незернистая, гладкая)	Нуклеоплазма:
Реснички	Фагосомы	Ядерная ламина
Жгутики	Лизосомы:	Фибриллярная (нитчатая)
Межклеточные соединения:	Первичная	Гранулярная (зернистая)
Простые	Фаголизосома	Ядрышко:
Зубчатые.	Аутофагосома	Главное
Пальцевидные	Остаточное тельце	Добавочное
Сложные	Мультивезикулярное тельце	Хромосомы:
Пятно сцепления (десмосома)	Пероксисомы	Хроматин
Поясок оцепления (лентовидная десмосома)	Окаймленные пузырьки	Эухроматин
Полудесмосома	Меланосомы	Гетерохроматин
Запирающая зона (плотное соединение)	Немембранные:	Тельце полового хроматина
Нексус (щелёвидное соединение)	Свободные рибосомы и полирибосомы	Гранула хроматина
Синапс	Клеточный центр	Центросома
	Центриоли	
	Цитоскелет (фибрилярные структуры, опорный аппарат клетки)	
	Микротрубочки	
	Промежуточные филаменты	
	Микрофиламенты	
	Микрофибриллы	
	Включения:	
	Гранулы гликогена, белковые, пигментные, меланиновые, секреторные	
	Капли жира (адипосомы)	
	Кристаллоидные	

веретенообразными, плоскими, кубическими, призматическими, полигональными, пирамидальными, звездчатыми, чешуйчатыми, отростчатыми, амебовидными и др.

Основными функциональными структурами клетки являются ее *поверхностный комплекс, цитоплазма и ядро*.

Поверхностный комплекс включает в себя *гликокаликс, плазматическую мембрану (плазмалемму) и кортикальный слой цитоплазмы*. Нетрудно видеть, что резкого отграничения поверхностного комплекса от цитоплазмы нет.

В цитоплазме выделяют *гиалоплазму {матрикс, цитозоль}, органеллы «включения»*.

Основными структурными компонентами ядра являются *кариолема (кариотека), нуклеоплазма и хромосомы*, петли некоторых хромосом могут переплетаться, и в этой области образуется *ядрышко*. Нередко к структурным элементам ядра относят хроматин. Однако, по определению, хроматин - это вещество хромосом.

Плазмалемма, кариолема и часть органелл образованы *биологическими мембранами*.

Основные структуры, образующие клетку, перечислены в табл. 4 и представлены на рис. 3.

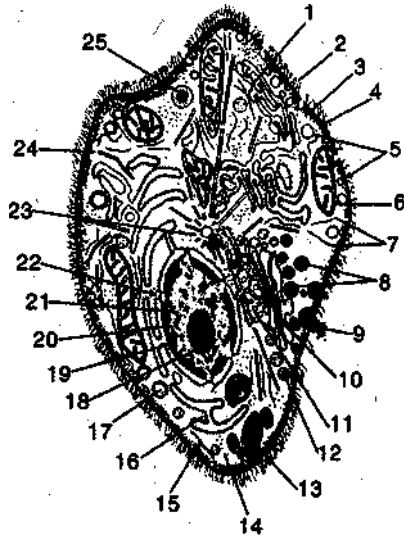


Рис. 3. Основные структуры животной клетки:

- I - агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть, 2 - гликокаликс, 3 - плазмалемма, 4 - кортикальный слой цитоплазмы, 2 + 3 + 4 «поверхностный комплекс клетки, 5 - пиноцитозные пузырьки, 6 — митохондрия, 7 - промежуточные ериламентаы, 8 - секреторные гранулы, 9 - выделение секрета, 10 - комплекс Гольджи,
- II - транспортные пузырьки, 12 - лизосомы, 13 - фагосома, 14 - свободные рибосомы, 15 - полирибосома, 16 - гранулярная эндоплазматическая сеть, 17 - окаймленный пузырек, 18 - ядрышко, 19 - ядерная ламина, 20 - перинуклеарное пространство, ограниченное наружной и внутренней мембранами кариотеки, 21 - хроматин, 22 - поровый комплекс, 23 - клеточный центр, 24 - микротрубочка, 25 - пероксисома

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

Наиболее полно строение биологических мембран отражает жидкостно-мозаичная модель, первоначальный вариант которой был предложен в 1972 г. Г. Николсоном и С. Сингером. Мембрана состоит из двух слоев амфипатических молекул липидов, (билипидный слой, или бислой). Каждая такая молекула имеет две части - головку и хвост. Хвосты гидрофобны и обращены друг к другу. Головки, напротив, гидрофильны и направлены кнаружи и внутрь клетки. В билипидный слой погружены молекулы белка (рис. 4).

На рис. 5 схематически представлена молекула фосфолипида фосфатидилхолина. Одна из жирных кислот - насыщенная, другая - ненасыщенная. Молекулы липидов способны быстро диффундировать в боковом направлении в пределах одного монослоя и крайне редко переходят из одного монослоя в другой.

Химический состав цитолеммы эу- и прокариотических клеток существенно отличается (табл. 5).

Билипидный слой ведет себя как жидкость, обладающая значительным поверхностным натяжением. Вследствие этого он образует замкнутые полости, которые не спадаются.

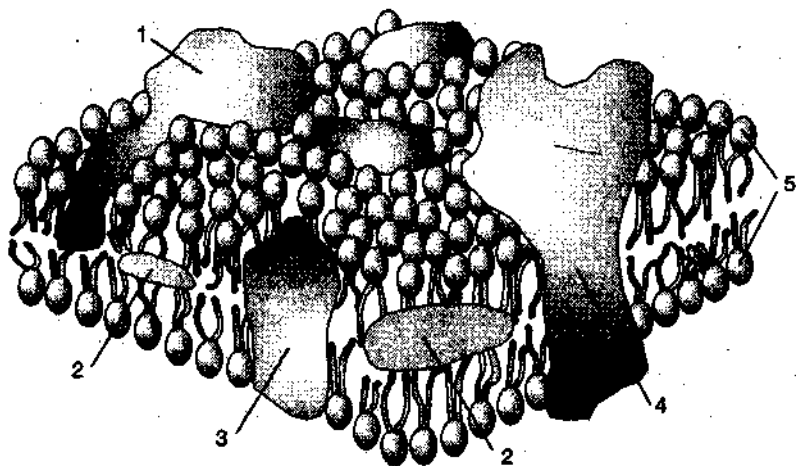


Рис.,4. Структура биологической мембраны:

1 - внешние белки, 2 - белок в толще мембраны, 3 - внутренние белки,
4 - интегральный (трансмембранный) белок, 5 - фосфолипиды билипидного слоя

Таблица 5

Состав липидов клеточных мембран эукариот и прокариот

Липид	Эукариоты	Прокариоты
Холестерол	Имеется	Отсутствует ¹
Фосфатидилэтанолламин	Имеется	Имеется в больших количествах
Фосфатидилсерин	Имеется	Имеется в следовых количествах
Фосфатидилхолин	Имеется	Отсутствует
Сфингомиелин	Имеется	Отсутствует
Гликолипиды	Имеются ²	Отсутствуют
Жирные кислоты	Насыщенные и ненасыщенные (моно- и поли-)	Только насыщенные или мононенасыщенные ³

¹У микоплазм в состав мембран входят экзогенные стеринны.

²У растений преобладают гликолипиды из глицерола.

³У некоторых цианобактерий имеются полиненасыщенные жирные кислоты.

Некоторые белки проходят через всю толщу мембраны, так что один конец молекулы обращен в пространство по одну сторону мембраны, другой - по другую. Их называют *интегральными (трансмембранными)*. Другие белки расположены так, что в околосмембранное пространство обращен лишь один конец молекулы, второй же конец лежит во внутреннем или в наружном монослое мембраны. Такие белки называют *внутренними* илѢ, соответственно, *внешними* (иногда те и другие называют полуинтегральными). Некоторые белки (обычно переносимые через мембрану и временно находящиеся в ней) могут лежать между фосфолипидными слоями.

Концы белковых молекул, обращенные в околосмембранное пространство, могут связываться с различными веществами, находящимися в этом пространстве. Поэтому интегральные белки играют большую роль в организации трансмембранных процессов. С полуинтегральными белками всегда связаны молекулы, осуществляющие реакции по восприятию сигналов из среды (молекулярные *рецепторы*) или по передаче сигналов от мембраны в среду. Многие белки обладают ферментативными свойствами.

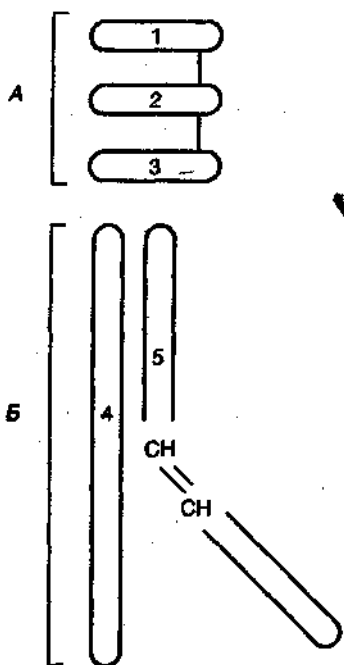


Рис. 5. Молекула фосфолипиды фосфатидилхолина:
 А-полярная (гидрофильная) головка:
 1 - холин, 2 - фосфат, 3 - глицерол;
 Б - неполярный (гидрофобный) хвост:
 4 - насыщенная жирная кислота,
 5 - ненасыщенная жирная кислота,
 сн=сн-цисдвойнж. связь

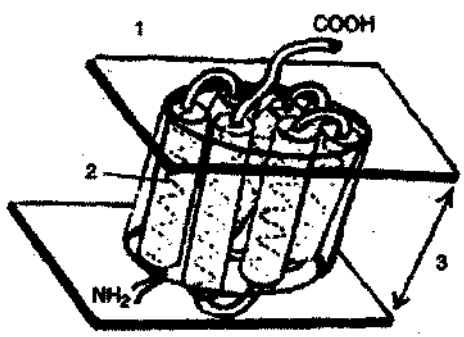


Рис. 6. Структура молекулы бактериородопсина и ее расположение в липидном бислое (по Б. Алберту и соавт.):
 1 - цитоплазма, 2 - спираль,
 3 - липидный бислой

Бислой асимметричен: в каждом монослое располагаются различные липиды, гликолипиды отмечаются только в наружном

монослое, так что их углеводные цепи направлены кнаружи. Молекулы холестерина в мембранах эукариот лежат во внутренней, обращенной к цитоплазме половине мембраны. Цитохромы располагаются в наружном монослое, а АТФ-синтазы - на внутренней стороне мембраны.

Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньше, чем у липидных молекул. Переход из одного монослоя в другой практически невозможен.

Из мембранных белков прокариот лучше всего изучен транспортный белок бактериородопсин, который содержится в «пурпурной мембране» *Halobacterium salinarum*. Б-спираль бактериородопсина пересекает липидный бислой 7 раз (рис. 6).

Бактериородопсин представляет собой полипептидную цепь, состоящую из 248 аминокислотных остатков и протактической группы - хромофора, поглощающего кванты света

и ковалентно связанного с лизином. Под влиянием кванта света хромофор возбуждается, что приводит к конформационным изменениям полипептидной цепи.

Это вызывает перенос двух протонов с цитоплазматической поверхности мембраны на ее внешнюю поверхность, в результате чего в мембране возникает электрический потенциал, вызывающий синтез АТФ. Среди мембранных белков прокариот различают пермеазы - переносчики, ферменты, осуществляющие различные синтетические процессы, в том числе и синтез АТФ.

Концентрация веществ, в частности ионов, по обе стороны мембраны не одинакова. Поэтому каждая сторона несет свой электрический заряд. Различия в концентрации ионов создают, соответственно, и разность электрических потенциалов.

ПОВЕРХНОСТНЫЙ КОМПЛЕКС

Поверхностный комплекс (рис. 7) обеспечивает взаимодействие клетки с окружающей ее средой. В связи с этим он выполняет следующие основные функции: разграничительную (барьерную), транспортную, рецепторную (восприятие сигнала)

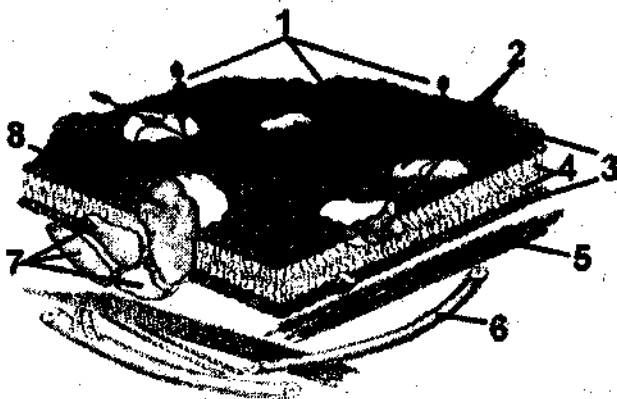


Рис. 7. Поверхностный комплекс
(по А. Хэму и Д. Кормаку, с изменениями):

- 1 - гликопротеины, 2 - периферические белки, 3 - гидрофильные головки фосфолипидов,
- 4 - гидрофобные хвосты фосфолипидов, 5 - микрофиламенты, 6 - микротрубочки,
- 7 - субмембранные белки, 8 - трансмембранный (интегральный) белок

лов из внешней для клетки среды), а также функцию передачи информации, воспринятой рецепторами, глубоким структурам цитоплазмы.

Основой поверхностного комплекса является биологическая мембрана, называемая наружной клеточной мембраной (иначе - плазмалеммой). Ее толщина около 10 нм, так что в световом микроскопе она неразличима. О строении и роли биологических мембран, как таковых, сказано ранее, плазмалемма же обеспечивает, в первую очередь, разграничительную функцию по отношению к внешней для клетки среде. Кроме того, она выполняет при этом и другие функции: транспортную и рецепторную (восприятия сигналов из внешней для клетки среды). Плазмалемма, таким образом, обеспечивает поверхностные свойства клетки.

Наружный и внутренний электроноплотные слои плазмалеммы имеют толщину около 2-5 нм, средний электронопрозрачный слой - около 3 нм. При замораживании-скальвании мембрана разделяется на два слоя: слой А, содержащий многочисленные, иногда расположенные группами крупные частички размерами 8 - 9,5 нм, и слой В, содержащий примерно такие же частички (но в меньшем количестве) и мелкие углубления. Слой А - это скол внутренней (цитоплазматической) половины мембраны, слой В - наружной.

В билипидный слой плазмалеммы погружены молекулы белка. Некоторые из них (интегральные, или трансмембранные) проходят через всю толщину мембраны, другие (периферические или внешние) лежат во внутреннем или наружном монослоях мембраны. Некоторые интегральные белки связаны нековалентными связями с белками цитоплазмы. Подобно липидам, белковые молекулы также являются амфипатическими - их гидрофобные участки окружены аналогичными «хвостами» липидов, а гидрофильные - обращены наружу или внутрь клетки.

Белки осуществляют большую часть мембранных функций: многие из них являются рецепторами, другие - ферментами, третьи - переносчиками. Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньше, чем у липидных молекул. Переход молекул белка из одного монослоя в другой практически невозможен. Так как в каждом монослое содержатся свои белки, бислой асимметричен. Несколько белковых молекул могут образовать канал, через который проходят определенные ионы или молекулы.

Одной из важнейших функций биологических и, в том числе, плазматической мембраны является транспорт. Напомним, что обращенные друг к другу «хвосты» липидов образуют гидрофобный слой, препятствующий проникновению полярных водорастворимых молекул. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность плазмалеммы несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Малые (18 Да) незаряженные молекулы воды быстро диффундируют через мембраны, также быстро диффундируют малые полярные молекулы (например, мочевина, CO_2 , глицерол), гидрофобные молекулы (O_2 , N_2 , бензол), крупные незаряженные полярные молекулы вообще не способны диффундировать (глюкоза, сахароза). В то же время через цитолемму указанные вещества диффундируют легко благодаря наличию в ней мембранных транспортных белков, специфических для каждого химического соединения. Эти белки могут функционировать по принципу унипорта (перенос одного вещества через мембрану) или котранспорта (перенос двух веществ). Последний может быть в виде симпорта (перенос двух веществ в одном направлении), либо антипорта (перенос двух веществ в противоположных направлениях) (рис. 8). При транс-

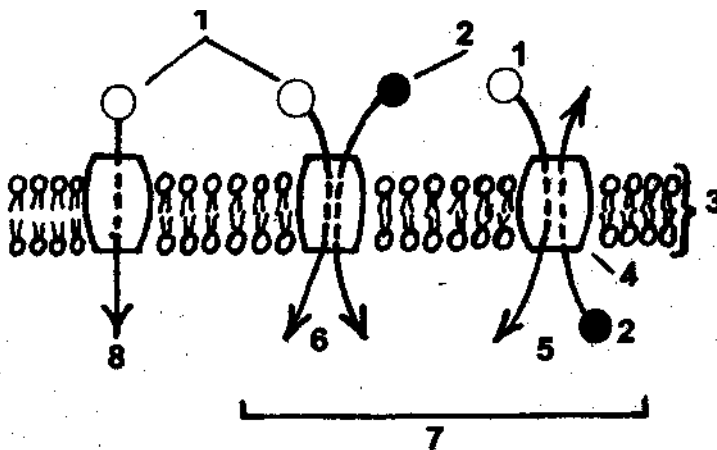


Рис. 8. Схема функционирования транспортных белков (по Б. Албертсу и соавт.):

1 – транспортируемая молекула, 2 – котранспортируемая молекула, 3 – липидный бислой, 4 – белок-переносчик, 5 – антипорт, 6 – симпорт, 7 – котранспорт, 8 – унипорт

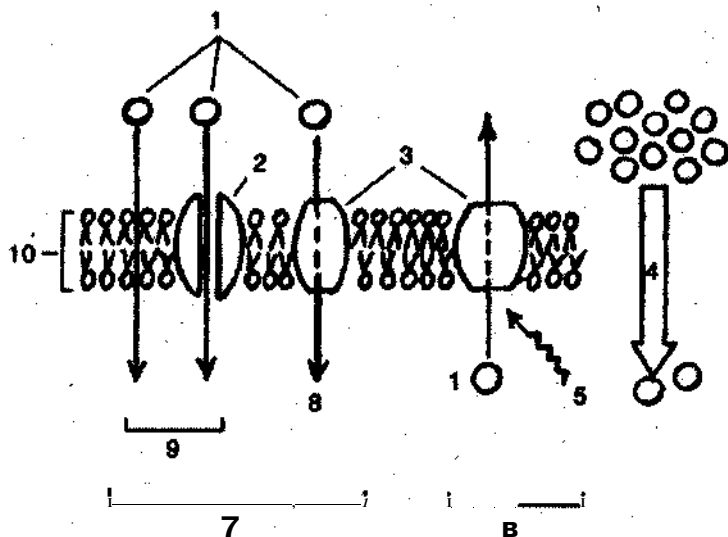


Рис. 9. Схема пассивного транспорта по электрохимическому градиенту и активного транспорта Против электрохимического градиента (по Б. Албертсу и соавт.):

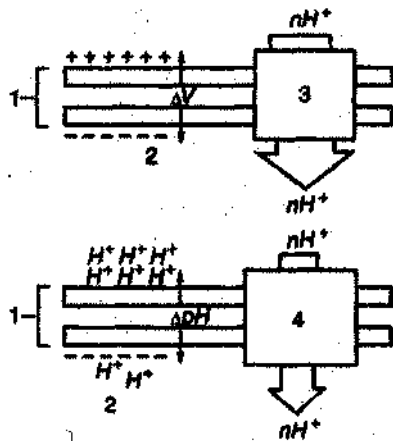
1 - транспортируемая молекула, 2 - каналаобразующий белок, 3 - белок-переносчик, 4 - электрохимический градиент, 5 - энергия, 6 - активный транспорт, 7 - пассивный транспорт, 8 - облегченная диффузия, 9 - простая диффузия, 10 - липидный бислой

порте вторым веществом является H^+ . Унипорт и симпорт являются основными способами переноса в прокариотическую клетку большей части веществ, необходимых для ее жизнедеятельности.

Различают два типа транспорта: *пассивный* к *активный*. Первый не требует затрат энергии, второй - энергозависимый (рис. 9). **Пассивный транспорт** незаряженных молекул осуществляется по градиенту концентрации, транспорт заряженных молекул зависит от градиента концентрации H^+ и трансмембранной разности потенциалов, которые объединяются в *трансмембранный градиент H^+* , или *электрохимический протонный градиент* (рис. 10). Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность мембраны несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Диффузия (лат. ёШивю - распространение, растекание) - это переход ионов или молекул, вызванный их броуновским движением, через мембраны из зоны, где эти веще-

ства находятся в более высокой концентрации, в зону с более низкой концентрацией до тех пор, пока концентрации по обе стороны мембраны не выровняются. Диффузия может быть *нейтральной* (незаряженные вещества проходят между липидными молекулами или через белок, формирующий канал) или *облегченной* (специфические белки-переносчики связывают вещество и переносят его через мембрану). Облегченная диффузия протекает быстрее, чем нейтральная. Нарис. 11 показана гипотетическая модель «тпкпкпигалопаияист ЙРГСКОЯ-функционирования оелков переносчиков при облегченной диффузии,



^ ^ Г й ^ ^ н Г "

(по Б. Албертсу и соавт.)

составляющие градиента: 1 - внутренняя митохондриальная мембрана, 2 - матрикс, 3 - протондвижущая сила, обусловленная мембранным потенциалом, 4 - протондвижущая сила, обусловленная градиентом концентрации протонов

Вода поступает в клетку путем *осмоса* (грея, оетоз - толчок, давление). В настоящее время математически доказывается наличие в цитолемме мельчайших временных пор, возникающих по мере необхо-

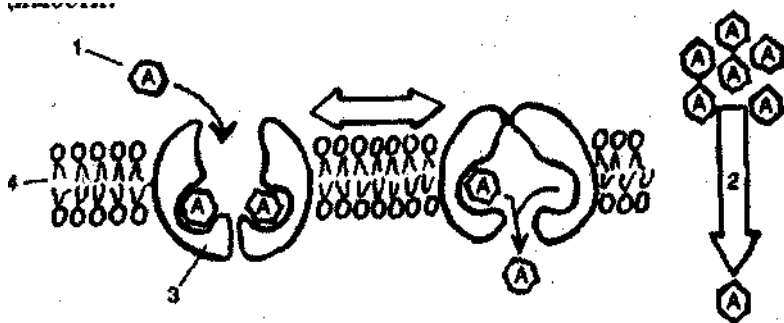


РИС. 11. Схема функционирования белков-переносчиков (по Б. Албертсу и соавт.):

1 - транспортируемое вещество, 2 - градиент концентрации, 3 - транспортный белок, осуществляющий облегченную диффузию, 4 - липидный бислой

Активный транспорт осуществляют белки-переносчики при этом расходуется энергия, получаемая вследствие гидролиза АТФ или протонного потенциала. Активный транспорт! происходит против градиента концентрации. I

В транспортных процессах прокариотической клетки ос* новную роль играет электрохимический протонный градиенту при этом перенос идет против градиента концентрации веществ. На цитолемме эукариотических клеток с помощью натриево-калиевого насоса поддерживается мембранный потенциал. Этот насос, функционирующий как антипорт, накачивающий против градиентов концентрации K^+ в клетку, а Na^+ во внеклеточную среду, является ферментом АТФ-азой (рис. 12). При этом в АТФ-азе происходят конформационные изменения, в результате которых Na^+ переносится через мембрану и выводится во внеклеточную среду, а K^+ переносится внутрь клетки. Процесс напоминает модель облегченной диффузии, изображенной на рис. 11.

АТФ-аза осуществляет также активный транспорт аминокислот и Сахаров. Аналогичный механизм присутствует в цитолемме аэробных бактерий. Однако у них фермент вместо гидролиза АТФ осуществляет его синтез из АДФ и фосфата, используя протонный градиент. Таким же образом функцио-

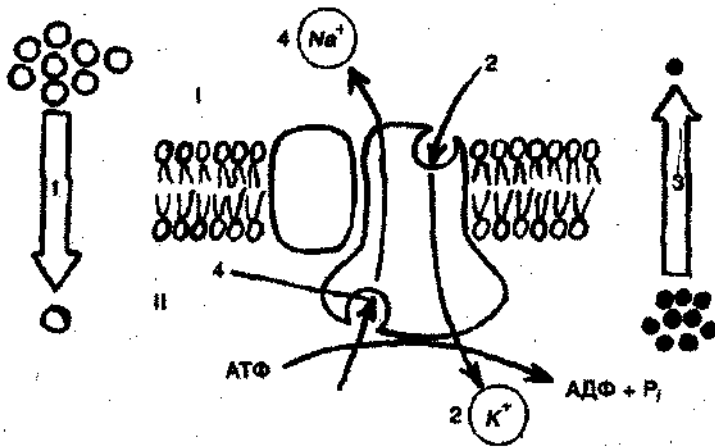


Рис. 12. ($Na^+ K^+$) АТФ-аза (по Б. Албертсу и соавт.):

- 1 – градиент концентрации ионов натрия, 2 – участок связывания калия,
- 3 – градиент концентрации ионов калия, 4 – участок связывания натрия,
- I – внеклеточное пространство, II – внутриклеточное пространство

нирует описанный выше бактериородопсин. Иными словами, один и тот же фермент осуществляет и синтез, и гидролиз АТФ.

В связи с наличием суммарного отрицательного заряда в цитоплазме прокариотической клетки ряд незаряженных молекул переносится по принципу симпорта с H^+ , источником энергии является трансмембранный электрохимический градиент H^+ (например, глицин, галактоза, глюкоза), отрицательно заряженные вещества

переносятся по принципу симпорта также с H^+ за счет градиента концентрации H^+ ; транспорт Ma^+ осуществляется по принципу антипорта с H^+ , который переносится в клетку также за счет градиента концентрации H^+ ; механизм аналогичен ($Na^+ K^+$) насосу эукариот. Положительно заряженные вещества поступают в клетку по принципу унипорта за счет транс- мембранной разности электрических потенциалов.

Внешняя поверхность плазмалеммы покрыта гликокаликсом (рис. 13). Толщина его различна и колеблется даже в разных участках поверхности одной клетки от 7,5 до 200 нм. Гликокаликс представляет собой совокупность молекул, связанных 6 белками мембраны. По составу эти молекулы могут представлять собой цепочки полисахаридов, гликолипидов и гликопротеинов.

Многие из молекул гликокаликса функционируют в качестве специфических молекулярных рецепторов. Концевой свободный отдел рецептора обладает уникальной пространственной конфигурацией. Поэтому с ним могут объединяться только те молекулы, находящиеся вне клетки, которые обладают также уникальной конфигурацией, но зеркально симметричной по отношению к рецептору. Именно благодаря существованию специфических рецепторов на поверхности клетки могут закрепляться так называемые сигнальные молекулы, в частности молекулы гормонов.

Чем больше конкретных специфических рецепторов находится в гликокаликсе, тем активнее клетка реагирует на соответству-

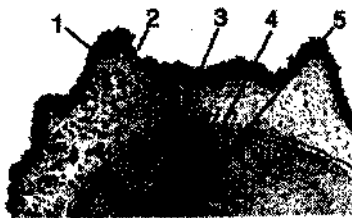


Рис. 13. Гликокаликс
(по Б. Албертсу и соавт.,
с изменениями):

- 1 – гликокаликс, выявленный специальным красителем (рутениевым красным), 2 – плазмалемма (часть гликокаликса на этом участке удалена), 3 – цитоплазма, 4 – кариотека, 5 – хроматин

ющие сигнальные вещества. Если в гликокаликсе нет молекул,¹; специфически связывающихся с внешними веществами, клетка¹ на последние не реагирует. Таким образом, *гликокаликс наряду с самой плазмалеммой обеспечивает и барьерную функцию поверхностного комплекса.*

К глубокой поверхности плазмалеммы примыкают поверхностные структуры цитоплазмы. Они связываются с белками плазмалеммы и осуществляют передачу информации глубин^{*} ным структурам, запуская сложные цепи биохимических реакций. Они же, изменяя свое взаимоположение, меняют конфигурацию плазмалеммы.

МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ⁴

При контакте клеток друг с другом их плазмалеммы вступают во взаимодействия. При этом образуются особые объединяющие структуры - *межклеточные соединения* (рис. 14). Они формируются при образовании многоклеточного организма во время эмбрионального развития и при образовании тканей. Межклеточные соединения подразделяются на простые и сложные. В *простых соединениях* плазмалеммы соседних клеток формируют выросты наподобие зубцов, так что зубец одной клетки внедряется между двумя зубцами другой (*зубчатое соединение*)¹.¹ переплетающихся между собой интердигитаций (*пальцевидное соединение*). Между плазмалеммами соседних клеток всегда сохраняется межклеточная щель шириной 15-20 нм.

Сложные соединения, в свою очередь, подразделяются на адгезионные, замыкающие и проводящие. К адгезионным соединениям относятся *десмосома, полудесмосома и поясок сцепления (лентовидная десмосома)*. Десмосома состоит из двух электроноплотных половин, принадлежащих плазмалеммам соседних клеток, разделенных межклеточным пространством размерами около 25 нм, заполненным тонкофибрилярным веществом гликопротеинной природы. К обращенным к цитоплазме сторонам обеих пластинок десмосомы прикрепляются кератиновые тонофиламенты, напоминающие по форме головные шпильки. Помимо этого, через межклеточное пространство проходят межклеточные волокна, соединяющие обе пластинки.

Нолудесмосома, образованная лишь одной пластинкой с входящими в нее тонофиламенами, прикрепляет клетку к базальной мембране. Поясок сцепления, или лентовидная десмосома, представляет собой «ленту», которая огибает всю поверхность клетки вблизи ее апикального отдела. Ширина межклеточного пространства, заполненного волокнистым веществом, не превышает 15-20 нм. Цитоплазматическая поверхность «ленты» уплотнена и укреплена сократительным пучком актиновых филаментов.

Плотные соединения, или **запирающие зоны**, проходят через апикальные

поверхности клеток в виде поясков шириной 0,5-0,6 мкм. В плотных контактах между плазмалеммами

соседних клеток практически нет межклеточного пространства и гликокаликса. Белковые молекулы обеих мембран контактируют между собой, поэтому через плотные контакты молекулы не проходят. На плазмалемме одной клетки имеется сеть гребешков, образованных цепочками белковых частиц эллиптической формы, расположенных во внутреннем монослое мембраны, которым на плазмалемме соседней клетки соответствуют углубления, бороздки.

К проводящим соединениям относятся нексус, или шелевидный контакт, и синапс. Через них из одной клетки в другую проходят водорастворимые малые молекулы с молекуляр-

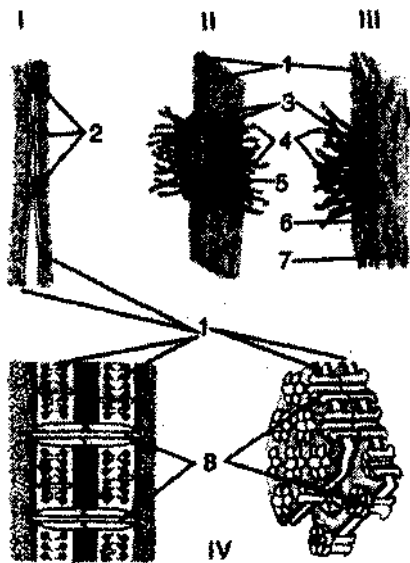


рис. 14. Межклеточные соединения (по А. Хэму и Д. Кормаку и по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

I - плотное соединение, II - десмосома, III - лудесмосома, IV - нексус (шелевидное соединение);
1 - плазмалемма рмежных клеток, 2 - зоны сцепления, 3 - электронноплотные пластинки, 4 - промежуточные филаменты (тонофиламенты), закрепленные в пластинке, 5 - межклеточные филаменты, 6 - базальная мембрана, 7 - подлежащая соединительная ткань, в - коннексоны, каждый из которых состоит из 6 субъединиц с цилиндрическим каналом

ной массой не более 1500 Да. Такими контактами соединены очень многие клетки человека (и животных). В нексе между плазмалеммами соседних клеток имеется пространство шириной 2-4 нм. Обе плазмалеммы соединены между собой *коннексонами* - полыми гексагональными белковыми структурами размерами около 9 нм, каждая из которых образована шестью белковыми субъединицами. Методом замораживания и скалывания показано, что на внутренней части мембраны имеются гексагональные частички размерами 8-9 нм, а на наружной - соответствующие им ямки. Щелевые контакты играют важную роль в осуществлении функции клеток, обладающих выраженной электрической активностью (например, кардиомиоциты). Синапсы играют важную роль в осуществлении функций нервной системы.

МИКРОВОРСИНКИ

Микроворсинки обеспечивают увеличение клеточной поверхности. Это, как правило, связано с осуществлением функции всасывания веществ из внешней для клетки среды. Микроворсинки (рис. 15) являются производными поверхностного комплекса клетки. Они представляют собой выпячивания плазмалеммы длиной 1-2 и диаметром до 0,1 мкм. В гиалоплазме проходят продольные пучки актиновых микрофиламентов, поэтому длина микроворсинок может изменяться. Это один из способов регуляции активности поступления в клетку веществ. У основания микроворсинки в поверхностном комплексе клетки происходит объединение ее микр^офиламентов с элементами цитоскелета.

Поверхность микроворсинок покрыта гликокаликсом. При особой активности всасывания микроворсинки так близко располагаются друг к другу, что их гликокаликс сливается. Такой комплекс называют щеточной каймой. В щеточной кайме многие молекулы гликокаликса обладают ферментативной активностью.

Особо крупные микроворсинки длиной до 7 мкм называют стереоцилиями (см. рис. 15). Они имеются у некоторых специализированных клеток (например, у сенсорных клеток в органах равновесия и слуха). Их роль связана не со всасыванием, а с тем, что они могут отклоняться от своего первоначаль-

ного положения. Такое изменение конфигурации поверхности клетки вызывает ее возбуждение, последнее воспринимается нервными окончаниями, и сигналы поступают в центральную нервную систему. Стереоцилии можно рассматривать как специальные органеллы, развившиеся путем модификации микроворсинок.

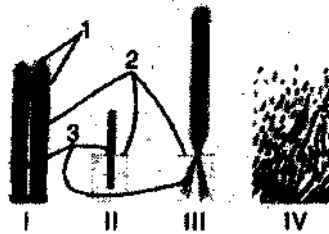


Рис. 75. Микроворсинки и стереоцилии (по Б. Албартсу и соавт., с изменениями):

Биологические мембраны разделяют клетку на отдельные области, имеющие свои структурно-функциональные особенности - *компартменты*, - а также

отграничивают клетку от окружающей ее среды. Соответственно, и мембраны, связанные с этими компартментами, имеют свои характерные черты.

ЯДРО

Оформленное ядро клетки (рис. 16) имеется только у эукариот. У прокариот тоже имеются такие ядерные структуры, как хромосомы, но они не заключены в особом компартменте. У большинства клеток форма ядра шаровидна или овоидна, однако встречаются ядра и другой формы (кольцевидные, палочковидные, веретеновидные, бобовидные, сегментированные и др.). Размеры ядер колеблются в широких пределах - от 3 до 25 мкм. Наиболее крупным ядром обладает яйцеклетка. Большинство клеток человека имеет одно ядро, однако имеются двухядерные (например, некоторые нейроны, клетки печени, кардиомиоциты). Двух-, а иногда и многоядерность связана с полиплоидией (*грея. polyplooa* - многократный, *elclob* - вид). Полиплоидия - это увеличение числа хромосомных наборов в ядрах клеток.

Пользуемся случаем обратить внимание, что иногда многоядерными клетками называют структуры, которые образовались не вследствие полиплоидизации исходной клетки, а в результате слияния нескольких одноядерных клеток. Такие

10

^&0***Щ***^u

9 :3ш\ -u- *m % 1

I /\$Гъ ШШк О^\`C1^2

n (m ^ ^ Н Ф **&& **»""

// /Мк " ^ " ^ "Ж ЭТЙ-~3

Я Лр¹ ч * */ * & ^Ш

|| |&* \$ ^Ж^ г"⁴

!(Т** 4* з МХ/" ^5

\ч 5^ . * * V **Жг

\ " ^ * к ^ ^ * Ж Т^ у \ . ж ^ \

\ у ^ ж Б ^ » * « 8 « ^ к а

• ^ ^ ^ | ~ - ^ Ч ^

структуры имеют специ-
альное название - симпла-
сты; они встречаются, я
частности >^в составе ске
летных поперечно-полоса*
мышечных волокон.
Уэукариотхромосоме
сос Р^с Д^оточены внутри яд V
Р^аиот Д^есленыот Ц^итоплаз-
к^ы я Д^с Р^{ной} оболочкой,
или кариотекой. Кариоте-
образуется за счет рас-
ширения и слияния друг с
другом цистерн эндоплаз-
матической^сети. Поэтому

Рис. 16. Ядро клетки

(по Б. Алберту и соавт., с изменениями):
1-наружная мембрана кариотеки (наружная
Ч ядерная мембрана), 2 - перинуклеарн^ое пространство между мембрана-
Т а а к л * **у** -

4 - ядерная ламина, 5 - поровый комплекс, зывают перинуклеарным
пространством. Оно имеет
эндоплазматической сети, ю - ядрышко
ширину 20—50 нм и сохра-
няет сообщение с полостя-
ми эндоплазматической сети. Со стороны цитоплазмы наруж-
ная мембрана нередко покрыта рибосомами.

Местами внутренняя и наружная мембраны кариотеки
сливаются, а в месте слияния образуется пора. Пора, не зи-
яет: между ее краями упорядочение располагаются белко-
вые молекулы, так что в целом формируется поровый ком-
плекс.

Комплекс поры (рис. 17) представляет собой сложную
структуру, которая состоит из двух рядов связанных между
собой белковых гранул, каждая из которых содержит по
8 гранул, располагающихся на равном расстоянии друг от дру-
га по обе стороны ядерной оболочки. Эти гранулы по разме-
рам превосходят рибосомы. Гранулы, расположенные на ци-
топлазматической стороне поры, обуславливают осмиофиль-
ный материал, окружающий пору. В центре отверстия поры
иногда имеется крупная центральная гранула, связанная с
гранулами, описанными выше (возможно, это частицы, транс-
портирующиеся из ядра в цитоплазму). Отверстие поры за-

крыто тонкой диафрагмой. По-видимому, в норových комплексах имеются цилиндрические каналы диаметром около 9 нм и длинной около 15 нм.

Через норовые комплексы осуществляется избирательный транспорт молекул и частиц из ядра в цитоплазму и обратно. Пory могут занимать до 25% поверхности ядра. Количество пору одного ядра достигает $3000-4000$, а их плотность составляет около 11 на 1 мкм^2 ядерной оболочки. Из ядра в цитоплазму транспортируются в основном разные виды РНК. Из цитоплазмы в ядро поступают все ферменты, необходимые для синтеза РНК, для регуляции интенсивности этих синтезов и, в ряде клеток, молекулы гормонов, которые тоже регулируют активность синтезов РНК.

Внутренняя поверхность кариотеки связана с многочисленными промежуточными филаментами (см. раздел «Цитоскелет»). В совокупности они образуют здесь тонкую пластинку, называемую ядерной ламиной (рис. 18 и 19). К ней прикреплены хромосомы. Ядерная пластинка связана с норовыми комплексами и играет главную роль в поддержании формы ядра. Она построена из промежуточных филаментов особой структуры.

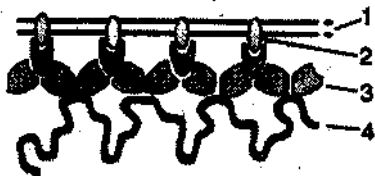


Рис. 18. Поверхностные структуры ядра (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

- 1 - внутренняя ядерная мембрана,
- 2 - интегральные белки, 3 - белки ядерной ламины, 4 - хроматиновая фибрилла (часть хромосомы)

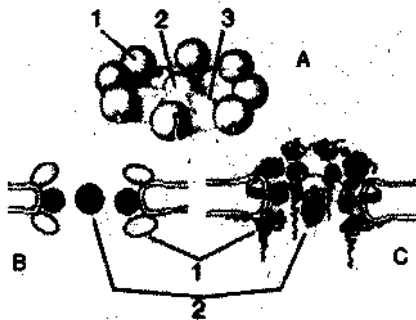


Рис. 17. Норовый комплекс (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

- A - пространственная реконструкция, схема «Ровных» структур;
- В - схема молекулярной организации;
- 1 - периферические гранулы,
- 2 - центральная гранула, 3 - диафрагма поры

Нуклеоплазма представляет собой коллоид (обычно в форме геля). По ней транспортируются различные молекулы, она содержит множество разнообразных ферментов, в нее поступают с хромосом

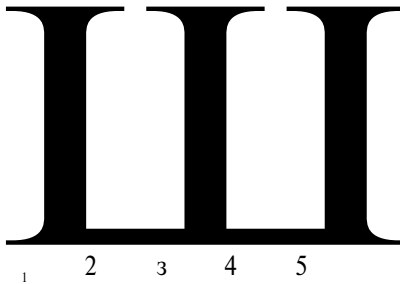


Рис. 19. Ядро и околоядерная область цитоплазмы и соавт, 1' м В я м и) :

- 1 - гранулярная эндоплазматическая сеть,
- 2 - рибосомные комплексы,
- 3 - внутренняя ядерная мембрана,
- 4 - ядерная мембрана,
- 5 - нуклеолус

Гетерохроматин расположен в основном вблизи внутренней ядерной мембраны, контактируя с ядерной пластинкой и оставляя свободными поры, и вокруг ядрышка. Эухроматин находится между скоплениями гетерохроматина. По сути дела, хроматин - это комплексы веществ, которыми образованы хромосомы - ДНК, белок и РНК в соотношении 1:1,3:2. Основа каждой хромосомы образована ДНК, молекула которой имеет вид спирали. Она упакована различными белками, среди которых различают гистоновые и негистоновые. В результате ассоциации ДНК с белками образуются дезоксиноклеопротеиды (ДНП).

ХРОМОСОМЫ И ЯДРЫШКИ

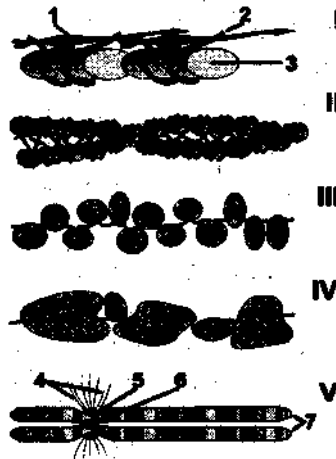
В хромосоме (рис. 20) молекула ДНК (см. рис. 1 и 2) упакована компактно. Так, информация, заложенная в последовательности 1 млн нуклеотидов при линейном расположении, заняла бы отрезок длиной 0,34 мм. В результате компактизации она занимает объем 10^{16} см³. Длина одной хромосомы человека в растянутом виде около 5 см, длина всех хромосом около 170 см, а их масса $6 \cdot 10^{-12}$ г.

ДНК ассоциирована с белками-гистонами, в результате чего образуются нуклеосомы, являющиеся структурными

РНК. В живых клетках оМН В живых клетках нуклео*! плазма (кариоплазма) внеш-| не гомогенна (кроме ядрыт-1 ка). После фиксации и обра-1 ботки тканей для световой!

или электр оннои микроско-* пии в кариоплазме становятся ; видными два типа хроматина.3 (греч. сЪгота - краска): хоро-1 ш0 окрашивающийся электро- ; ноплотный гетерохроматин, , образованный осмиофиль- ными гранулами размером 10-15 нм и фибриллярными структурами толщиной около 5 нм, и светлый эухроматин.

единицами хроматина. Нуклеосомы, напоминающие бусины диаметром 10 нм, состоят из 8 молекул гистонов (по две молекулы гистонов H2A, H2B, H3 и H4), вокруг которых закручен участок ДНК, включающий 146 пар нуклеотидов. Между нуклеосомами располагаются линкерные участки ДНК, состоящие из 60 пар нуклеотидов, а гистон H1 обеспечивает взаимный контакт соседних нуклеосом. Нуклеосомы - это лишь первый уровень укладки ДНК.



Хроматин представлен в виде фибрилл толщиной около 30 нм, которые образуют петли длиной около 0,4 мкм каждая, содержащие от 20 000 до 30 000 пар нуклеотидов, которые, в свою очередь, еще больше компактизируются так что метафазная хромосома имеет средние размеры 5x1,4 мкм.

В результате суперспирализации ДНП в делящемся ядре хромосомы (*греч.* сβгота - краска, зота - тело) становятся видимыми при увеличении светового микроскопа. Каждая хромосома образована одной длинной молекулой ДНП. Они представляют собой удлинённые палочковидные структуры, имеющие два плеча, разделённые центромерой. В зависимости от ее расположения и взаимного расположения плеч выделяют три типа хромосом: метацентрические, имеющие примерно одинаковые плечи; акроцентрические, имеющие одно очень короткое и одно длинное плечо; субметацентрические, у которых одно длинное и одно более короткое плечо. Некоторые акроцентрические хромосомы имеют спутников (сателлитов) - мелкие участки короткого плеча, соединённые с ним тонким неокрашивающимся фрагментом (вторичная перетяжка). В хромосоме имеются эу- и гетерохроматиновые участки. Последние в неделящемся ядре (вне митоза) остаются компакт-

Рис. 20. Уровни упаковки ДНК
 1-гистонт 2-днк.3-прочие гистоны, 4 - микротрубочки ароматинового веретена, 5 - кин7-0хРрома"тиды

ными. Чередование эу- в гетерохроматиновых участков щЯ пользуются для идентификации хромосом. •Щ

Метафазная хромосома состоит из двух соединенных П«Щ тримерной сестринских хроматид, каждая из которых содвн! жит одну молекулу ДНП, уложенную в виде суперспиралищ При спирализации участки эу- и гетерохроматина укладываяются закономерным образом, так что по протяжению хромая тид образуются чередующиеся поперечные полосы. Их выящ ляют при помощи специальных окрасок. Поверхность хромо?! сом покрыта различными молекулами, главным образом рибонуклеопротеинами (РНП). В соматических клетках име- ются по две копии каждой хромосомы, их называют гомоло- гичными. Они одинаковы по длине, форме, строению, распо- ложению полос, несут одни и те же гены, которые локализо- ваны одинаково. Гомологичные хромосомы могут различаться, аллелями генов, содержащихся в них. *Ген - это участок мо- лекулы ДНК, на котором синтезируется активная молеку- ла РНК* (см. раздел «Синтез белков»). Гены, входящие в со- став хромосом человека, могут содержать до 2 млн пар нук- леотидов. I

Итак, хромосомы представляют собой двойные цепи ДНК, окруженные сложной системой белков. С одними участками ДНК связаны гистоны. Они могут прикрывать их или освобождать. В первом случае данная область хромосомы не способна синтезировать РНК, во втором же синтез происходит. Это один из способов регуляции функциональной активности клетки путем дерепрессии и репрессия генов; Существуют и иные способы такого управления.

Некоторые участки хромосом остаются окруженными белками постоянно и в данной клетке никогда не участвуют в синтезе РНК. Их можно называть блокированными. Механизмы блокирования разнообразны. Обычно такие участки очень сильно спирализуются и покрываются не только гистонами, но и другими белками с более крупными молекулами.

Деспирализованные активные участки хромосом не видны под микроскопом. Лишь слабая гомогенная базофилия нуклеоплазмы указывает на присутствие ДНК; их можно выявить также гистохимическими методами. Такие участки относят к *эухроматину*. Неактивные сильно спирализованные комплексы ДНК и высокомолекулярных белков выделяются при окрасках в виде глыбок *гетерохроматина*. Хромосомы

фиксируются на внутренней поверхности кариотеки ядерной ламине.

В деле хромосомы в функционирующей клетке обеспечивают синтез РНК, необходимых для последующего синтеза белков. При этом осуществляется считывание генетической информации - ее транскрипция. Не вся хромосома принимает в ней непосредственное участие.

Разные участки хромосом обеспечивают синтез различных РНК. Особенно выделяются участки, синтезирующие рибосомные РНК (рРНК); ими обладают не все хромосомы. Эти участки называют *ядрышковыми организаторами*. Ядрышковые организаторы образуют петли. Верхушки петель разных хромосом тяготеют друг к другу и встречаются вместе. Таким образом формируется структура ядра, именуемая *ядрышком* (рис. 21). В нем различают три компонента. Слабоокрашенный компонент соответствует петлям хромосом, фибриллярный - транскрибированной рРНК и глобулярный - предшественникам рибосом.

Ядрышки видны и в световом микроскопе. В зависимости от функциональной активности клетки в образование ядрышка включаются то меньшие, то большие участки организаторов. Иногда их группировка может совершаться не в одном, а в нескольких местах. В этих случаях в клетке обнаруживается несколько ядрышек. Области, в которых ядрышковые организаторы активны, выявляют не только на электронномикроскопическом уровне, но и светооптически при специальной обработке препаратов (особые методы импрегнации серебром).

От ядрышка предшественники рибосом перемещаются к поровым комплексам. При прохождении пор происходит дальнейшее формирование рибосом.

Хромосомы являются ведущими компонентами клетки в регуляции всех обменных процессов: любые метаболические

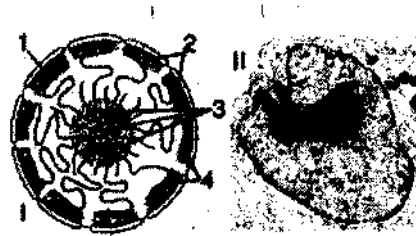


Рис. 21. Строение ядрышка (по Б.Алберту и соавт., с изменениями):

I - схема, II - ядрышко в ядре клетки (электронномикроскопическая фотография);
 1 - кариотека, 2 - ядерная ламина,
 3 - ядрышковые организаторы хромосом,
 4 - концы хромосом, связанные с ядерной ламиной

реакции возможны только с участием ферментов, ферменты же всегда белки, белки синтезируются только с участием мРНК.

Вместе с тем хромосомы являются и хранителями наследственных свойств организма. Именно последовательность нуклеотидов в цепях ДНК определяет генетический код. Совокупность всей генетической информации, хранящейся в хромосомах, называют геномом. При подготовке клетки к делению геном удваивается, а при самом делении поровну распределяется между дочерними клетками. Все проблемы, связанные с организацией генома и закономерностями передачи наследственной информации, изучаются в курсе цитологии.

КАРИОТИП

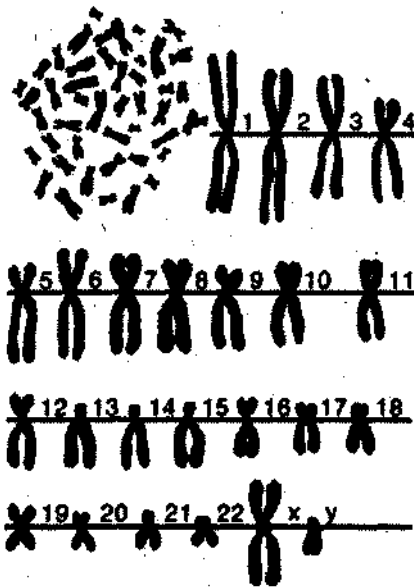


Рис. 22. Картиотип человека (по Б. Албертсу и соавт. и В. П. Михайлову, с изменениями)

Метафазное ядро можно выделить из клетки, раздвинуть хромосомы, сосчитать их и изучить их форму. Клетки особей каждого биологического вида имеют одинаковое количество хромосом. Каждая хромосома во время метафазы имеет свои особенности строения. Совокупность этих особенностей обозначается понятием «картиотип» (рис. 22). Знание нормального картиотипа необходимо, чтобы выявлять возможные отклонения. Такие отклонения всегда служат источником наследственных заболеваний.

Нормальный картиотип (набор хромосом) (греч. каруон – ядро ореха, τυρος –

образец) человека включает 22 пары аутосом и одну пару половых хромосом (либо XX у женщин, или же XY у мужчин).

В 1949 г. М. Барр обнаружил в ядрах нейронов кошек особые плотные тельца, которые отсутствовали у самцов. Эти тельца имеются и в интерфазных ядрах других соматических клеток особей женского пола. Они были названы тельцами полового хроматина (тельцами Барра). У человека они имеют диаметр около 1 мкм и лучше всего идентифицируются в нейтрофильных сегментоядерных лейкоцитах, где выглядят в виде «барабанной палочки», связанной с ядром. Различимы они хорошо и в эпителиоцитах слизистой оболочки щеки, взятых путем соскоба. Тельца Барра представляют собой одну инактивированную конденсированную X-хромосому.

ЦИТОПЛАЗМА

Основными структурами цитоплазмы являются гиалоплазма (матрикс), органеллы и включения.

ГИАЛОПЛАЗМА

В физико-химическом отношении гиалоплазма (*греч.* *δια-ίονα* - стекло) представляет собой коллоид, состоящий из воды, ионов и многих молекул органических веществ. Последние принадлежат ко всем классам - и к углеводам, и к липидам, и к белкам, а также к комплексным соединениям типа гликолипидов, гликопротеинов и липопротеинов. Многие из протеинов обладают ферментативной активностью. В гиалоплазме протекает ряд важнейших биохимических реакций, в частности осуществляется гликолиз - филогенетически наиболее древний процесс выделения энергии (*греч.* *λυκυδ* - сладкий и *λυβλ8* - распад), в результате чего шестяуглеродная молекула глюкозы распадается на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты с образованием АТФ (см. раздел «Основные реакции тканевого обмена»).

Молекулы гиалоплазмы, конечно, взаимодействуют между собой весьма упорядоченно, но характер ее пространственной организации пока недостаточно ясен. Поэтому можно говорить лишь в общих чертах, что гиалоплазма структурирована на молекулярном уровне.

Именно в гиалоплазме взвешены органеллы и включения.

Органеллами называют элементы цитоплазмы, структурированные на ультрамикроскопическом уровне и выполняющие конкретные функции клетки; органеллы участвуют в осуществлении тех функций клетки, которые необходимы для поддержания ее жизнедеятельности. Сюда относятся обеспечение ее энергетического обмена, синтетических процессов, обеспечение транспорта веществ и т. п.

Органеллы, присущие всем клеткам, называют органеллами общего назначения, присущие же некоторым специализированным видам клеток - специальными. В зависимости от того, включает ли структура органеллы биологическую мембрану или нет, различают органеллы мембранные и немембранные.

ОРГАНЕЛЛЫ ОБЩЕГО ЗНАЧЕНИЯ

НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

К немембранным органеллам относятся цитоскелет, клеточный центр и рибосомы.

ЦИТОСКЕЛЕТ

I

Цитоскелет (клеточный скелет), в свою очередь, образован тремя компонентами: *микротрубочками, микрофиламентами и промежуточными филаментами.*

Микротрубочки (рис 23) пронизывают всю цитоплазму клетки. Каждая из них представляет собой полый цилиндр диаметром 20-30 нм. Стенка микротрубочки имеет толщину 6-8 нм. Она образована 13 нитями (протофиламентами), скрученными по спирали одна над другой. Каждая нить, в свою очередь, складывается из димеров белка тубулина. Каждый димер представлен α - и β -тубулином. Синтез тубулинов происходит на мембранах гранулярной эндоплазматической сети, а сборка в спирали - в клеточном центре.

Соответственно, многие микротрубочки имеют радиальное направление по отношению к центриолям. Отсюда они распространяются по всей цитоплазме. Часть из них расположено

на под плазмалеммой, где они вместе с пучками микрофиламентов участвуют в образовании терминальной сети.

Микротрубочки прочны и образуют опорные структуры цитоскелета. Часть микротрубочек располагается в соответствии с силами сжатия и натяжения, которые испытывает клетка. Особенно хорошо это заметно в клетках эпителиальных тканей, которые разграничивают разные среды организма.

Микротрубочки участвуют в транспорте веществ внутри клетки. Со стенок микротрубочки одним из своих концов связаны (ассоциированы) белковые молекулы в виде коротких цепочек, которые способны в соответствующих условиях изменять свою пространственную конфигурацию (*конформация белка*). В нейтральном положении цепочка лежит параллельно поверхности стенки. При этом свободный конец цепи может связываться с частицами, которые находятся в окружающем гликокаликсе.

После связывания частицы белок изменяет конфигурацию и отклоняется от стенки, тем самым перемещая за собой и блокированную частицу. Отклоненная цепочка передает частицу той, что свисает над нею, та тоже отклоняется и передает частицу далее. *В связи с наличием конформируемых наружных цепей микротрубочки обеспечивают основные потоки внутриклеточного активного транспорта.*

Структура стенки микротрубочек может меняться при различных воздействиях на них. В подобных случаях может нарушаться внутриклеточный транспорт. К числу блокаторов микротрубочек и, соответственно, внутриклеточного транспорта относится, в частности, алкалоид колхицин.

Промежуточные филаменты толщиной 8 - 10 нм представлены в клетке длинными белковыми молекулами. Они тонь-

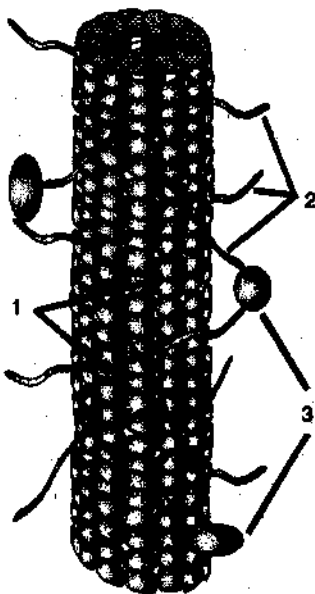


Рис. 23. Строение микротрубочки-

- 1 — тубулиновыесубъединицы,
- 2 — ассоциированные белки,
- 3 — перемещаемые частицы

цию. Это важно для обеспечения поступления веществ в клетку посредством пиноцитоза и фагоцитоза. Этот же механизм используется клеткой при образовании выростов ее поверхности - ламеллоподий. Клетка может закрепиться ламеллоподией за окружающий субстрат и переместиться на новое место.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦЕНТР

Клеточный центр (рис. 26) образован двумя *центриолями* (*диплосомы*) и *центросферой*. Свое название органелла получила благодаря тому, что она обычно находится в глубоких отделах цитоплазмы, нередко вблизи ядра или около формирующейся поверхности комплекса Гольджи. Обе центриоли диплосомы расположены под углом друг к другу. Основная функция клеточного центра - сборка микротрубочек.

Каждая центриоль представляет собой цилиндр, стенка которого, в свою очередь, состоит из девяти комплексов микротрубочек длиной около 0,5 и диаметром около 0,25 мкм. Каждый комплекс состоит из трех микротрубочек и поэтому называется *триплетом*. Триплеты, расположенные по отношению друг к другу под углом около 50°, состоят из трех микротрубочек (изнутри кнаружи): полной А и неполных В и С диаметром около 20 нм каждая. От трубочки А отходят две ручки. Одна из них направлена к трубочке С соседнего триплета, другая - к центру цилиндра, где внутренние ручки образуют фигуру звезды или спиц колеса. Каждая микротрубочка имеет типичное строение (см. ранее). /

Центриоли расположены взаимно перпендикулярно. Одна из них упирается концом в боковую поверхность другой. Первая называется дочерней, вторая - материнской. Дочерняя центриоль возникает вследствие удвоения материнской. Материнская центриоль окружена электроноплотным ободком, образованным шаровидными *сателлитами*, соединенными плотным материалом с наружной стороной каждого триплета. Средняя часть материнской центриоли может быть также окружена комплексом фибриллярных структур, называемым *галом*. Триплеты микротрубочек объединяются у основания материнской центриоли электроноплотными скоплениями - *корешками* (придатками).

К концу сателлитов и к области гало по цитоплазме транспортируются тубулины, и именно *здесь происходит сборка*

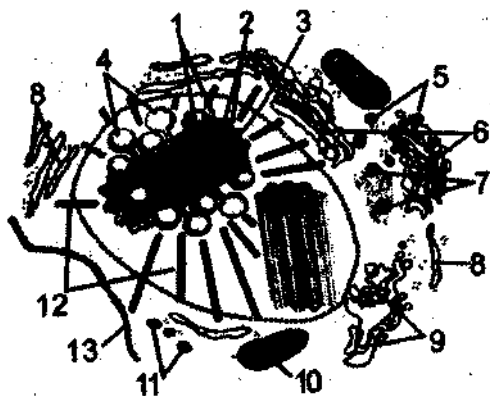


Рис. 26. Клеточный центр
(по Р. Кретину, с изменениями):

- 1 - триплеты микротрубочек, 2 - радиальные спицы, 3 - центральная структура «колеса телеги», 4 - сателлит, 5 - лизосома, 6 - диктиосомы комплекса Гольджи, 7 - окаймленный пузырек, 8 - цистерна гранулярной эндоплазматической сети, 9 - цистерны и трубочки агранулярной эндоплазматической сети, 10 - митохондрия, 11 - центриоль, 12 - микротрубочки, 13 - кариотека

микротрубочек. Будучи собранными, они отделяются и направляются в разные участки цитоплазмы, чтобы занять свое место в структурах цитоскелета. Возможно, сателлиты являются и источником материала для образования новых центриолей при их репликации. Область гиалоплазмы вокруг центриолей и сателлита называется *центросферой*.

Центриоли являются саморегулирующимися структурами, которые удваиваются в клеточном цикле (см. раздел «Клеточный цикл»). При удвоении вначале обе центриоли расходятся, и перпендикулярно к базальному концу материнской возникает мелкая процентриоль, образованная девятью одиночными микротрубочками. Затем к каждой из них путем самосборки из тубулина присоединяются еще две. Центриоли участвуют в образовании базальных телец ресничек и жгутиков и в образовании митотического веретена.

РИБОСОМЫ

Рибосомы (рис. 27) представляют собой тельца размерами 20 x 30 нм (константа седиментации 80). Рибосома состоит из двух *субъединиц* - большой и малой. Каждая субъединица представляет собой комплекс рибосомной РНК (рРНК)

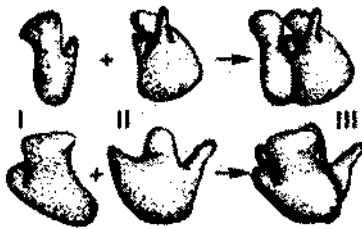


Рис. 27. Рибосома
(по Б. Албертсу и соавт.,
с изменениями):

I – малая субъединица, II – большая
субъединица, III – объединение
субъединиц; верхний и нижний ряды –
изображения в разных проекциях

с белками. Большая субъединица (константа седиментации 60) содержит три различные молекулы рРНК, связанные с 40 молекулами белков; малая содержит одну молекулу рРНК и 33 молекулы белков. Синтез рРНК осуществляется на петлях хромосом – ядрышковых организаторах (в области ядрышка). Сборка рибосом осуществляется в области пор кариотеки.

Основная функция рибосом – сборка белковых молекул

кул из аминокислот, доставляемых к ним транспортными РНК (тРНК). Между субъединицами рибосомы имеется щель, в которой проходит молекула информационной РНК (мРНК), а на большой субъединице – бороздка, в которой располагается и по которой сползает формирующаяся белковая цепь. Сборка аминокислот производится в соответствии с чередованием нуклеотидов в цепи мРНК. Таким способом осуществляется трансляция генетической информации.

Рибосомы могут находиться в гиалоплазме поодиночке либо группами в виде розеток, спиралей, завитков. Такие группы называют *полирибосомами (полисомами)*. Таким образом, молекула мРНК может протягиваться по поверхности не только одной, но и нескольких рядом лежащих рибосом. Значительная часть рибосом прикреплена к мембранам: к поверхности эндоплазматической сети и к наружной мембране кариотеки. *Свободные рибосомы синтезируют белок, необходимый для жизнедеятельности самой клетки, прикрепленные – белок, подлежащий выведению из клетки.*

Количество рибосом в клетке может достигать десятков миллионов.

МЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Каждая мембранная органелла представляет структуру цитоплазмы, ограниченную мембраной. Вследствие этого внутри нее образуется пространство, ограниченное от гиало-

плазмы. Цитоплазма оказывается таким образом разделенной на отдельные отсеки со своими свойствами - компартменты. *Наличие компартментов - одна из важных особенностей эукариотических клеток.*

К мембранным органеллам относятся *митохондрии, эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, лизосомы и пероксисомы*. Некоторые авторы относят к общим органеллам также и *микроворсинки*. Последние иногда причисляют к органеллам специальным, но фактически они встречаются на поверхности любой клетки и будут описаны вместе с поверхностным комплексом цитоплазмы. К. де Дюв объединил ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы и пероксисомы понятием вакуом (см. раздел «Комплекс Гольджи»).

МИТОХОНДРИИ

Митохондрии участвуют в процессах клеточного дыхания и преобразуют энергию, которая при этом освобождается, в форму, доступную для использования другими структурами клетки. Поэтому за ними закрепилось ставшее тривиальным образное название «энергетических станций клетки».

Митохондрии, в отличие от других органелл, обладают собственной генетической системой, необходимой для их самовоспроизведения и синтеза белков. Они имеют свои ДНК, РНК и рибосомы, отличающиеся от таковых в ядре и в других отделах цитоплазмы собственной клетки. В то же время митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы весьма сходны с прокариотическими. Это послужило толчком для разработки симбиотической гипотезы, согласно которой митохондрии (и хлоропласты) возникли из симбиотических бактерий (Л. Маргулис, 1986). Митохондриальная ДНК кольцевидная (как у бактерий), на нее приходится около 2% ДНК клетки.

Митохондрии (и хлоропласты) способны размножаться в клетке путем бинарного деления. Таким образом, *они являются самовоспроизводящимися органеллами*. Вместе с тем генетическая информация, содержащаяся в их ДНК, не обеспечивает их всеми необходимыми для полного самовоспроизведения белками; часть этих белков кодируется ядерными генами и поступает в митохондрии из гиалоплазмы. Поэтому митохондрии в отношении их самовоспроизведения называют полуавтономными структурами. *У человека и дру-*

гих млекопитающих митохондриальный геном наследует*! ся от матери: при оплодотворении митохондрии спермия и яйцеклетки не проникают. Такое, казалось бы, отвлеченное чисто теоретическое положение в последние годы нашло и сугубо практические применения: исследование наследственности компонентов ДНК в митохондриях помогает выявлять генеалогические связи по женской линии. Это бывает существенным для идентификации личности. Любопытными оказались и историко-этнографические сопоставления. Так, в древних монгольских сказаниях утверждалось, что три ветви этого народа произошли от трех матерей; исследования митохондриальных ДНК действительно подтвердили, что у представителей каждой ветви они обладают такими особыми чертами, которых нет у других.'

Основные свойства митохондрий и функции их структурных компонентов обобщены в табл. 7.

Морфофункциональная организация митохондрий

Структура	Состав	Функция
Наружная мембрана	Около 20 % всего белка митохондрии Ферменты липидного обмена	Транспорт Превращение липидов в промежуточные метаболиты
Межмембранное пространство	Ферменты, использующие АТФ для фосфорилирования других нуклеотидов	Фосфорилирование нуклеотидов
Внутренняя мембрана	Ферменты дыхательной цепи, цитохромы, сукцинатдегидрогеназа Транспортные белки	Создание электрохимического протонного градиента Перенос метаболитов в матрикс и из него
Субмитохондриальные частицы	АТФ-синтетаза	Синтез и гидролиз АТФ
Матрикс	Ферменты (кроме сукцинатдегидрогеназы) ДНК, РНК, рибосомы, ферменты, участвующие в экспрессии генома митохондрий	Цикл лимонной кислоты, превращение пирувата, аминокислот и жирных кислот в ацетилкоэнзим А Репликация, транскрипция, трансляция

В световом микроскопе митохондрии выглядят в виде округлых, удлинённых или палочковидных структур длиной 0,3–5 и шириной 0,2–1 мкм. Каждая митохондрия образована двумя мембранами – внешней и внутренней (рис. 28).

Между ними расположено межмембранное пространство шириной 10–20 нм. Внешняя мембрана ровная, внутренняя же образует многочисленные кристы, которые могут иметь вид вкладок и гребней.

Иногда кристы имеют вид трубочек диаметром 20–60 нм. Это наблюдается в клетках, которые синтезируют стероиды (здесь митохондрии не только обеспечивают процессы дыхания, но и участвуют в синтезе этих веществ). Благодаря кристам площадь внутренней мембраны существенно увеличивается.

Пространство, ограниченное внутренней мембраной, заполнено коллоидным митохондриальным матриксом. Он имеет мелкозернистую структуру и содержит множество различных ферментов. В матриксе также заключён собственный генетический аппарат митохондрий (у растений кроме митохондрий ДНК содержится также и в хлоропластах).

Со стороны матрикса к поверхности крист прикреплено множество электроноплотных субмитохондриальных элементарных частиц (до 4000 на 1 мкм² мембраны). Каждая из них имеет форму гриба (см. рис. 28). Круглая головка диаметром 9–10 нм посредством тонкой ножки диаметром 3–4 нм прикрепляется к внутренней мембране. В этих частицах сосредоточены АТФ-азы – ферменты, непосредственно обеспечивающие синтез и распад АТФ. Эти процессы неразрывно связаны с Циклом трикарбоновых кислот (циклом лимонной кислоты, или циклом Кребса, – см. раздел «Основные реакции тканевого обмена»).

Количество, размеры и расположение митохондрий зависят от функции клетки, в частности от ее потребности в энергии.

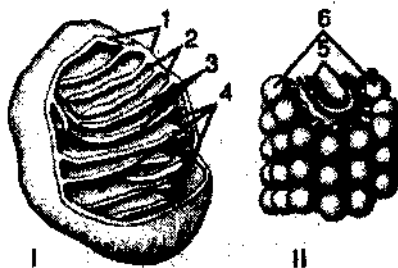


Рис. 28. Митохондрия (по Б. Албертсу и соавт. и по К. де Дюву, с изменениями):

- I – общая схема строения, II – схема строения кристы; 1 – наружная мембрана, 2 – внутренняя мембрана, 3 – кристы, 4 – матриксы, 5 – складка внутренней мембраны, 6 – грибовидные тельца

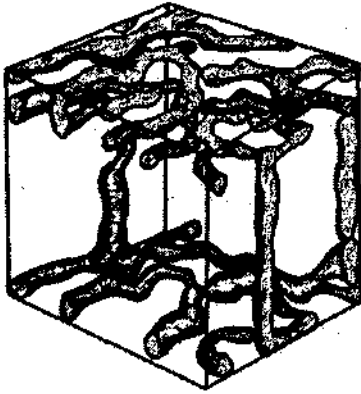


Рис. 29. Гигантская митохондрия
(по Ю. С. Ченцову,
с изменениями)

Реконструкция по серийным
электронномикроскопическим
фотографиям срезов мышечного
волокна

гии и от места, где энергия
расходуется. Так, в одной
почечной клетке их количе-
ство достигает 2500. Множ-
ество крупных митохондрий
содержится в кардиомиоци-
тах и миосимпластах мышеч-
ных волокон. В спермиях бе-
гатые кристами митохондрии
оказывают аксонему промежу-
точной части жгутика. Есть
клетки, в которых митохонд-
рии имеют чрезвычайно боль-
шие размеры. Такая митохон-
дрия может ветвиться и обра-
зовывать трехмерную сеть. Это
показано путем реконструк-
ции структуры клетки по от-
дельным последовательным

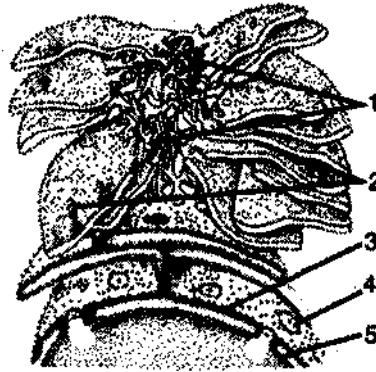
срезам. На плоском срезе видны лишь части этой митохон-
дрии, что и создает впечатление их множественности (рис. 29).

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или, как ее нередко на-
зывают, эндоплазматический ретикулум (ЭР), представ-
ляет собой единый непрерывный компартмент, ограниченный
мембраной, образующей множество инвагинаций и складок
(рис. 30). Поэтому на электронномикроскопических фото-
графиях эндоплазматическая сеть выглядит в виде множе-
ства трубочек, плоских или округлых цистерн, мембранных
пузырьков. На мембранах ЭПС совершаются многообразные
первичные синтезы веществ, необходимых для жизнедея-
тельности клетки. Первичными их можно условно назвать
потому, что молекулы этих веществ будут подвергаться даль-
нейшим химическим превращениям в других компартмен-
тах клетки.

Большинство веществ синтезируется на наружной повер-
хности мембран ЭПС. Затем эти вещества переносятся через
мембрану внутрь компартмента и там транспортируются к

местам дальнейших биохимических превращений, в частности, к комплексу Гольджи. На концах трубочек ЭПС они накапливаются и затем отделяются от них в виде транспортных пузырьков. Каждый пузырек окружен, таким образом, мембраной и перемещается в гиалоплазме к месту назначения. Как все-



гда, х, храх«,хх1^х, ххуиинима-
ют участие микротрубочки.

Среди продуктов, синтезируемых на мембранах ЭПС особо отметим те нуклеотиды, особенно отметим те вещества, которые служат материалом для сборки мембран клетки (окончательная сборка мембран осуществляется в комплексе Гольджи).

Различают два типа ЭПС: *гранулярную* (зернистую, шероховатую) и *агранулярную* (гладкую). Обе они представляют собой единую структуру.

Наружная, обращенная к гиалоплазме сторона мембраны гранулярной ЭПС покрыта рибосомами. Поэтому при световой микроскопии гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде базофильного вещества, дающего положительную окраску на РНК. Здесь осуществляется синтез белков. В клетках, специализирующихся на синтезе белков, гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде параллельных окончатых (фенестрированных), сообщающихся между собой и с перинуклеарным пространством ламеллярных структур, между которыми лежит множество свободных рибосом.

Поверхность *гладкой* ЭПС лишена рибосом. Сама сеть представляет собой множество мелких трубочек диаметром около 50 нм каждая. Между трубочками часто расположены гранулы гликогена. & некоторых клетках гладкая сеть образует выраженный лабиринт (например, в гепатоцитах, в клетках Лейдига), в других - циркулярные пластинки (например, в ооцитах).

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ
(по Р. Крепину, с изменениями):
1 - трубочки гладкой (гранулярной) сети, 2 - цистерны гранулярной сети,
3 - ядерная мембрана, покрытая рибосомами, 4 - поровый комплекс,
5 - внутренняя ядерная мембрана

На мембранах гладкой сети синтезируются углеводы и липиды, среди них — гликоген и холестерин. Она принимает участие в синтезе стероидных гормонов (в клетках Лейдига, в корковых эндокриноцитах надпочечника). Гладкая ЭПС принимает участие также в выделении ионов хлора в париëtальные клетки эпителия желез желудка. Являясь депо иона кальция, гладкая эндоплазматическая сеть участвует в сокращении кардиомиоцитов и волокон скелетной мышечной ткани. Она же разграничивает будущие тромбоциты в мегакариоцитах. Чрезвычайно важна ее роль в детоксикации гепатоцитами веществ, которые поступают из полости кишки по воротной вене в печеночные капилляры.

По просветам эндоплазматической сети синтезированные вещества транспортируются к комплексу Гольджи (но просветы сети не сообщаются с просветами цистерн последнего). К комплексу Гольджи вещества поступают в пузырьках, которые сначала отшнуровываются от сети, транспортируются к комплексу и, наконец, сливаются с ним. От комплекса Гольджи вещества транспортируются к местам своего использования также в мембранных пузырьках. Следует подчеркнуть, что одной из важнейших функций эндоплазматической сети является синтез белков и липидов для всех клеточных оргanelл.

КОМПЛЕКС ГОЛЬДЖИ

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, внутриклеточный сетчатый аппарат, КГ) представляет собой совокупность цистерн, пузырьков, пластинок, трубочек, мешочков. В световом микроскопе он выглядит в виде сеточки, реально же представляет собой систему цистерн, канальцев и вакуолей.

Чаще всего в КГ выявляются три мембранных элемента: уплощенные мешочки (цистерны), пузырьки и вакуоли (рис. 31). Основные элементы комплекса Гольджи — диктиосомы (*греч.* оусйоп — сеть). Число их колеблется в разных клетках от одной до нескольких сотен. Диктиосомы связаны между собой каналами. Отдельная диктиосома чаще всего имеет чашеобразную форму. Она имеет диаметр около 1 мкм и содержит 4 — 8 (в среднем в) лежащих параллельно уплощенных цистерн, пронизанных порами. Концы цистерн расширены. От них



отщепляются пузырьки и вакуоли, окруженные мембраной и содержащие различные вещества.

Множество мембранных пузырьков (в том числе и окаймленных) имеет диаметр 50-65 нм. Более крупные секреторные гранулы имеют диаметр от 66 до 100 нм. Часть вакуолей содержит гидролитические ферменты, это предшественники лизосом.

Наиболее широкие уплощенные цистерны обращены в сторону ЭПС. Транспортные пузырьки, несущие вещества - продукты первичных синтезов, присоединяются к этим цистернам. В цистернах продолжается синтез полисахаридов, образуются комплексы белков, углеводов и липидов, иначе говоря, приносимые макромолекулы модифицируются. Здесь происходит синтез полисахаридов, модификация олигосахаридов, образование белково-углеводных комплексов и ковалентная модификация переносимых макромолекул.

По мере модификации вещества переходят из одних цистерн в другие. На боковых поверхностях цистерн возникают выросты, куда перемещаются вещества. Выросты отщепля-

ются в виде пузырьков, которые удаляются от КГ в различных направлениях по гиалоплазме.

Сторону КГ, куда поступают вещества от ЭПС, называю? *цис-полюсом* (формирующаяся поверхность), противоположную - *транс-полюсом* (зрелая поверхность). Таким образом, комплекс Гольджи структурно и биохимически поляризован, По направлению от цис-полюса к транс-полюсу увеличивается толщина мембран (от 6 до 8 нм), а также содержание в них холестерина и углеводных компонентов в мембранных гликопротеинах. Активность кислой фосфатазы, активность тиаминпирофосфатазы уменьшается по направлению от формирующейся поверхности к зрелой. В последней цистерне транс-стороны и окружающих ее окаймленных пузырьках имеется кислая фосфатаза. Это особенно интересно в связи с вопросом о происхождении лизосом.

Судьба пузырьков, отщепляющихся от КГ, различна. Одни из них направляются к поверхности клетки и выводят синтезированные вещества в межклеточный метрике. Часть этих веществ представляет собой продукты метаболизма, часть же - специально синтезированные продукты, обладающие биологической активностью (секреты). Чаще всего в таких случаях мембрана пузырька сливается с плазмалеммой (есть и другие способы секреции, см. раздел «Экзоцитоз»). В связи с такой функцией КГ часто располагается на той стороне клетки, где происходит выведение веществ. Если оно осуществляется равномерно со всех сторон, КГ представлен множественными диктиосомами, соединенными между собой каналами.

В процессе упаковки веществ в пузырьки расходуется значительное количество материала мембран. Он должен восполняться. *Сборка мембран - еще одна из функций КГ.* Эта сборка совершается из веществ, поступающих, как обычно, от ЭПС. Элементы блоков мембран создаются в полостях диктиосом, затем встраиваются в их мембраны и наконец отделяются с пузырьками. Конкретная структура мембраны зависит от того, куда она будет доставлена и где будет использоваться.

Мембраны комплекса Гольджи образуются и поддерживаются гранулярной эндоплазматической сетью - именно на ней синтезируются мембранные компоненты. Эти компоненты переносятся транспортными пузырьками, отпочковывающимися от промежуточных зон сети (транс-слияние), к фор-

мирующей поверхности диктиосомы и сливаются с ней (дисслияние). От транс-стороны постоянно отпочковываются пузырьки, а мембраны цистерн постоянно обновляются. Они составляют клеточную мембрану, гликокаликс и синтезированные вещества к плазмалемме. Таким образом обеспечивается обновление плазматической мембраны.

Секреторный путь и обновление мембран представляется на

рис. 33.

«Мембраны никогда не образуются ае ПОУО. Они всегда возникают из предсуществующих мембран путем добавления дополнительных составных частей. ТЛ-О, *ТМ Г,,, ^ТМ*,,, ТМ ,,^,,, ,, ,, Т Г,д. Каждое поколение передает следующему, в основном через яйцеклетку, запас заранее сформированных (предсуществующих) мембран, из которых путем прироста, прямо или опосредованно, образуются все мембраны организма» (К. де Дюв, 1987).

А. НОВИКОВ (1971) разработал концепцию ГЭРЛ (Г - Гольджи, ЭР-эндоплазматический ретикулум (сеть), Л - лизосомы). ГЭРЛ

(рис. 33) включает в себя последний, зрелый мешочек диктиосомы, неправильной формы, с многочисленными утолщениями (просекреторные гранулы, или конденсирующие вакуоли), которые, отпочковываясь, превращаются в секреторные гранулы. К нему прилежат лишённые рибосом цистерны гранулярной эндоплазматической сети. Между ГЭРЛ и лежащей под ним цистерной имеются каналы. От ГЭРЛ, содержащего кислую фосфатазу, отпочковываются лизосомы, также содержащие этот фермент.

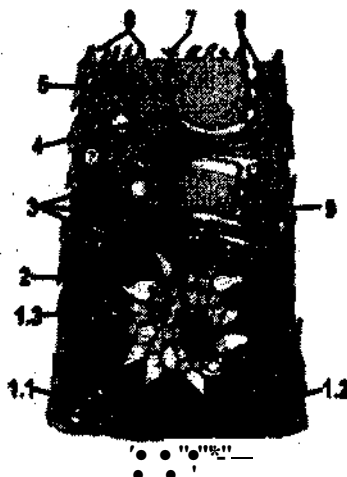
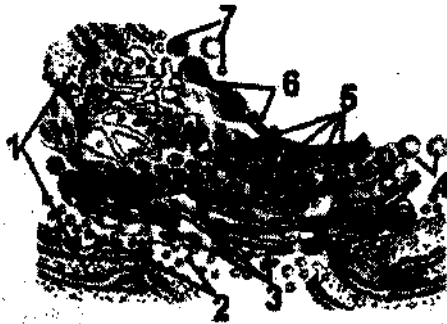


Рис. 32. Схема секреторного пути обновления мембран (по К. де Дюву, с изменениями):

- — гранулярная эндоплазматическая сеть, 1.1 - область, где происходит синтез белков, предназначенных для экспорта из клетки, 1.2 - область, где происходит синтез белков,
- ДХЯт & ЪЯЕБ** дит гликозилирование, 2 - транспортные пузырьки, где происходит образование дисульфидных мостиков
- 3 - комплекс Гольджи, где происходит добавление липидов, сульфатирование, удаление боковых цепей, терминальное гликозилирование.
- происходит протеолитическая доработка, 5 - секреторная гранула, где **Т%ЕЯ?F2X%?**
- 8 - встраивание в мембрану.
- 9 - сборка элементов мембраны



**Рис. 33. Схема комплекса ГЭРЛ
(Гольджи, Эндоплазматический Ретикулум, Лизосомы)
(по Р. Крстичу, с изменениями):**

1 - цистерны гранулярной эндоплазматической сети, 2 - транспортные пузырьки, 3 - цис-цистерны комплекса Гольджи, 4 - лизосомы, 5 - соединительные каналы, 6 - транс-цистерны комплекса Гольджи, 7 - конденсационные секреторные вакуоли

Возможно, в ГЭРЛ поступают вещества из нижележащих цистерн комплекса Гольджи и непосредственно из прилежащих к нему цистерн эндоплазматической сети. Р. Крстич (1976) указал на наличие прямых каналов между ГЭРЛ и прилежащими цистернами эндоплазматической сети. Кроме того, в поры ГЭРЛ внедряются удлинённые пальцевидные отростки цистерн эндоплазматической сети. От ГЭРЛ отходят пальцевидные отростки, которые внедряются в поры предпоследней цистерны диктиосомы.

Из сказанного ясно, что в КГ не только завершаются многообразные синтезы, но и происходит разделение синтезированных продуктов, сортировка в зависимости от их дальнейшего предназначения. Такая функция КГ называется сегрегационной. Одним из важнейших проявлений сегрегационной функции комплекса Гольджи является сортировка веществ и их передвижение, которые осуществляются с помощью окаймленных пузырьков. Главную роль в этом процессе играют мембранные «адресные метки» - рецепторы, распознающие специфические маркеры по принципу «замок-ключ».

Так, например, лизосомные ферменты сортируются в комплексе Гольджи связанным с мембраной белком-рецептором, который «узнает» маннозо-6-фосфат, отбирает ферменты, способствуют их упаковке в пузырьки, окаймленные клатрином. Последние отпочковываются в виде транспортных пузырьков,

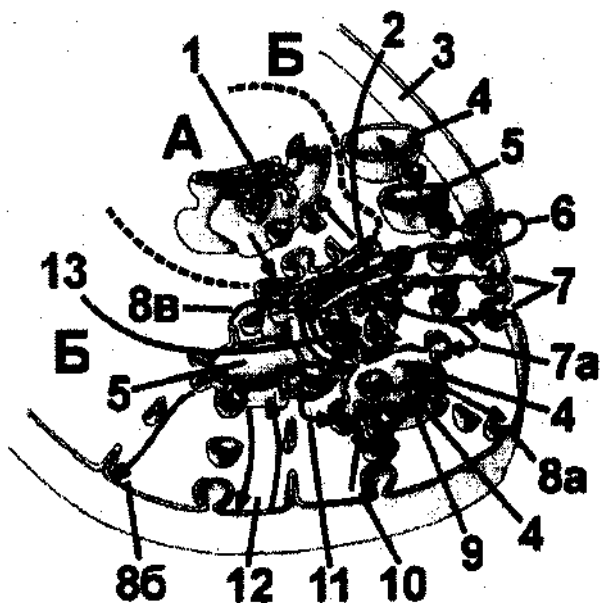


Рис. 34. Схема передвижения содержимого клетки в контейнерах («челноках») (по К. де Дюву, с изменениями):

А - эндоплазматический домен, Б - экзоплазматический домен; 1 - эндоплазматическая сеть, 2 - комплекс Гольджи, 3 - плазмалемма, 4 - лизосомы, 5 - эндосомы, 6 - челнок Гольджи-лизосома через плазмалемму и эндосому, 7 - челнок Гольджи-плазмалемма, 7а - кринофагическое отклонение, ва, 8б - пути возвращения мембран плазмалеммы, вв - челнок эндосома-лизосома, 9 - аутофагическая сегрегация, 10 - челнок плазмалемма-лизосома (в обход эндосомы), 11 - челнок эндосома-лизосома, 12 - челнок плазмалемма-эндосома, 13 - прямой челнок Гольджи-лизосома. Стрелки со светлыми концами - пути перемещений

содержащих в мембране указанный рецептор. Таким образом, они функционируют, как челноки, которые доставляют рецептор маннозо-6-фосфата от транс-поверхности комплекса Гольджи к лизосомам и обратно; иными словами, рецептор курсирует между строго специализированными мембранами.

Как уже было отмечено, комплекс Гольджи является основной, структурной вакуоля, разделяет его на эндоплазматический и экзоплазматический домены, и в то же время объединяет их функционально. Мембраны эндоплазматического домена отличаются от мембран экзоплазматического. Последние сходны с плазмалеммой. В настоящее время вакуолю называют вакуолярным аппаратом и включают в него, кроме комплекса Гольджи и ассоциированных с ним

вакуолей, лизосом и пероксисом, также фагосомы с эндосомами и саму плазмалемму.

Вещества циркулируют в клетке, будучи упакованными в мембраны (перемещение содержимого клетки «в контейнерах», рис. 34). Комплекс Гольджи (именно ГЭРЛ) является также центром циркуляции мембран. При этом перед возвращением мембраны, отпочковавшейся от плазмалеммы в процессе эндоцитоза, эндосома освобождается от транспортированных в клетку веществ.

Положение комплекса Гольджи в клетке обусловлено ее функциональной специализацией. В секреторирующих клетках он находится между ядром и поверхностью выведения. Так, в бокаловидных клетках ядро смещено к базальному концу, а комплекс Гольджи находится между ним и апикальной поверхностью. В клетках эндокринных желез, из которых секрет выводится в кровеносные капилляры, со всех сторон окружающие клетку, комплекс Гольджи представлен многими поверхностно лежащими диктиосомами. В гепатоцитах диктиосомы располагаются группами: одни около билиарных участков, другие около сосудистых. В плазматических клетках при изучении в световом микроскопе комплекс занимает светлую зону около ядра; он окружен гранулярной эндоплазматической сетью и на ее базофильном фоне выглядит как «светлый дворик».

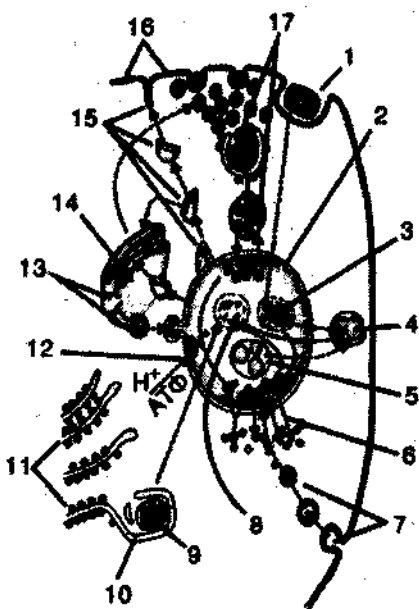
Во всех случаях вблизи комплекса Гольджи концентрируются митохондрии. Это связано с происходящими в нем энергозависимыми реакциями.

ЛИЗОСОМЫ

Каждая лизосома (рис. 35) представляет собой мембранный пузырек диаметром; 0,4-0,5 мкм. Его содержимое представляет собой гомогенный осмиофильный мелкозернистый материал. В нем содержится около 50 видов различных гидролитических ферментов в дезактивированном состоянии (протеазы, липазы, фосфолипазы, нуклеазы, гликозидазы, фосфатазы, в том числе кислая фосфатаза; последняя является маркером лизосом). Молекулы этих ферментов, как всегда, синтезируются на рибосомах гранулярной ЭПС, откуда переносятся транспортными пузырьками в КГ, где модифи-

Рис. 35. Схема строения и функционирования лизосом (возможные пути формирования вторичных лизосом с помощью слияния мишеней с первичными лизосомами, содержащими новосинтезированные гидролитические ферменты) (по К. де Дюву и по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

- 1 – фагоцитоз, 2 – вторичная лизосома, 3 – фagosома, 4 – остаточное тельце, 5 – мультивезикулярное тельце, 6 – очистка лизосом от мономеров, 7 – пиноцитоз, 8 – аутофагосома, 9 – начало аутофагии, 10 – участок агранулярной эндоплазматической сети, 11 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 12 – протонный насос, 13 – первичные лизосомы, 14 – комплекс Гольджи, 15 – рециклирование мембран, 16 – плазмалемма, 17 – кринофагия; пунктирные стрелки – направления движения



цируются. От зрелой поверхности цистерн КГ отпочковываются первичные лизосомы.

Все лизосомы клетки формируют лизосомное пространство, в котором с помощью протонного насоса постоянно поддерживается кислая среда – рН колеблется в пределах 3,5–5,0. Мембраны лизосом устойчивы к заключенным в них ферментам и предохраняют цитоплазму от их действия. Это связано с особой конформацией молекул лизосомной мембраны, при которой их химические связи скрыты. Повреждение или нарушение проницаемости лизосомной мембраны приводит к активации ферментов и тяжелым повреждениям клетки вплоть до ее гибели.

Функция лизосом – внутриклеточный лизис («переваривание») **высокомолекулярных соединений и частиц.** Последними могут быть собственные органеллы и включения или частицы, постуdivшие в клетку извне в ходе эндоцитоза (см. раздел «Эндоцитоз»). Захваченные частицы обычно окружены мембраной. Такой комплекс называют **фagosомой**.

Процесс внутриклеточного лизиса осуществляется в несколько этапов. Сначала первичная лизосома сливается с фagosомой. Их комплекс называют **вторичной лизосомой**

(фаголизосомой). Во вторичной лизосоме ферменты активируются и расщепляют поступившие в клетку полимеры до мономеров. Это происходит постепенно, поэтому вторичные лизосомы идентифицируются благодаря наличию в них осмиофильного материала различной электронной плотности. Продукты расщепления транспортируются через лизосомную мембрану в цитозоль. Непереваренные вещества остаются в лизосоме и могут сохраняться в клетке, окруженные мембраной, очень долго в виде остаточного тельца.

Остаточные тельца относят уже не к органеллам, а к включениям. Возможен и другой путь превращений: вещества в фагосоме расщепляются полностью, после чего мембрана фагосомы распадается. Фрагменты мембран направляются к КГ и используются в нем для сборки новых. Вторичные лизосомы могут сливаться между собой, а также с другими первичными лизосомами. При этом иногда образуются своеобразные вторичные лизосомы - мультивезикулярные тельца.

В процессе жизнедеятельности клетки на разных иерархических уровнях ее организации, начиная от молекул и кончая органеллами, постоянно происходит перестройка структур. Вблизи поврежденных или требующих замены участков цитоплазмы, обычно по соседству с комплексом Гольджи, образуется полулунная двойная мембрана, которая растет, окружая со всех сторон поврежденные зоны (см. рис. 24). Затем эта структура сливается с лизосомами. В такой аутофагосоме (аутосоме) совершается лизис структуры органеллы.

В других случаях в процессе макро- или микроаутофагии подлежащие перевариванию структуры (например, гранулы секрета) впячиваются в лизосомную мембрану, окружаются ею и подвергаются перевариванию. Образуется аутофагическая вакуоль. В результате множественной микроаутофагии тоже формируются мультивезикулярные тельца (например, в нейронах мозга и кардиомиоцитах). Наряду с аутофагией в некоторых клетках происходит и кринофагия (*греч.* κρῖσις - просеивать, отделять) - слияние первичных лизосом с секреторными гранулами. В лизосомах необновляющихся клеток в результате многократного аутофагирования накапливается липофусцин - пигмент старения.

Таким образом, *аутофагия представляет собой один из механизмов обновления внутриклеточных структур - внутриклеточной физиологической регенерации** Путем аутофагии

устраиваются органеллы, утратившие свою активность в процессе естественного их старения. Устраиваются также органеллы, ставшие избыточными, если в процессе нормальной жизнедеятельности снижается интенсивность физиологических процессов в клетке. *Аутофагия* - один из способов регуляции функциональной активности. Поскольку изменения последней цикличны, то *аутофагия* - один из механизмов реализации биологических ритмов на клеточном уровне.

В некоторых случаях непереваренные остатки накапливаются в лизосомах, что приводит к их перегрузке («хронический запор»). Выделение непереваренных остатков путем экзоцитоза и их накопление во внеклеточной среде может вызвать повреждение внеклеточных структур. Поэтому этот механизм реализуется редко. Наиболее часто встречаются три типа пищеварительных расстройств клетки: внутриклеточный выброс, внеклеточный выброс и перегрузка (К. Де Дюв, 1987).

ПЕРОКСИСОМЫ

Пероксисомы (рис. 36) представляют собой мембранные пузырьки диаметром от 0,2 до 0,5 мкм. Как и лизосомы, они отщепляются от цистерн транс-полюса КГ. Есть также точка зрения, что мембраны пероксисом образуются путем отпочкования от гладкой эндоплазматической сети, а ферменты синтезируются полирибосомами цитозоля, откуда и не-

центральную более плотную часть и периферическую область.

Различают две формы пероксисом. Мелкие пероксисомы (диаметром 0,15-0,25 мкм) имеются практически во всех клетках млекопитающих (и человека), содержат мелкозернистый осмиофильный материал и морфологически мало отличаются от первичных лизосом. Крупные пероксисомы (диаметром более 0,25 мкм)



Рис. 36. Пероксисома (по К. де Дюву, с изменениями):

1 - мембрана пероксисомы, 2 - кристаллоид, 3 - включения гликогена около пероксисомы

присутствуют лишь в некоторых тканях (печень, почки). В них имеется кристаллоидная сердцевина, в которой находятся ферменты в концентрированном виде. Наряду с пероксисомами встречаются и другие мембранные микротельца диаметром от 0,5 до 10 мкм, содержащие различные ферменты.

Пероксисомы содержат ферменты (пероксидазу, каталазу и оксидазу Б-аминокислот). Пероксидаза участвует в обмене перекисных соединений, в частности перекиси водорода, которая токсична для клетки. Для биохимических реакций в пероксисомах используется молекулярный кислород. Пероксисомы принимают также участие в нейтрализации многих других токсических соединений, например этанола. Каталаза составляет среди ферментов пероксисом около 40 % всех белков. Пероксисомы участвуют также в обмене липидов, холестерина и пуринов.

СПЕЦИАЛЬНЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Напомним, что органеллы называют специальными, если они есть только у клеток, выполняющих особые специализированные функции. Таковы *щеточная кайма*, *стереоцилии*, *базальный лабиринт*, *реснички*, *кинетоцилии*, *жгутики*, *миофибриллы*.

Среди специальных органелл в настоящем издании будут описаны мерцательные реснички и жгутики, как наиболее распространенные. Описание остальных специальных органелл дано в соответствующих в разделах курсов эмбриологии, общей и частной гистологии.

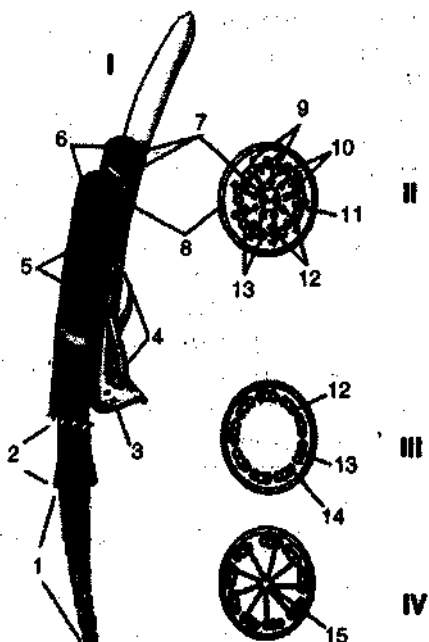
РЕСНИЧКИ И ЖГУТИКИ

= **Ресничка** (рис. 37) представляет собой вырост клетки, окруженный плазмалеммой. У основания реснички на уровне кортикального слоя цитоплазмы находится *базальное тельце (кинетосома)*, которое образовано девятью периферическими *триплетами* коротких микротрубочек, окружающих один белковый центральный цилиндр. Каждый периферический триплет соединен с ним посредством белковых «спиц».

От каждой наружной микротрубочки отходит отросток, напоминающий флажок. Над базальным тельцем в назван-

Рис. 37. Ресничка
(по Р. Крстичу
и по Ю. С. Ченцову,
с изменениями):

- I – общая структура, II – срез через
внеклеточную часть, III – срез
через внутриклеточную часть,
IV – срез через базальное тельце;
1 – корешок, 2 – базальное тельце,
3 – плазмалемма поверхности
клетки, 4 – микроворсинки,
5 – центральная калсула,
6 – дуплеты периферических
микротрубочек, 7 – центральная
пара микротрубочек,
8 – плазмалемма на поверхности
реснички, 9 – динейные «ручки»,
10 – радиальная спица,
11 – нексин,
12 – субъединица А,
13 – субъединица В,
14 – субъединица С,
15 – центральный цилиндр



ный цитоплазматический вырост направляется *осевая нить* (осевой филамент, *аксонема*), тоже образованная микротрубочками (строение последних описано ранее). От каждого базального тельца к соседнему (к основанию другой реснички) отходит короткий боковой отросток, а вглубь цитоплазмы – поперечно исчерченный базальный корешок (периодичность исчерченности равна 65 нм).

Сразу над базальным тельцем микротрубочки аксонемы тоже образуют девять периферических триплетов (см. рис. 26), но над уровнем плазмалеммы в периферических комплексах одна из микротрубочек редуцируется; в центральной группе появляется пара микротрубочек, окруженная белковой оболочкой, имеющей вид цилиндра. Поэтому на большей части протяжения реснички тянутся *дуплеты* микротрубочек. Девять дуплетов располагаются на периферии, один – в центре.

В результате на поперечном сечении реснички ее возвышающаяся часть напоминает колесо с девятью спицами, в центре которого лежит нечетко контурирующаяся централь-

ная капсула, окружающая две центральные одиночные микротрубочки, с которыми она связана белковыми отростками* Периферические дуплеты состоят из двух микротрубочек (А и В) и окружают центральную капсулу (см. рис. 37).

От микротрубочки А к центральной капсуле отходит дистальная «спица» с периодичностью расположения вдоль аксонемы, равной 29 нм. По направлению к соседней трубочке В отходит пара «ручек», образованных, как и «спицы», белком динеином с периодичностью 24 нм. Соседние дуплеты микротрубочки соединены между собой с периодичностью 86 нм поперечными мостиками, образованными белком нексинном.

Реснички являются производными не только поверхностного комплекса клетки, но и клеточного центра. В начале их развития происходит многократная редупликация центриолой. Новые центриолы парами мигрируют к поверхности клетки. Здесь происходит их модификация.

Одна из центриолой (*проксимальная*) ложится в поверхностном комплексе вблизи от плазмалеммы у основания будущей реснички. Другая центриоль (*дистальная*) ложится между ней и плазмалеммой. Триплеты микротрубочек дистальной центриолы становятся дуплетами, в проксимальной центриолы триплеты сохраняются. В клеточном центре идет сборка микротрубочек, они направляются к дистальной центриолы и наращивают ее длину. Дистальная центриоль растет и влечет за собой плазмалемму. Рост аксонемы в длину происходит за счет полимеризации тубулина у дистальных концов двух внутренних трубочек каждого триплета базального тельца.

Жгутик (йавеИит) эукариотической клетки (например, спермия) напоминает ресничку, но он длиннее.

Реснички и жгутики выполняют функцию движения. Все реснички клетки совершают координированные колебания. Это достигается посредством скольжения дуплетов микротрубочек относительно друг друга. Оно обусловлено изменением конфигурации молекул белка динеина. Динеин обладает аденозинтрифосфатазной активностью. При гидролизе АТФ выделяется свободная энергия, за счет которой динеиновые ручки выпрямляются, контактируют с соседним дуплетом микротрубочек и сдвигают его по направлению к верхушке реснички. При регенерации АТФ ручки отделяются от соседнего дуплета и опускаются вниз к основанию реснички.

Все реснички клетки совершают координированные колебательные движения. Они похожи на движения рук пловца брассом. Сначала ресничка резко наклоняется над поверхностью клетки. При этом слизь, которой обычно здесь покрыта поверхность, прогоняется в направлении наклона. Далее наклоненная ресничка совершает поворот на 180°. Поскольку она скользит параллельно поверхности клетки, слизь над ней назад не* возвращается. Затем ресничка снова выпрямляется и перемещает слизь. Потом начинается новый цикл.

Число ресничек достигает нескольких сотен. Так, до 250 ресничек длиной 5 - 15 мкм и диаметром 0,15 - 0,25 мкм покрывают апикальную поверхность реснитчатых эпителиоцитов верхних дыхательных путей, маточных труб, семявыводящих канальцев.

ВКЛЮЧЕНИЯ

Включениями целесообразно называть структурированные на ультрамикроскопическом уровне скопления веществ в клетке, возникающие как продукты ее метаболизма. Будучи продуктами жизнедеятельности клетки, сами включения почти не участвуют в осуществлении тех ее активных функций, которые необходимы для поддержания этой жизнедеятельности. Включения могут активно использоваться клеткой, но это осуществляется благодаря ферментным системам, которыми обладают гиалоплазма и органеллы. Сами включения ферментативной активностью, как правило, не обладают.

В зависимости от состава и от способа использования клеткой среди включений довольно условно различают трофические, пигментные и секреторные. Среди трофических включений упомянем капли жира, гранулы гликогена (см. рис. 36), белковые гранулы. Эти вещества накапливаются в клетке, а затем расходуются ею при возникновении соответствующих функциональных потребностей. Большинство трофических включений лежит в гиалоплазме свободно. Пигментные включения могут лежать и свободно, но могут быть окружены мембраной. Часто мембраной окружены гранулы меланина. Свободно в гиалоплазме предшественников эритроцитов располагается гемоглобин (у низших позвоночных и у птиц также

я в самих эритроцитах). Секреторные гранулы отделяются от комплекса Гольджи и несут к плазмалемме синтезированные клеткой вещества; они весьма разнообразны.

Нередко включениями называют структуры, присутствующие в клетке временно. Это неточно. Гемоглобин, например, присутствует в эритроцитах постоянно, столь же постоянны гранулы меланина в пигментных клетках. В качестве включений рассматривают и остаточные тельца, возникающие после активных процессов фагоцитоза и аутофагии, которые сохраняются в клетке иногда вплоть до ее гибели, но не принимают участия в обеспечении жизнедеятельности.

Совершенно резкую границу между органеллами и включениями провести невозможно. Поэтому в Международной гистологической номенклатуре (Ботша Швейкдоса, Бопйоп, 1985) перечень их помещен в одном разделе.

ЦЕЛОСТНЫЕ РЕАКЦИИ КЛЕТКИ

Все изменения состояния клетки и превращения веществ в ней в конечном счете слагаются из отдельных звеньев биохимических процессов. В свою очередь, каждый биохимический процесс представляет собой последовательную цепь многих единичных химических реакций. Эти цепи связаны между собой и совершаются в различных компартментах клетки. Все биохимические реакции осуществляются с помощью ферментов.

Детально процессы обмена веществ, в том числе и внутриклеточные, изучаются в курсе биохимии. В настоящем пособии будут рассмотрены не столько эти процессы, сколько участие в них клеточных структур.

Для осуществления биохимических реакций необходимо поступление веществ в клетку - **эндоцитоз**, обмен веществ в клетке - **метаболизм** и выведение продуктов метаболизма - **экзоцитоз**.

ЭНДОЦИТОЗ

Существует несколько способов эндоцитоза (*греч.* εἰσῶπ - внутри, κωκί - клетка). Некоторые из них, такие как пассивный и активный трансмембранный транспорт, описаны в разделе «Биологические мембраны». При эндоцитозе этот транс-

порт осуществляется плазмалеммой. Кроме того, существуют более сложные способы - **пиноцитоз** (греч. πίνω - пью) и **фагоцитоз** (греч. φάγοζ - пожирающий). Обычно под пиноцитозом понимают захват клеткой жидких коллоидных частиц, под фагоцитозом - захват корпускул (более плотных и крупных частиц вплоть до других клеток). Механизм пино- и фагоцитоза различен.

В общем виде поступление в клетку твердых частиц или капель жидкости извне называется гетерофагией (греч. ἑτεροφάγος - иной). Это процесс наиболее широко распространен у простейших, но очень важен и у человека (равно как и у других млекопитающих). Гетерофагия играет существенную роль в защите организма (сегментоядерные нейтрофильные гранулоциты, макрофагоциты), перестройке костной ткани (остеокласты), образовании тироксина фолликулами щитовидной железы, реабсорбции белка и других макромолекул в проксимальном отделе нефрона и других процессах.

ПИНОЦИТОЗ

Для того чтобы внешние молекулы поступили в клетку, они должны быть сначала связаны рецепторами гликокаликса (рис. 38).

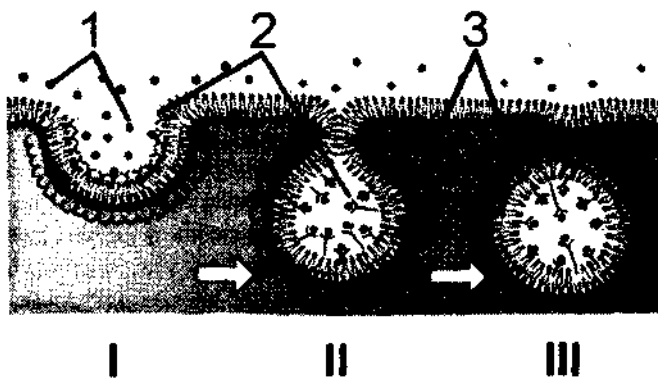


Рис. 38. Рецепторно-опосредованный эндоцитоз (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

1 - охаймленная ямка, II - промежуточная стадия, III - охаймленный пузырьек;
1 - лиганды, 2 - мембранные рецепторы, 3 - клатрин

В месте такого связывания под плазмалеммой обнаруживаются молекулы белка клатрина. Плазмалемма вместе с при* соединенными извне молекулами и подстилаемая со стороны цитоплазмы клатрином начинает впячиваться. Впячивая становится все глубже, его края сближаются и затем смыка*! ются. В результате от плазмалеммы отщепляется пузырек, несущий в себе захваченные молекулы. Клатрин на его поверхности выглядит на электронных микрофотографиях как неровная каемка, поэтому такие пузырьки получили название окаймленных.

Клатрин не дает возможности пузырькам присоединяться к внутриклеточным мембранам. Поэтому окаймленные пузырьки могут беспрепятственно транспортироваться в клетке именно к тем участкам цитоплазмы, где должно использоваться их содержимое. Так к ядру доставляются, в частности, стероидные гормоны. Однако обычно окаймленные пузырьки сбрасывают кайму вскоре после отщепления от плазмалеммы. Клатрин переносится к плазмалемме и снова может участвовать в реакциях эндоцитоза.

У поверхности клетки в цитоплазме имеются более постоянные пузырьки - эндосомы. Окаймленные пузырьки сбрасывают клатрин и сливаются с эндосомами, при этом объем и поверхность эндосом увеличиваются. Затем «избыточная» часть эндосомы отщепляется в виде нового пузырька, в котором нет поступивших в клетку веществ, они остаются в эндосоме. Новый пузырек направляется к поверхности клетки и сливается с плазмалеммой. В результате убыль мембраны, возникшая при отщеплении окаймленного пузырька, восстанавливается, при этом в плазмалемму возвращаются и ее рецепторы.

Эндосомы погружаются в цитоплазму и встречаются с лизосомами. Их мембраны сливаются. В возникшей таким образом вторичной лизосоме вещества, поступившие в клетку, подвергаются разнообразным биохимическим превращениям. По завершении процесса мембрана лизосомы может распасться на фрагменты, а продукты распада вторичной лизосомы и ее содержимое становятся доступными для внутриклеточных метаболических реакций. Так, например, аминокислоты связываются тРНК и доставляются к рибосомам, а глюкоза может поступать в комплекс Гольджи либо в каналцы агранулярной ЭПС.

Хотя эндосомы и не обладают клатриновой каймой, не все они сливаются с лизосомами. Часть из них направляется от одной поверхности клетки к другой (так происходит, если клетки образуют эпителиальный пласт). Там мембрана эндосомы сливается с плазмалеммой и содержимое выводится вовне. В результате вещества переносятся через клетку из одной среды в другую без изменений. Этот процесс называют **транскитозом**. Существенно, что путем транскитоза могут переноситься и белковые молекулы, в частности иммуноглобулины.

ФАГОЦИТОЗ

Если крупная частица имеет на поверхности молекулярные группировки, которые могут распознаваться рецепторами клетки, она связывается. Далекo не всегда чужеродные частицы сами обладают такими группировками* Однако, попадая в организм, они окружаются молекулами иммуноглобулинов (**опсоишшами**), которые всегда содержатся в крови, и в межклеточной среде. Иммуноглобулины всегда распознаются клетками-фагоцитами.

После того как покрывающие чужеродную частицу опсоишшами связываются с рецепторами фагоцита, активизируется его **поверхностный комплекс**. **Актиновые микрофиламенты** начинают взаимодействовать с миозином, и конфигурация поверхности клетки изменяется, **Вокруг частицы вытягиваются выросты цитоплазмы фагоцита**. Они охватывают поверхность частицы и объединяются над ней. **Наружные листки выростов сливаются, замыкая поверхность клетки** (рис. 39).

Глубокие листки выростов образуют мембрану вокруг поглощенной частицы — формируется **фагосома**. Фагосома сливается с лизосомами, в результате чего возникает их комплекс — **гетеролизосома (гетеросома, или фаголизосома)**. В ней происходит лизис захваченных компонентов частицы. Часть продуктов лизиса выводится из гетеросомы и утили-

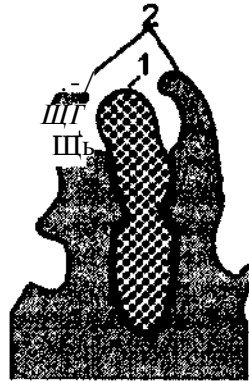


Рис. 39. Фагоцитоз (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

1 — бактерия,
2 — псевдоподии фагоцита

лизируется клеткой, часть же может оказаться не поддающейся действию лизосомных ферментов. Эти остатки, как уже сказано, образуют остаточные тельца.

Потенциально все клетки обладают способностью к фагоцитозу, но в организме лишь некоторые специализируются в этом направлении. Таковы нейтрофильные лейкоциты и макрофаги. Подробности об этих клетках излагаются в курсе общей гистологии.

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

Управление внутриклеточными синтезами осуществляется из ядра клетки. На активных участках хромосом синтезируются молекулы РНК. Они транспортируются к поровым комплексам и поступают в цитоплазму. На рибосомах из аминокислот происходит сборка белков, которые в соответствии с их назначением можно отнести к трем группам. Одна группа - это структурные белки, которые используются клеткой для построения собственных органелл, другая - белки, выделяемые клеткой вовне, это ее секреты; третья группа - ферменты, которые обеспечивают все внутриклеточные биохимические превращения как катализаторы. Часть ферментов остается в цитоплазме. Одни из них функционируют в гиалоплазме, другие же встраиваются в органеллы. Часть ферментов направляется в ядро и там регулирует считывание генетической информации с ДНК и матричный синтез РНК. Также возвращаются в ядро те белки, которые участвуют в построении самих хромосом.

Вещества, которые синтезируются на мембранах ЭПС, поступают в транспортные пузырьки и доставляются к комплексу Гольджи, где происходит их модификация, В комплексе Гольджи осуществляется сегрегация веществ, в результате чего они затем распределяются по клетке в зависимости от дальнейших путей использования (см. рис 34).

СИНТЕЗ БЕЛКОВ

Синтез каждого определенного специфического белка определяется геном. Ген - это участок ДНК, являющийся элементарной частицей генетической информации. Он ха-

рактируется определенной последовательностью нуклеотидов.

Центральная догма современной биологии характеризует одну из основ жизни следующим образом.

Репликация Транскрипция Трансляция



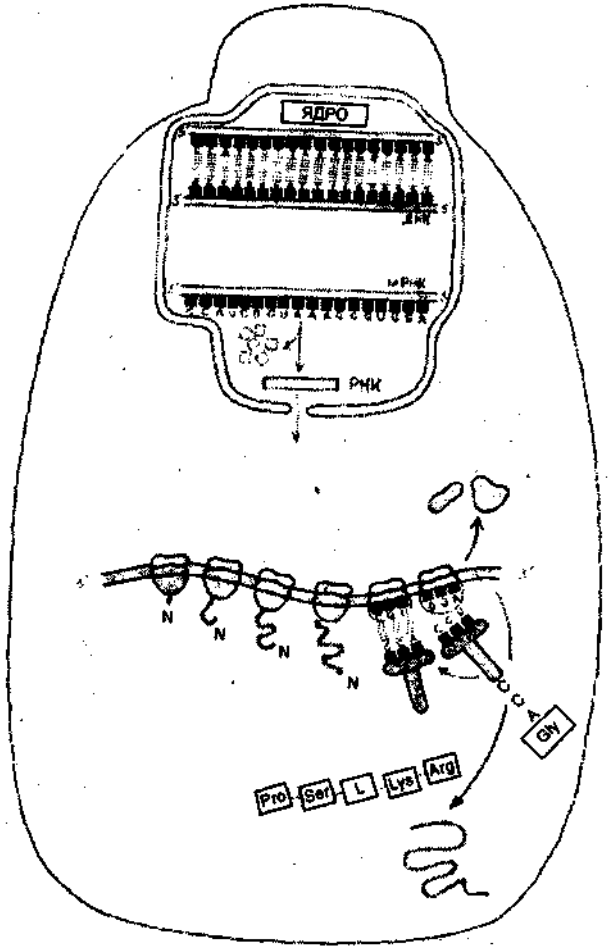
Иными словами, наследственная информация, заключенная в ДНК, передается по наследству благодаря ее самоудвоению (репликации). Генетическая информация, записанная в виде последовательности нуклеотидов ДНК, в процессе транскрипции переписывается в нуклеотидную последовательность РНК, которая, в свою очередь, определяет последовательность аминокислот соответствующей белковой молекулы.

Благодаря наличию ядерной оболочки в клетках человека (и других эукариот) процессы транскрипции и трансляции проходят в разных структурах и разделены во времени.

Синтез белка (трансляция) связан с процессом **транскрипции** - переписывания информации, хранящейся в ДНК, поэтому мы начинаем описание с последнего.

Транскрипция осуществляется в ядре (рис. 40). Информация о структуре белка, заключенная в ДНК, «переписывается» на *информационную* РНК (мРНК). При этом с одного гена может «переписывается» множество молекул мРНК. Они подвергаются в ядре процессингу, после чего транспортируются из ядра в цитоплазму, где и выполняют свои функции. Процессинг (*англ.* ргосезт^ - обработка) - совокупность реакций, ведущих к превращению первичных неактивных транскриптов в функционирующие молекулы.

В клетках существует три типа РНК. Среди них *информационная* (мРНК) переносит информацию о нуклеотидной последовательности ДНК к рибосомам. В образовании рибосом участвует *рибосомная* РНК (рРНК). Небольшие *транспортные* РНК (тРНК) выполняют двойную функцию: они присоединяют молекулу аминокислоты, транспортируют ее к рибосоме и узнают триплет, соответствующий этой аминокислоте в молекуле мРНК.



Имеется пировка кз трех
 может « Г ^ ^ 2 X ^ Г и л . Ж ^ АНТИКОДОН
 ний на мРНК - с «ca ^ Tm* тм. ^ ; тм* TP T °CHoBa -
 молекул антикодон тРНК узнаеГкоГн мРНК "Сближения
 с ним. * кодон мРНК и спаривается

первые два нуклеотида для них всегда одинаковы. Например, триплет -С-С-С- кодирует пролин. Кроме того, включение пролина может кодироваться триплетами ССГ, ССА, ССС. Триплет АШ5 кодирует первую аминокислоту - метилметионин, д. которой начинается синтез полипептидной цепи. Всего в генетическом коде имеется 64 кодона, три из которых (11АА, 1ГСА и 11А6) являются стоп-кодонами, завершающими синтез полипептидной цепи.

Генетический код *не перекрывается*, хотя в нем отсутствуют знаки, отделяющие один триплет от другого. Например, в последовательности оснований Ш1САЩ101Ш первые три основания кодируют одну аминокислоту, вторые три - другую и т. д. Не может быть такой ситуации в приведенном примере, когда основание ХЮС кодируют одну аминокислоту, 1ГСА - другую, а САГ - третью и т. д.

Код *универсален*, т. е. все живые организмы на планете Земля (включая вирусы) имеют один и тот же код. Рамка считывания определяет положение первого нуклеотида кодона гена (или мРНК).

Рибосомная и транспортная РНК (рРНК и тРНК) синтезируются на идентичных генах, которые (в отличие от генов мРНК) в каждой клетке имеются в виде множества копий. При этом рРНК синтезируется на описанных ядрышковых организаторах - участках ДНК, имеющих форму петель, которые находятся в ядрышке. Предшественник рРНК, синтезированный на ядрышковом организаторе, в ядрышке соединяется с рибосомами белками, синтезированными в цитоплазме и транспортированными в ядро, образуя крупные рибонуклеопротеидные частицы. Последние претерпевают процессинг, в результате которого в ядре образуются большая и малая субъединицы рибосом. Предшественники рибосом транспортируются в цитоплазму, где в ходе синтеза белка и происходит сборка самих рибосом.

Синтез самой молекулы белка (см. рис. 40) начинается с того, что молекула тРНК связывается с соответствующей аминокислотой, в результате чего образуется аминоксил-тРНК. Малая субъединица рибосомы связывается с инициаторной тРНК, несущей молекулу метилметионина. Этот комплекс присоединяется к инициаторному кодону мРНК (А1N₂). После этого к малой присоединяется большая субъединица рибосомы. Реакции синтеза белка осуществляются рибосомами, кото-

рые считывают информацию, заложенную в мРНК, продвигаясь вдоль нее в направлении 5' -> 3'.

Рибосома связывает две молекулы тРНК: участок А рибосомы связывает аминоацил-тРНК, участок Р рибосомы - аминоацил-тРНК, связанную с растущей полипептидной цепью. Обе тРНК связываются с соседними кодонами мРНК. К рибосоме подходит следующая аминоацил-тРНК, и образуется первая пептидная связь.

Перемещаясь по цепи мРНК, рибосома присоединяет следующие аминокислоты, которые связываются между собой, а молекулы тРНК отделяются, чтобы вскоре присоединить новую аминокислоту. При достижении рибосомой стоп-кодона синтез прекращается, потому что к стоп-кодонам нет соответствующих антикодонов ни у одной тРНК. Полипептидная цепь отделяется от рибосомы.

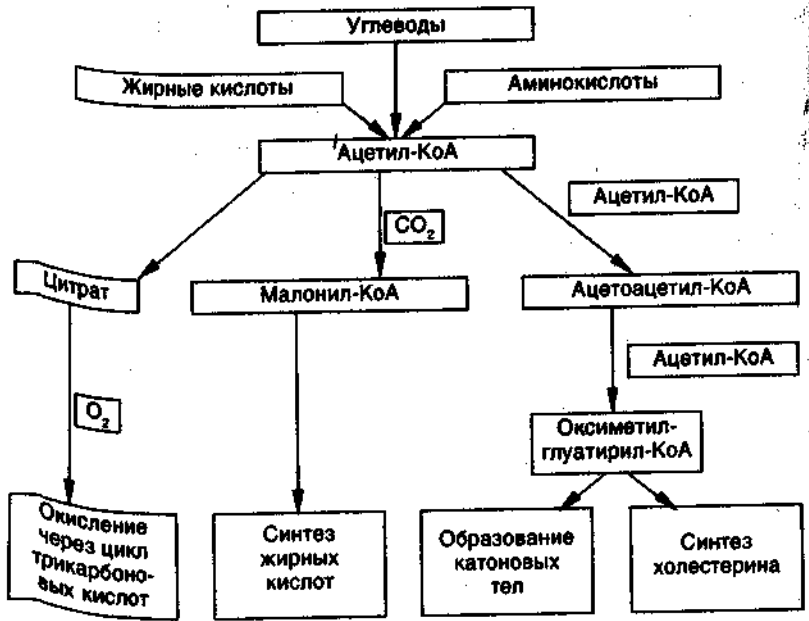
Следует отметить, что в приведенном изложении схема белкового синтеза сильно упрощена.

ОСНОВНЫЕ РЕАКЦИИ ТКАНЕВОГО ОБМЕНА

В клетках постоянно осуществляется метаболизм (*греч. μεταβολή* - перемена, превращение), или обмен веществ, который представляет собой совокупность процессов *ассимиляции* (реакций биосинтеза сложных биологических молекул из более простых) и *диссимиляции* (реакций расщепления). В результате диссимиляции освобождается энергия, заключенная в химических связях пищевых веществ. Эта энергия используется клеткой для осуществления различной работы, в том числе и ассимиляции.

Напомним, что первый закон термодинамики гласит: энергия не возникает и не уничтожается, она лишь переходит из одного вида в другой, пригодный для выполнения работы. Клетка использует энергию, заключенную в химических связях аминокислот, моносахаридов и жирных кислот, которые образуются в результате пищеварения из белков, углеводов и жиров и поступают в клетку.

Схематично катаболизм пищевых веществ можно представить следующим образом. В первой стадии происходит их расщепление до мономеров. Во второй стадии, независимо от при-



*с.41. Общая схема обмена веществ в клетке и роль КоА в нем (по А. Ленинджеру, с изменениями)

Роль в метаболизме. Из карбоксильного продукта, образуется ацетилкоэнзим А (ацетил-КоА), другие ферменты, включающие в себя являются ключевыми звеньями множества разнообразных биохимических реакций (рис. 41)

Усмотрим более детально энергетический обмен на примере гликолиза. Расщепления глюкозы (рис. 42). Сначала она транспортируется через плазматическую мембрану в цитоплазму клетки. В цитоплазме происходит ее бескислородное окисление, или гликолиз - многоступенчатый ферментативный процесс, в результате которого из одной молекулы глюкозы образуются две молекулы пирувата (пировиноградной кислоты - ПВК) и две молекулы аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

АТФ - нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. АТФ является универсальным переносчиком и основным аккумулятором энергии в клетке, заключена в высокоэнергетических связях между тре-

мя остатками фосфорной кислоты. При отщеплении от АТФ одной фосфатной группы образуется АДФ (аденозиндифосфорная кислота) и фосфат и выделяется свободная энергия, которая используется клеткой для осуществления работы.

В результате гликолиза освобождается лишь около 5% энергии, заключенной в химических связях молекулы глюкозы, остальная же освобождается в митохондриях в процессе аэробного окисления и тоже запасается в АТФ. В митохондриях же АДФ, соединяясь с остатком фосфорной кислоты, превращается в АТФ: $АТФ \leftrightarrow АДФ + P_i$ (P_i – органический фосфат). В расчете на один моль глюкозы образуется 36 молекул АТФ.

Реакции окисления, водящие к освобождению энергии, осуществляются путем отнятия у окисляемой молекулы отрицательно заряженного электрона. Этот электрон связан с атомом водорода (H^+). Акцептором электронов служат молекулы никотинамидадениндинуклеотида ($НАД^+$). Они и присоединяют к себе этот ион водорода (реакция восстановления). Восстановленная молекула никотинамидадениндинуклеотида обозначается как НАДН.

Дальнейшие этапы окисления происходят в митохондриях.

Следует подчеркнуть, что наиболее важным источником энергии в клетке являются жиры; их энергетическая ценность выше, чем ценность гликогена, более чем в 6 раз, а запасы

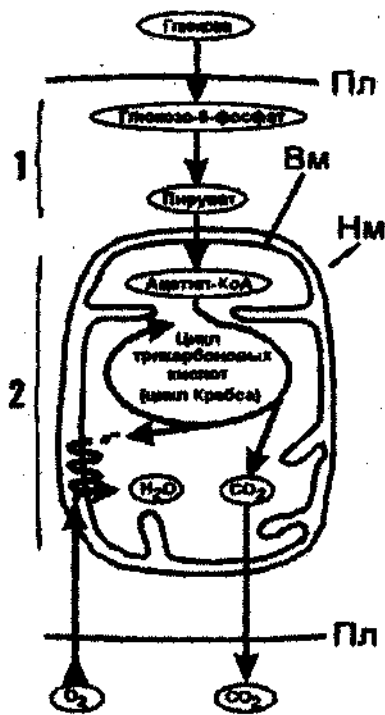


Рис. 42. Этапы окисления глюкозы (по Л. Ленинджеру, с изменениями):

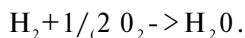
при- 1 - гликолиз в цитозоле,
 * ^ Г ^ ! ^ « Г 1 Г 5
 и Нм - внутренняя и наружная мембраны митохондрии

жира в организме человека примерно в 30 раз больше, чем запасы гликогена.

В митохондриях, точнее в их матриксе, в цикле Кребса не происходит непосредственного синтеза АТФ. В цикле идет » окисление молекул, отделение четырех пар H^+ , которые используются для восстановления и фосфорилирования НАД с образованием НАДН и НАДФ, перенос четырех пар высокоэнергетических электронов в дыхательную цепь, где они передаются на молекулярный кислород - конечный акцептор электронов, в результате чего образуется H_2O .

Основная часть АТФ синтезируется в процессе окислительного фосфорилирования. Дыхательная цепь, или цепь переноса электронов, является главной системой превращения энергии. Синтез АТФ катализируется ферментом АТФ-синтетазой. **В 1961 г. П. Митчелл** предложил хемиосмотическую гипотезу окислительного фосфорилирования применительно к митохондриям. Согласно этой гипотезе, при транспорте электронов по дыхательной цепи протоны «откачиваются» из матрикса на наружную поверхность внутренней мембраны митохондрий, что вызывает возникновение электрохимического протонного градиента по обеим сторонам внутренней митохондриальной мембраны. При возникновении большого протонного градиента протоны начинают перемещаться через АТФ-синтазу в матрикс, их энергия расходуется для синтеза АТФ.

По существу, в дыхательной цепи происходит окисление водорода:



Однако этот процесс происходит многоступенчато, причем атомы водорода расщепляются на протоны, поступающие в водную среду, и высокоэнергетические электроны, которые транспортируются по дыхательной цепи; выделяемая ими энергия (порциями) расходуется для синтеза АТФ из АДФ и фосфата. Лишь на завершающем этапе в конце дыхательной цепи протоны соединяются с электронами.

В состав **дыхательной цепи** входят два флавопротеидных фермента (сукцинат-дегидрогеназа и НАД-дегидрогеназа), четыре цитохрома, негеминовое железо, медь и кофермент О. (убихинон). Согласно современным представлениям, дыхательная цепь состоит из трех основных мембраносвязанных ферментных комплексов.

1. НАДН-дегидрогеназный комплекс, который передает электроны от НАДН на переносчик электронов убихинон, либо на нафтохиноны.

2. Убихинон переносит электроны на комплекс цитохромов и передает их на переносчик электронов цитохром С.

3. Цитохром С переносит электроны на цитохромоксидаз-ный комплекс, который передает их конечному акцептору электронов - кислороду.

При переходе электронов от одного переносчика к другому их свободная энергия убывает, а освобождающаяся энергия используется для «откачивания» протонов на наружную сторону мембраны, в результате чего и создается электрохимический протонный градиент. Иными словами, *энергия, освобождаемая в процессе переноса электронов по дыхательной цепи, запасается в форме электрохимического протонного градиента на мембране, в которую встроена дыхательная цепь.*

АТФ-синтетаза представляет собой мембранный белковый комплекс, который имеется во всех мембранах, осуществляющих окислительное фосфорилирование. Согласно хемиосмотической гипотезе, энергия перемещения протонов через АТФ-синтетазу в обратном направлении (с наружной стороны мембраны на внутреннюю) используется для синтеза АТФ. Однако АТФ-синтетаза осуществляет не только синтез, но и гидролиз АТФ. И тот и другой процесс сопряжен с передвижением протонов.



↑

АТФ-синтетаза

ЭКЗОЦИТОЗ

Выведение веществ из клетки осуществляется благодаря существованию нескольких механизмов. Один из них - пассивный транспорт вследствие разности концентраций внутри и вне плазмалеммы. Другой - это активный транспорт. Таким путем выводятся из клетки ионы и мелкие молекулы (см. раздел «Биологические мембраны»). Третий механизм обеспечивает выведение крупномолекулярных соединений.

форирует клеточные белки. Далее цГМФ активирует специфическую протеинкиназу (С-киназу), которая также фосфорилирует определенные белки. Так, например, цГМФ воздействует на Ca^+ -каналы плазмалеммы палочковых клеток сетчатки глаза. Три указанные молекулы (ДГ, ИФ₃, цГМФ) являются вторичными посредниками второго пути.

В обоих путях передачи сигналов вторичные посредники связываются с регуляторными субъединицами фермента протеинкиназы (ПК). Это приводит к освобождению ее каталитической субъединицы, которая фосфорилирует определенные белки и благодаря этому активизирует различные клеточные процессы, т. е. вызывает ответ клетки на сигнал (например, сокращение, секрецию, репликацию, транскрипцию, распад гликогена или жиров и т. д.).

Приводим некоторые клеточные ответы на гормоны, опосредуемые цАМФ: синтез и секреция тироксина клетками щитовидной железы в ответ на воздействие тиреотропного гормона; секреция кортизола клетками коркового вещества надпочечников в ответ на воздействие АКТГ; секреция прогестерона клетками желтого тела яичника в ответ на воздействие лютеотропного гормона; распад гликогена в мышцах и печени; увеличение частоты и силы сердечных сокращений под влиянием адреналина; резорбция костной ткани под влиянием гормона паращитовидных желез; реабсорбция воды в канальцах нефрона в ответ на воздействие вазопрессина.

Следующие клеточные реакции осуществляются через фосфоинозитидный путь: сокращение гладких миоцитов и секреция инсулина Б-клетками островков Лангерганса поджелудочной железы под влиянием ацетилхолина; секреция гистамина тучными клетками при воздействии антигена; секреция тромбоцитами серотонина и фактора роста под влиянием тромбина.

ЖИЗНЕННЫЙ ПУТЬ КЛЕТОК

Как известно, клетки не возникают сами по себе, а образуются только при делении других. После деления во вновь образованной клетке не всегда сразу существуют все системы, обеспечивающие ее специфическую функцию. Должно прой-

ти некоторое время, чтобы сформировались все органеллы и были бы синтезированы все необходимые ферменты. Этот отрезок времени называется *созреванием*. Созревание клетки осуществляется на основе уже сложившейся ее полной детерминации.

Зрелая клетка может функционировать различное время. Некоторые клетки сохраняются в течение всей жизни особи (например, нейроны). Таких видов клеток немного. Большинство клеток гибнет и по мере убыли замещается новыми. Скорость замещения у разных клеток неодинакова.

Конечно, клетка может погибнуть в результате многих внешних случайных причин, например от травмы, химического или радиационного поражения. В таком случае разрушение клетки происходит хаотично, а продукты распада ее сами оказывают раздражающее действие на окружение. Развивается воспалительная реакция. Подобная *случайная гибель клеток называется некрозом* и служит предметом изучения патологической анатомии.

Большинство клеток, однако, погибают тогда, когда проявляются особые естественные генетические механизмы. *Генетически запрограммированную клеточную гибель называют апоптозом*. Механизм возникновения апоптоза весьма сложен. Каждая клетка несет в хромосомах гены, которые могут запускать синтез ферментов, стимулирующих ее к делению. Есть также гены, которые обеспечивают синтез ферментов, препятствующих делению. Пока клетка функционирует, эти синтезы уравновешены.

Для поддержания жизненного равновесия клетка должна также получать сигналы от других клеток, нередко другого вида. Обычно в качестве сигнальных выступают специфические молекулы олигопептидов. Поскольку они поддерживают жизнь клеток, их назвали *цитокинами*. Известно несколько десятков цитокинов. Действие их разнообразно: на одни виды клеток более сильное, на другие - слабое или даже может и не проявляться. Сейчас при описании межклеточных взаимодействий все чаще применяют термин *«цитокинная сеть»*.

В жизненном пути многих видов клеток наступает момент, когда функциональные их возможности исчерпываются. У таких клеток нарушается чувствительность к цитокинам и изменяется соотношение активности генов, обеспечивающих

внутреннее равновесие. Гены, обеспечивающие размножение клетки, блокируются. Напротив, гены, обеспечивающие синтез литических ферментов, стимулируются, поступают в ядро и лизируют хроматин.

Хромосомы распадаются, синтезы в клерке прекращаются. Внешние проявления такой гибели клеток разнообразны и известны давно. Их называли пикнозом (сморщивание ядра), хроматолизисом (снижение окрашиваемости ядра), кариорексисом (распад ядра на части). Лишь недавно было показано, что это частные проявления апоптоза.

Вслед за гибелью ядра разрушается и цитоплазма. Остатки фагоцитируются макрофагами. Материал погибших клеток перерабатывается макрофагами и может выводиться ими на поверхность. В таком случае этот материал может опять использоваться другими клетками. *Вокруг клеток, подвергшихся апоптозу, воспалительный процесс не возникает, и жизнедеятельность ткани, часть которой составляли погибшие клетки, продолжается без нарушений.*

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

События, изложенные в предыдущем разделе, описывают как бы линейный путь жизни клетки. В результате таких событий численность клеточной популяции должна снижаться. Это действительно происходит в некоторых тканях. В нервной ткани в течение жизни организма нейроны постоянно гибнут, но не восстанавливаются. Количество их при рождении, однако, настолько велико, что до наступления смерти способно обеспечить все необходимые связи и реакции. Такие клеточные популяции называют *стационарными*. Ранее считали, что не восстанавливается численность мышечных клеток сердца - кардиомиоцитов. Однако в 1988 г. П. П. Румянцев доказал, что кардиомиоциты также восстанавливаются.

В большинстве клеточных сообществ популяция способна восстанавливаться. Естественно, восстановление ее численности совершается за счет новых клеточных делений. В сообществах, способных поддерживать свою численность, кроме клеток, функционирующих, линейно развивающихся и следующих к своей гибели, всегда есть и такие, которые регулярно претерпевают циклические изменения. Подобные клеточные популяции называют *обновляющимися*.

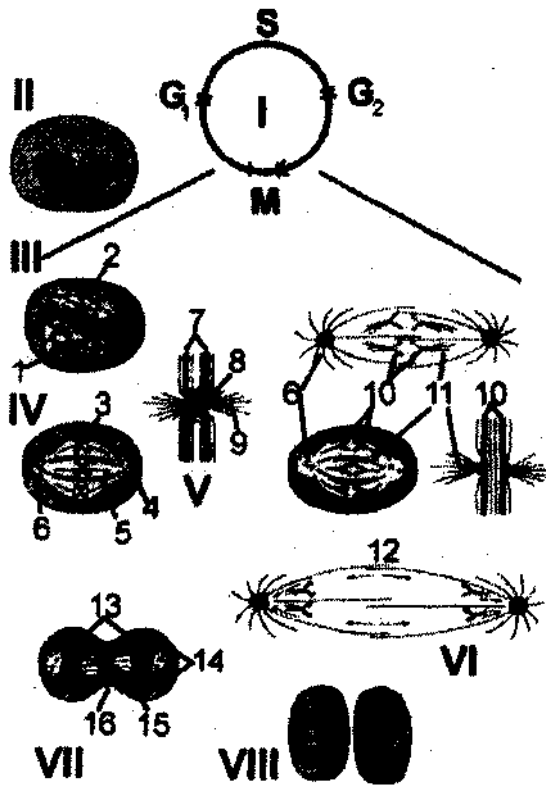


Рис. 44. Клеточный цикл
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями):

I - последовательность фаз клеточного цикла, II - клетка в интерфазе после репликации хромосом и центриолей, III - профаза, IV - метафаза, V - метафазная хромосома, VI - анафаза, VII - телофаза, VIII - сестринские клетки; 1 - ядро, 2 - сформировавшееся митотическое веретено, 3 - хромосомы, 4 - астральные микротрубочки, 5 - полюсные микротрубочки, 6 - полюс веретена, 7 - хроматиды, 8 - центромера, 9 - центромерные микротрубочки, 10 - сестринские хроматиды, 11 - центромерные (кинетохорные) микротрубочки, 12 - раздвижение полюсов в анафазе, 13 - вновь образованные ядра, 14 - восстановление интерфазных микротрубочек, растущих от центросомы, 15 - остатки полюсных микротрубочек, 16 - борозда деления

Клеточный цикл (рис. 44) представляет собой совокупность процессов, происходящих в клетке при подготовке ее к делению и во время собственно деления, в результате чего материнская клетка делится на две дочерние. В цикле выделяют две фазы: автосинтетическую, или *интерфазу* (подготов-

ка клетки к делению), включающую пресинтетический (S^{\wedge} , *англ.* ear - промежуток), синтетический (8) и постсинтетический (O_2) периоды, и деление клетки - *митоз*.

Хайфлик высказал точку зрения, согласно которой клетки от начала своего возникновения после первого деления могут проходить несколько десятков клеточных циклов. После этого они погибают. Полагали, что утрата клетками способности вступать в новые циклы и делиться - одна из причин старения организма. Гипотеза эта была высказана в качестве экстраполяции наблюдений в клеточных культурах фибробластов т УИГО; полагали, что и в живом организме дело должно обстоять так же. Реальными наблюдениями т УХУО гипотеза пока не подтверждена.

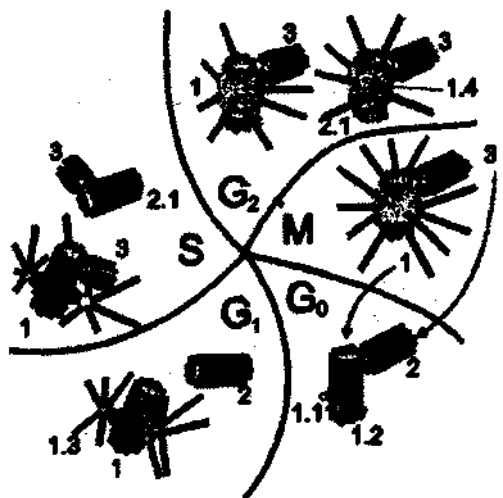
ИНТЕРФАЗА

Интерфаза - последовательность событий, подготавливающих митоз. Весьма важным в интерфазе является **матричный синтез ДНК и удвоение хромосом - 8-фаза**. Промежуток между делением и наступлением 8-фазы называется **фазой b_x** (постмитотическая, или пресинтетическая фаза), а между 8-фазой и митозом - фазой b_2 (постсинтетическая, или премитотическая фаза). В течение фазы O_1 клетка диплоидна, в течение фазы 8 плоидность возрастает до четырех, в фазе O_a клетка тетраплоидна.

В интерфазе скорость биосинтетических процессов возрастает в направлении $O_x \rightarrow 8 \rightarrow O_2$. В это время удваивается масса клетки и всех ее компонентов, а также происходит удвоение центриолей (рис. 45).

В течение пресинтетической фазы O_x в клетке уже усилены биосинтетические процессы и происходит подготовка к удвоению ДНК. При этом развиваются преимущественно те органеллы, которые необходимы для синтеза ферментов, обеспечивающих, в свою очередь, предстоящее удвоение ДНК (прежде всего, это рибосомы). На материнской центриоли клеточного центра увеличивается количество сателлитов. Фаза O_x длится от нескольких часов до суток и более.

Общая сущность 8 фазы уже раскрыта в предыдущем абзаце. Само удвоение (репликация) хромосом весьма сложно и протекает постепенно. Суть удвоения состоит в том, что на цепочке ДНК синтезируется точно такая же параллельная



отидов только в направлении 5' → 3'. Напомним, что обе цепи ДНК антипараллельны, поэтому синтез одной из дочерних цепей происходит непрерывно (лидирующая цепь), другой (отстающей) - в виде отдельных фрагментов размерами 10-200 нуклеотидов (фрагменты Оказаки). Впоследствии эти фрагменты соединяются под действием фермента ДНК-лигазы.

Репликация начинается от середины каждого плеча, от участка, называемого *сайтом инициации репликации*. Распространяясь к теломерам, репликация доходит до них и останавливается. Двигаясь к середине хромосомы, репликация доходит до центромеры и тоже останавливается, однако центромерная область не удваивается. В результате каждая хромосома имеет теперь две цепи ДНК. Каждая цепь с окружающими их белками образуют *сестринские хроматиды*. 8-фаза длится 8-12 часов.

В каждой хромосоме во время 8-периода образуются группы репликационных «вилок» (20-80), которые возникают одновременно у всех хромосом. При этом «вилки» расположены парами, которые движутся в противоположных направлениях до тех пор, пока не встретят соседнюю «вилку», так что образуются две дочерние спирали. В результате репликации каждая из двух дочерних молекул ДНК состоит из одной старой и одной новой цепи.

Мы привели лишь схематическое описание процесса репликации. Он очень сложен, в нем участвует множество белков, способствующих расплетанию ДНК, предотвращающих ее спутывание, а также сшивающих фрагменты ДНК, инициаторных, корректирующих и др. В 8-периоде наиболее интенсивно синтезируется РНК и белки, связанные с ДНК, и удваиваются центриоли.

В цитоплазме в течение 8-фазы удваиваются не только цепи ДНК, но и каждая из центриолей клеточного центра. Материнская центриоль строит свою новую дочернюю. Центриоль, бывшая до этого дочерней, тоже строит свою пару, так что сама становится материнской. Из этих четырех центриолей лишь исходная материнская участвует в сборке микротрубочек. На мембранах ЭПС одновременно синтезируются белки (в том числе гистоны), необходимые для включения в состав новой хроматиды.

В течение премитотической фазы 0_2 совершаются синтезы, необходимые для обеспечения непосредственно про-

цесса деления. Количество ДНК и центриолей в клетке уже удвоено. Обе материнские центриоли окутаны фибриллярным гало и осуществляют сборку микротрубочек. В этом периоде усиливается формирование лизосом, делятся митохондрии и синтезируются новые белки, абсолютно необходимые для осуществления митоза. К концу интерфазы хроматин конденсирован, ядрышко хорошо видно, ядерная оболочка не нарушена, органеллы не изменены. Фаза S_2 продолжается до 6 часов.

На протяжении каждой из названных фаз имеются так называемые критические точки (*регуляторные точки*). Они были выявлены при изучении действия повреждающих факторов на клеточное деление. Отрезки времени до и после такой точки различаются отношением к возможным повреждающим воздействиям. Если повреждающий импульс (например, радиационный) действует перед прохождением критической точки, процессы продолжают до нее и дальнейшая подготовка к делению останавливается (наступает блок). Если импульс совпадает со второй половиной фазы, процессы продолжают (при условии, что этот импульс не разрушает клетку как таковую).

Вместе с тем прохождение критических точек существенно и для нормальной жизнедеятельности клетки. В ходе межклеточных взаимодействий под влиянием соответствующих цитокинов при прохождении критической точки цикл может прерваться. В ядре после этого начинаются синтезы РНК и клетка обретает специфическую функцию. Она может выполнять ее до естественной гибели, но может и прекратить ее, вернуться к точке прерванного цикла и продолжить деление.

В ходе последовательных делений свойства клеток могут изменяться. Это происходит за счет того, что у дочерних клеток в геноме начинают экспрессироваться новые гены (существующие, конечно, и ранее, но до сих пор заблокированные). Поэтому клетки-потомки обычно более разнообразны, чем исходные формы. Клетки-предшественники менее разнообразны, причем часто можно выявить клетки, лежащие в основании всего дерева. Их называют стволовыми. И стволовые, и клетки-предшественники образуют камбий клеточной популяции. Именно за счет деления клеток камбия и происходит замена гибнущих элементов в обновляющихся популяциях, например форменных клеток крови или клеток кожного эпителия.

Клетки, вышедшие из цикла в точке регуляции, не являются ни стволовыми, ни клетками-предшественниками. Между тем они тоже могут играть роль камбия, поскольку способны возвращаться в цикл. Обычно это происходит при возрастании потребностей организма и стимулируется гормонами и цитокинами. Этот способ увеличения численности популяции обычен для многих внутренних органов, например наблюдается в паренхиме печени, почек и ряда других внутренних органов. За счет этого, в частности, увеличивается масса органов в детском возрасте. Такие клеточные популяции получили название растущих. У взрослых организмов растущие популяции мобилизуются для пополнения убыли численности клеток после повреждения части органа - иначе говоря, они служат резервом не только для физиологической, но и для сепаративной регенерации ткани.

МИТОЗ

Когда подготовка к делению заканчивается, начинается непосредственно митоз (*греч.* τῆλον - нить). В нем различают четыре основные фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (см. рис. 44). Иногда выделяют шесть фаз: профазу, прометафазу, метафазу, анафазу, телофазу и цитокинез.

В течение профазы основные события происходят в ядре. На участках эухроматина прекращается транскрипция. Они покрываются белками и по плотности становятся не отличимыми от гетерохроматина. Даже при разрешении светового микроскопа в ядре становятся видимыми многочисленные плотные базофильные скопления. Затем начинается спирализация хромосом. Вследствие этого они становятся индивидуально различимыми. Спирализация, естественно, захватывает и области ядрышковых организаторов, так что ядрышко в результате распадается. Итак, к началу профазы хроматин конденсируется, в результате чего в ядре образуется плотный клубок. К концу профазы этот клубок разрыхляется (рыхлый клубок), становятся видимыми *й-хромосомы*, каждая из которых состоит из двух хроматид (*з-хромосом*), лежащих параллельно друг другу и связанных между собой в области центромеры. В цитоплазме активизируется образование лизосом. Центриоли попарно расходятся к противоположным концам клетки, которые теперь называют полюсами. Одновременно

на сателлитах центриолей идет интенсивная сборка микротрубочек.

События метафазы начинаются в цитоплазме. Лизосомы растворяют ядерную оболочку, так что спирализованные хромосомы и клеточные центры оказываются в общем компартменте. Этому предшествует фосфорилирование белков ядерной пластинки (ламины), происходящее еще в профазе, что приводит к распаду пластинки, а затем и самой нуклеолеммы. Фрагменты^ распавшейся ядерной оболочки формируют мелкие мембранные пузырьки, цитоплазма клетки смешивается с кариоплазмой. Комплекс Гольджи и ЭПС распадаются на мелкие фрагменты в виде пузырьков.

На каждой центромере выявляется скопление специальных белков - *кинетохор* (греч. ктео - подвижный и сѳогео - иду вперед). ЭТИ белки существуют и у хромосом неделящихся клеток, но в этих условиях они выявляются лишь с помощью специального мечения особыми антителами к ним.

Сборка микротрубочек на материнских центриолях продолжается, так что в результате возникает биполярное митотическое веретено, состоящее из этих микротрубочек и ассоциированных с ними белков. Различают несколько видов микротрубочек. Многие нити расходятся от центриолей (как от полюсов) во все стороны. Часть их образует направленную к поверхности клетки *астральную лучистость*. Другая их часть направлена к экватору клетки - это так называемые *полярные микротрубочки*. У экватора полярные микротрубочки, связанные с разными полюсами, перекрывают друг друга. Кроме астральных и полярных микротрубочек от полюсов отходят *кинетохорные* - те, которые в области экватора прикрепляются к кинетохорам хромосом. В клетках человека каждый кинетохор связан с 20-40 микротрубочками. Прикрепления микротрубочек к сестринским хроматидам гомологичных хромосом происходят в случайном порядке.

Вся система микротрубочек и ассоциированного с ними тубулина находится в динамическом равновесии. Иными словами, происходит постоянная полимеризация тубулина и его деполимеризация. По обеим сторонам й-хромосомы около ее центромеры расположены небольшие участки материала умеренной электронной плотности, аналогичные перицентриолярному материалу. Именно они и являются центрами организации хромосомных микротрубочек из тубулина, тубулин

же синтезируется только в цитоплазме. Поэтому лишь после разрушения нуклеолеммы может произойти взаимодействие кинетохора с тубулином и организация микротрубочек веретена. При более детальном описании митоза эта стадия выделяется в качестве **прометафазы**. Она длится 10–20 мин.

В ходе собственно метафазы хромосомы перемещаются и располагаются в одной плоскости перпендикулярно к оси между полюсами. Образуется фигура, называемая *материнской звездой*. При этом все хромосомы располагаются так, что их центромеры находятся в экваториальной плоскости, пересекающей продольную ось веретена под прямым углом (метафазная пластинка), причем каждый кинетохор одной й-хромосомы обращен к одному из полюсов клетки.

В результате упорядочения положения хромосом система микротрубочек тоже упорядочивается. Они теперь образуют *веретено деления* (митотическое веретено). Хроматиды прочно присоединяются к веретену благодаря взаимодействию кинетохорных трубочек с перичентриолярным веществом.

Каждая из метафазных хромосом состоит из двух фибрилл диаметром 20–50 нм, которые уложены в плотный складчатый клубок. Фибриллы имеют зернистый вид, так как срез препарата проходит через этот клубок множество раз. При этом ДНК имеет более высокую электронную плотность, чем связанный с нею белок. Напомним, что именно в метафазе митоза определяют кариотип (см. ранее).

В 8-периоде удваивается не вся ДНК одной хромосомы, а остается нереплицированным центромерный участок. В начале **анафазы** происходит быстрая репликация ДНК в области центромеры, что и служит сигналом к началу анафазы. Анафаза начинается внезапно с резкого разделения общей центромеры Ы-хромосомы, в результате чего сестринские хроматиды становятся самостоятельными з-хромосомами.

Микротрубочки начинают укорачиваться: у кинетохоров происходит их разборка. В результате этого хроматиды подтягиваются к центриолям. В это время 8-хромосомы начинают передвигаться и с одинаковой скоростью (около 1 мкм в минуту) направляются к полюсам клетки. Сами центриоли удаляются друг от друга в сторону полюсов клетки. Образуется две *дочерних звезды*.

На хромосомы воздействуют две силы: тянущие, возникающие вследствие деполимеризации хромосомных трубочек

около полюсов веретена, и расталкивающие - в связи с полимеризацией тубулина на концах непрерывных микротрубочек вблизи экватора. При этом по мере расхождения хромосом веретено удлиняется, а степень перекрывания друг другой непрерывных трубочек уменьшается. Возможно, источником сил, раздвигающих полюсы, является динеин, в то время как движение хромосом к полюсам обусловлено микротрубочками.

В конце анафазы плазматическая мембрана как бы инвагинируется перпендикулярно к продольной оси митотического веретена, образуя борозду. В этой области под плазмалеммой появляется сократимое кольцо, состоящее из актин- и миозинсодержащих нитей, которое распадается после деления клетки.

Телофаза завершает деление. Под плазмалеммой кольцом по проекции бывшей материнской звезды активируются элементы цитоскелета - актиновые микрофиламенты. Рядом с ними полимеризуется миозин. Актин-миозиновое кольцо сжимается и возникает перетяжка плазмалеммы.

В телофазе разделившиеся группы хромосом подходят к полюсам, теряют хромосомные микротрубочки, разрыхляются, деконденсируются, переходя в хроматин, и начинают транскрибировать РНК. Примерно в середине телофазы начинается образование нитчатой, а затем гранулярной частей нуклеолонемы. К концу телофазы (после восстановления ядерной оболочки!) ядрышко полностью сформировано. Из мембранных пузырьков собираются комплекс Гольджи и ЭПС.

Ядерная оболочка образуется из мембранных фрагментов вначале в виде небольших шапочек, расположенных на поверхности формирующихся глыбок хроматина. Фрагменты оболочки растут, сливаются между собой, окружая все ядро к концу телофазы. При этом восстанавливаются ядерные поры и поровые комплексы, дефосфорилируются белки ядерной пластинки, что приводит к ее восстановлению.

В телофазе перед цитокинезом увеличивается биосинтез мембран, которые необходимы для того, чтобы покрыть обе дочерние клетки. Вновь синтезированные мембраны до момента деления клетки образуют на ее поверхности пузырьки, которые затем встраиваются в плазмалеммы дочерних клеток. Перетяжка становится все более глубокой, и в результате в конце концов одна клетка разделяется на две (цитокинез). Обе дочерние клетки диплоидны. Однако не всегда деление ядра

сопровождается разделением клетки. Поэтому помимо тел офазы (при полном делении клетки) и выделяют цитокинез.

После митоза в течение нескольких часов дочерние клетки связаны между собой небольшим остаточным тельцем, образованным непрерывными микротрубочками и электроноплотным материалом матрикса. Остаточное тельце покрыто плазмалеммой. Есть все основания считать, что сила, необходимая для разделения клеток, возникает в результате взаимного скольжения актиновых и миозиновых филаментов.

МЕЙОЗ

У организмов, размножающихся половым путем, имеется две категории клеток: диплоидные и гаплоидные. К первым относятся соматические и предшественницы половых клеток, ко вторым - зрелые половые (*гаметы*). Уменьшение количества хромосом в два раза достигается благодаря мейозу. Он включает в себя два последовательных деления. После слияния гамет возникает новый одноклеточный диплоидный организм (зигота), который не просто несет сумму признаков своих родителей, а является индивидуумом с присущими только ему свойствами.

При дальнейшем митотическом делении зиготы образуются диплоидные же клетки, содержащие по два экземпляра каждой хромосомы, которые называются гомологичными. Гомологичные хромосомы, имеющие одинаковую длину и одинаковое расположение центромер, содержат одинаковое количество генов, а эти гены имеют одну и ту же линейную последовательность. Каждая из пары гомологичных хромосом диплоидного организма происходит либо из ядра спермия, либо из ядра яйцеклетки.

При образовании гамет в зрелом организме в результате мейоза в каждую дочернюю клетку от всех пар гомологичных хромосом попадает лишь по одной из них. Это становится возможным потому, что при мейозе происходит лишь одна репликация ДНК, за которой следуют два последовательных деления ядер (мейоз I и II) без повторного синтеза ДНК. В результате из одной диплоидной образуются четыре гаплоидные клетки.

Напомним, что перед началом мейоза в интерфазе клетка прошла обычные фазы S_x , G_2 и S_2 , так что стала тетраплоидной. Иначе говоря, произошла репликация ДНК и белков-ги-

стонов хромосом, а сестринские хроматиды при этом остались связанными своими центромерами, так что в ядре имеется по четыре набора каждой хромосомы. Увеличена масса клетки и ее органелл.

Каждое из двух делений мейоза (деления I и II) имеет свои отличительные черты. Особенность деления I состоит в необычном и сложном прохождении **профазы (профаза I)**. Она подразделяется на несколько стадий: *пролептонему, дептонему, зигонему, пахинему, диплонему и диакинез* (рис. 46).

Во время *пролептонемы* (греч. про - период, лептон - тонкий, пета - нить) происходит значительная, но не полная спирализация хромосом. Ядерная оболочка сохраняется, ядрышко не распадается. Поэтому во время профазы мейоза возможны синтезы некоторых РНК и белков. За счет этих синтезов в половых клетках (особенно в женской) создаются запасы веществ, которые будут необходимы для оплодотворения и ранних стадий развития зародыша.

Во время *лептонемы* хромосомы еще больше спирализуются, и в ядре становятся видными тонкие нитевидные хромосомы (их 46, т. е. два набора). Подчеркнем, что каждая гомологичная хромосома уже реплицировалась и состоит из двух сестринских хроматид. Каждая хромосома представляет собой тонкую фибриллу, состоящую из осевой белковой нити, к которой прикрепляется хроматин сестринских хроматид (петли ДНК). Хромосомы с помощью белковых скоплений - *прикрепительных дисков* - закреплены обоими своими концами на внутренней мембране ядерной оболочки (ядерная оболочка сохраняется, ядрышко хорошо видно).

Во время *зигонемы* (греч. зигон - парный) гомологичные диплоидные хромосомы выстраиваются рядом, обвивают друг друга, укорачиваются и сцепляются между собой (*конъюгация*). Образуются так называемые тетраплоидные *биваленты* (лат. би - двойной, валент - сильный). Напомним, что каждая диплоидная хромосома из одного бивалента происходит либо от отца, либо от матери. Половые хромосомы располагаются около внутренней ядерной мембраны. Область, занятая ими, называется *половым пузырьком*.

В зигонеме гомологичные хромосомы выстраиваются рядом, сближаются, между ними образуются специализированные синаптомальные комплексы (греч. синапс - связь, соединение), которые представляют собой белковые структуры.

При небольшом электронномикроскопическом увеличении синаптонемальный комплекс выглядит в виде двух электроплотных полос, разделенных светлой полосой. При большом увеличении в комплексе видны две параллельные боковые белковые нити длиной 120-150 нм и толщиной 10 нм каждая, соединенные тонкими поперечными полосами размерами около 7 нм, по обе стороны от них лежат *Y*-хромосомы. Их ДНК формирует множество петель.

В центре комплекса проходит осевой элемент толщиной 20-40 нм. Синаптонемальный комплекс удачно сравнивают с веревочной лестницей, стороны которой образованы гомологичными хромосомами. Именно в результате этого гомологичные хромосомы сцепляются между собой и образуют биваленты, 46 *Y*-хромосом образуют 23 бивалента. *Каждый бивалент состоит из двух Y-хромосом, т. е. из четырех хроматид.*

К концу зиготены каждая пара гомологичных хромосом связана между собой с помощью синаптонемальных комплексов. Лишь половые хромосомы X и Y конъюгируют неполностью, так как они неполностью гомологичны.

Пахинема (греч. *παχυε* - толстый) продолжается не менее, чем несколько суток. Процессы разворачиваются постепенно. Хромосомы несколько укорачиваются и утолщаются. Между хроматидами материнского и отцовского происхождения в нескольких местах возникают соединения - *хиазмы* (греч. *συναυτα* - перекрест), или рекомбинантные узелки. Они представляют собой белковые комплексы размерами около 90 нм. В области каждой *хиазмы* происходит обмен соответствующих участков гомологичных хромосом - от отцовской к материнской и наоборот. Этот процесс называют *кроссинговером* (англ. *crossing-over* - перекрест). Таким образом, *кроссинговер* обеспечивает многочисленные генетические рекомбинации (рис. 47).

В каждом биваленте человека в профазе I *кроссинговер* происходит в среднем в двух-трех участках. Количество рекомбинантных узелков равно количеству перекрестков[^]

По окончании *кроссинговера* хроматиды разветвляются, но остаются связанными в области *хиазм*. Наступает стадия *диплонымы*.

В *диплоныме* (греч. *σινδλωσ* - двойной) синаптонемальные комплексы распадаются, конъюгировавшие хромосомы раздвигаются, и гомологичные хромосомы каждого бивалента отодвигаются друг от друга, но связь между ними сохраняется в зонах *хиазм*.

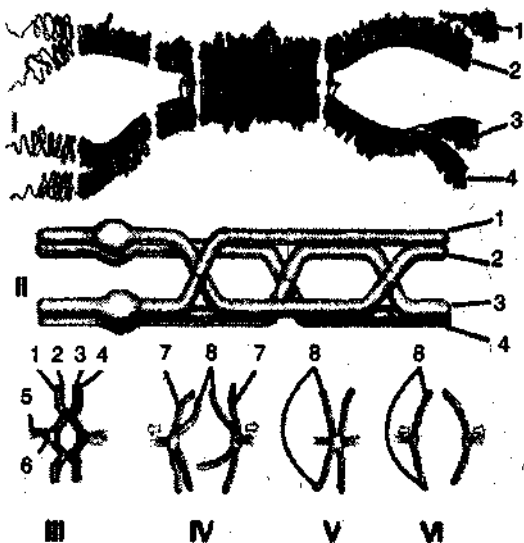


Рис. 46. Мейоз

(по Б. длоёртсу и соавт., с изменениями);

I и II — хроматиды в профазе мейоза, III - спаренные гомологичные хромосомы при переходе к первой метафазе мейоза, IV - расхождение гомологичных хромосом в первой анафазе мейоза, V - вторая метафаза, VI - расхождение сестринских хроматид во второй анафазе; 1, 2, 3, 4 - хроматиды, 5 - соединяющиеся кинетохорные нити, 6 - кинетохор, 7, 8 - плечи сестринских хроматид

Между диплонемой и диакинезом нет четкой морфологической границы, равно как и разграничений во времени. В диакинезе продолжается конденсация хромосом, они отделяются от нуклеолеммы, но гомологичные й-хромосомы продолжают еще оставаться связанными между собой хиазмами, а сестринские хроматиды каждой й-хромосомы - центромерами. Благодаря наличию нескольких хиазм биваленты образуют петли. В это время разрушаются ядерная оболочка и ядрышки. Реплицированные центриоли направляются к полюсам, образуется веретено деления.

Вследствие сильно затянутой диплонемы профазы мейоза очень длительна. При развитии спермиев она может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток - в течение многих лет. Половые клетки в профазе мейоза называются **гаметоцитами первого порядка** (первичными гаметоцитами, гаметоцитами I).

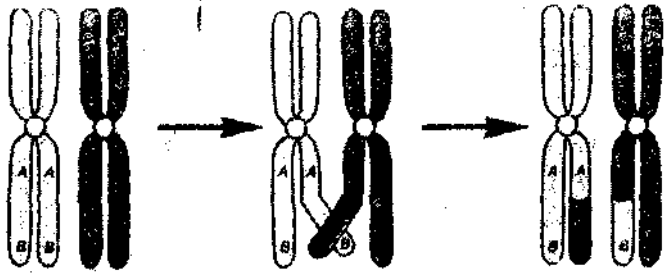


Рис. 47. Схема кроссинговера (по С. ^ Тойга а З. К. браво»жк)

Метафаза I напоминает аналогичную стадию митоза. Хромосомы устанавливаются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. В отличие от митоза, хромосомные микротрубочки прикрепляются к центромере лишь с одной стороны (со стороны полюса), а центромеры гомологичных ^-хромосом расположены по обеим сторонам экватора* Связь между хромосомами с помощью хиазм продолжает сохраняться.

В анафазе I хиазмы распадаются, гомологичные й-хромосомы[^] отделяются друг от друга и расходятся к полюсам. Центромеры этих хромосом, однако, в отличие от анафазы митоза, не реплицируются, а значит, сестринские хроматиды не расходятся.

В телофазе I формируются ядерная оболочка и ядрышко, образуется и углубляется борозда деления, происходит кариокинез. Сначала наборы гомологичных о!-хромосом находятся у полюсов. Хотя их число уменьшилось вдвое, каждая из них состоит из двух генетически различных хроматид. В результате цитокинеза в каждой дочерней клетке сосредоточивается по 23 с1-хромосомм. ббразовавшие клетки называют гаметоцитами второго порядка (вторичными гаметоцитами, гаметоцитами II).

Интерфаза II очень короткая. Ее важнейшая особенность состоит в том, что не редулицируется ДНК(т. е. отсутствует 8-фаза.

Деление гаметоцита второго порядка совершается через *профазу II, метафазу II, анафазу II и тпелофазу II*. Профаза II не длительна, и конъюгации хромосом при этом не наступает. В метафазе II 23 хромосомы выстраиваются в плоскости экватора. В анафазе II ДНК в области центроме-

Таблица 9

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Этап	Показатель	Митоз	Мейоз
Весь процесс	Длительность	Короткий (при образовании соматических клеток)	Длительный период (при образовании гамет)
Интерфаза	Расхождение хромосом	Хроматиды (имеется длительная)	Гомологичные (имеется длительная перед мейозом-I, короткая между мейозом-I и мейозом-II)
	S-фаза	Предшествует каждому делению	Только перед мейозом-I, отсутствует в интерфазу-II
	Рост клетки Репликация органелл	Происходит Происходит	Происходит Происходит
Профаза	Длительность	Одна короткая	Профаза-I длительная (до 90 % времени), профаза-II короткая
	Хромосомы	Состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой	Состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой
	Взаимоотношения гомологичных хромосом	Обособлены	Конъюгируют с образованием синаптонемальных компонентов
	Биваленты	Отсутствуют	Имеются
	Хиазмы Кроссинговер	Отсутствуют Отсутствуют	Образуются Происходит
Метафаза	Образование метафазной пластинки	Происходит	В метафаза-I отсутствует. Только в метафаза-II
	Расположение центромер	В одной плоскости, перпендикулярной оси веретена на его экваторе	В метафаза-I над и под экватором симметрично. В метафаза-II на экваторе веретена
	Хромосомные микротрубочки сестринских хроматид	Направлены в разные стороны к противоположным полюсам	В метафаза-I направлены в одну сторону. В метафаза-II направлены в разные стороны

Этап	Показатель	Митоз	Мейоз
Анафаза	Репликация ДНК в области центромер и разделение s-хромосом	Происходит	В анафазе-I отсутствует, происходит в анафазе-II
	Расхождение d-хромосом	—	В анафазе-I вследствие распада хиазм
	Расхождение s-хромосом	Происходит вследствие разделения центромер	В анафазе-I не происходит. Происходит в анафазе-II
	Генетическая идентичность	Хроматиды идентичны	Вследствие кроссинговера хроматиды неидентичны
Телофаза	Количество хромосом	Аналогично материнской клетке (s-хромосомы)	Вдвое меньше, чем в родительской клетке (в телофазе-I d-хромосомы, в телофазе-II s-хромосомы)
	Гомологичные хромосомы в дочерних клетках	Две разделившиеся хроматиды попадают в каждую клетку	Мейоз-I – в каждую клетку попадают две сестринские хроматиды, соединенные в области центромеры. Мейоз-II – в каждую клетку попадает одна хроматида

ры реплицируется, как это происходит и в анафазе митоза, хромосомы расходятся к полюсам. В телофазе II образуются две дочерние клетки.

Напомним, что в деление вступали не тетраплоидные клетки, как при обычном митозе, а диплоидные. Поэтому каждая из новых клеток гаплоидна. Восстановление диплоидности произойдет лишь в результате слияния мужской и женской гамет, то есть при оплодотворении - образовании нового организма.

Итак, в результате двух последовательных делений мейоза II образуются 4 клетки, каждая из которых несет гаплоидный набор 8-хромосом. В табл. 9 приведены основные сходства и различия между митозом и мейозом.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите иерархические уровни организации человека.
2. Дайте определение клетки.
3. Назовите основные положения клеточной теории Т. Шванна и ее современную интерпретацию.
4. Каковы основные химические компоненты клетки?
5. Каковы структура и функции нуклеиновых кислот?
6. Назовите основные структурные элементы (части) клетки.
7. Какими свойствами обладает клетка как элементарная частица живого?
8. Какие структуры клетки называют органеллами, какие включениями? Перечислите те и другие.
9. Чем отличаются по своему строению мембранные органеллы клетки от немембранных? Приведите примеры.
10. Какие структуры выделяют у ядра?
11. Как построены митохондрии? Какие функции они выполняют?
12. Каково строение лизосом? Какие функции они выполняют?
13. Какие выделяются фазы клеточного цикла (деления клетки)?
14. Что такое мейоз? Чем он отличается от митоза?
15. Назовите основные принципы синтеза белка.
16. Как осуществляется транспорт веществ в клетку? Какие виды транспорта вы знаете?
17. Каковы пути передачи информации в клетке?

ТКАНИ

Ткань - это исторически сложившаяся общность клеток и межклеточного вещества, объединенных единством происхождения, строения и функции. В организме человека выделяют четыре типа тканей: эпителиальные, соединительные, мышечные и нервную.

ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела и выстилают слизистые оболочки, отделяя организм от внешней среды (покровный эпителий), а также образуют железы (железистый эпителий). Эпителий образует слой клеток, лежащих на тонкой базальной мембране, лишенный кровеносных сосудов, его питание осуществляется за счет подлежащей соединительной ткани. *Базальная мембрана* - слой межклеточного вещества (белков и полисахаридов), располагающийся на границах между различными тканями, например между эпителиальным пластом и подлежащей соединительной тканью.

В зависимости от количества слоев клеток поверхностный эпителий подразделяют на однослойный и многослойный (рис. 48, табл. 10). *Однослойный эпителий* покрывает серозные оболочки (брюшина, плевра, перикард), выстилает большинство слизистых оболочек, *многослойный* покрывает кожу и выстилает некоторые слизистые оболочки (например, конъюнктиву глаза, ротовую полость, глотку, пищевод, влагалище).

Железистый эпителий (*железа*) представляет собой орган, паренхима которого сформирована из железистых клеток. Железы подразделяются на *экзокринные*, имеющие выводные протоки; *эндокринные*, не имеющие выводных протоков и вы-

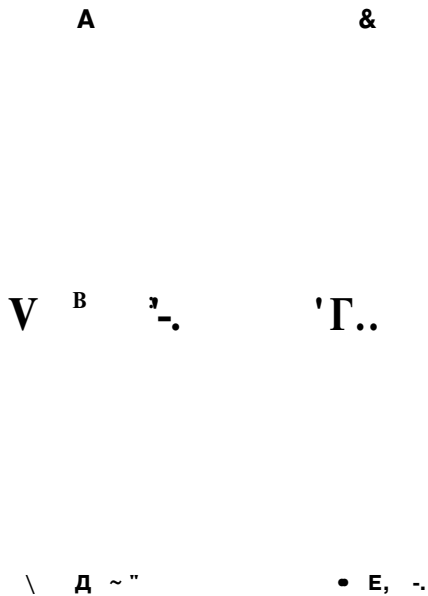


Рис: 48. Схема строения эпителиальной ткани (по А. Хэму и Д. Кармаку):
А - однослойный плоский эпителий (мезотелий), **Б** - однослойный кубический эпителий, **В** - однослойный цилиндрический эпителий, **Г** - реснитчатый эпителий, **Д** - переходный эпителий, **Е** - неороговевающий многослойный плоский эпителий



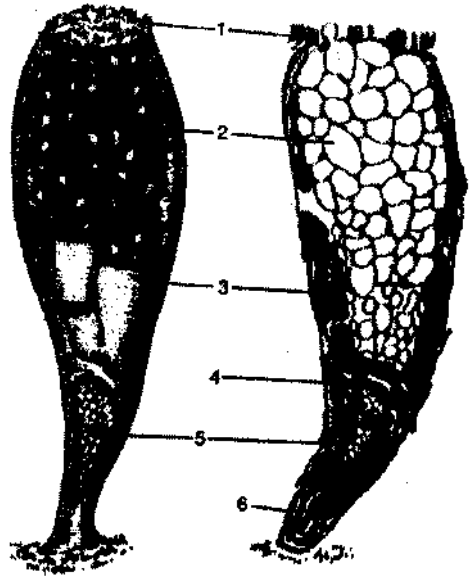
Рис. 49. Схема строения экзокринных и эндокринных желез
(А - экзокринная железа, Б - эндокринная железа):
 1 - начальный отдел, 2 - секреторные гранулы, 3 - выводной проток экзокринной железы, 4 - покровный эпителий, 5 - соединительная ткань, 6 - кровеносный **сосуд**

Характеристика разных типов эпителия

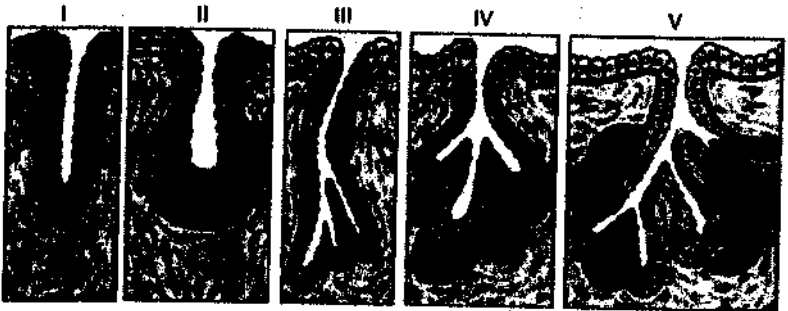
Тип эпителия	Количество рядов эпителиальных клеток	Наличие структур на поверхности эпителиоцитов	””” ¹ ””” ² ””” ³ ””” ⁴ »	^ « У т м * *
Однослойный однорядный	Один ряд уплощенных клеток, ядра расположены параллельно поверхности органа	Микроворсинки	Выстилает серозные оболочки, кровеносные или лимфатические сосуды, полость сердца, внутреннюю поверхность роговицы глаза	Защита, обмен, всасывание, транспортные процессы
Простой кубический	Один ряд клеток кубической формы, ядра округлой формы	Микроворсинки (апикальная поверхность), инвагинации плазмалеммы (базальная поверхность); пигментный эпителий имеет длинные выросты на апикальной поверхности, содержащие веретенообразные зерна меланина	Выстилает канальцы почек, покрывает поверхность яичника, сосудистые сплетения мозга; пигментный эпителий сетчатки глаза, выводные протоки слюнных желез, фолликулы щитовидной железы, терминальные бронхиолы, желчные канальцы	Защита, секреция, адсорбция, экскреция
Простой столбчатый и призматический	Один ряд высоких призматических полигональных клеток, удлиненные ядра расположены перпендикулярно поверхности органа	Микроворсинки	Выстилает пищеварительную трубку, начиная от входа в желудок и до заднего прохода; желчный пузырь, сосочковые протоки собирающие трубочки почек, исчерченные протоки слюнных желез	Защита, секреция, всасывание
Простой реснитчатый	То же	Реснички	Выстилает бронхиолы, полость матки, маточные трубы	Защита, колебательные движения ресничек, передвижение веществ в просвете (полости) органа

Тип эпителия	Количество рядов эпителиальных клеток	Наличие "ру^р на поверхности эпителиоцитов	Локализация	Функция
Простой кубический секретирующий	Один ряд кубических клеток, ядра округлой формы	Микроворсинки (апикальная поверхность), ийвагинация плазмалеммы микроворсинки (базальная поверхность), в базальной части множество вакуолей	Амнион	Защита, секреция околоплодных вод
Однослойный многоярусный				
Столбчатый призматический	Псевдомногослойный, многоярусный (анизоморфный). Все клетки лежат на базальной мембране, но не все достигают поверхности органа. Ядра лежат на разных уровнях	Стереоцилии (большинство клеток) поверхности	Выстилает проток придатка яичка, семявыносящий проток, протоки некоторых желез, часть мужского мочеиспускательного канала	Защита, передача веществ по поверхности
Псевдомногослойный столбчатый реснитчатый	Все клетки лежат на базальной мембране. Однако, имея разную высоту, не все клетки достигают поверхности эпителиального слоя. Ядра лежат на разном уровне. Между эпителиоцитами залегают бокаловидные гранулоциты	Реснички	Выстилают дыхательные пути (вплоть до бронхов 2-го порядка)	Колебательные движения ресничек - передвижение веществ в просвете органа
Переходный	Все клетки достигают базальной мембраны, некоторые - узкими ножками. И. Медкие юзальные клетки стволые, более	В опорожненном пузыре плазмалемма складчатая, в наполненном складки выпрямляются. Благодаря утолщениям (бляш-	Мочевой пузырь, мочеточники, почечная лоханка	Защита

Тип эпителия	Количество рядов эпителиальных клеток	Наличие структур на поверхности эпителиоцитов	Л * * * * * » * * .	Функция
<hr/>				
<i>многослойный</i>				
Кубический	Несколько слоев клеток, эпителиоциты поверхностного слоя кубической формы	Гладкая	Потовые железы	Секреция
Столбчатый (призматический)	Несколько слоев клеток, эпителиоциты поверхностного слоя столбчатые, базального - полигональные, между ними - веретенообразные	Микроворсинки	Небо, надгортанная, конъюнктивная глаза, часть мочеиспускательного канала	Защита, секреция
Чешуйчатый (плоский) неороговевающий	Несколько слоев клеток: крупный (крупные, призматические, прикрепленные к базальной мембране лудесмосомами), шиповатый (крупные полигональные клетки с множественным отростком, соединяющиеся между собой десмосомами, в цитоплазме большое количество тингофибрилл). Эта доля слоя являются ростковыми. Слой плоских клеток, которые уплощаются по направлению вверх и теряют ядра	Гладкая базаль-	Выстилает ротовую полость, пищевод, задний проход, влагалище, роговицу	Защита



зы подразделяются на *простые*, имеющие один проток, и *сложные*, в главные выводные протоки которых вливается множество протоков, в каждый из которых, в свою очередь, открывается несколько секреторных отделов (рис. 51). Железы вырабатывают различные секреты: белковый, слизистый и смешанный.



СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Соединительные ткани представляют обширную группу, включающую в себя собственно соединительные ткани (рыхлая волокнистая и плотная волокнистая неоформленная и оформленная), ткани со специальными свойствами (ретикулярная, пигментная, жировая), твердые скелетные (костная, хрящевая) и жидкие (кровь и лимфа). Соединительные ткани выполняют различные функции: опорную (или механическую), трофическую (или питательную), защитную.

В отличие от других тканей соединительные сформированы из многочисленных клеток и вырабатываемого ими межклеточного вещества. Последнее состоит из аморфного вещества и различных волокон (коллагеновых, эластических, ретикулярных). Межклеточное вещество имеет различную консистенцию - от твердого у кости до жидкого у крови и лимфы.

Многие клетки крови являются одновременно и клетками соединительной ткани, а другие - их предшественниками, поэтому целесообразно начать описание соединительных тканей с крови.

Кровь (рис. 52). «Кровь - особый сок», - восклицает Мефистофель («Фауст» И. В. Гете). И действительно, жизнь человека связана с кровью, которая выполняет следующие



Рис. 52. Схема строения клеток крови (по Б. Албертсу и соавт.)

ма, 30% - опасна, а 50% смертельна. Кровь состоит из клеток (44% объема крови), взвешенных в жидком межклеточном веществе сложного состава (плазма - 54% объема).

Плазма - это жидкая часть крови, в которой содержится до 91% воды, 6,5-8% белков, около 2% низкомолекулярных соединений; рН плазмы колеблется в пределах от 7,37 до 7,43, а удельный вес от 1,025 до 1,029. Плазма богата как электролитами, так и неэлектролитами. Белки плазмы (6,5-8 г/л, альбумины и глобулины) выполняют трофическую, транспортную, защитную, буферную функции; они также участвуют в свертывании крови и создании коллоидно-осмотического давления. В крови содержатся безъядерные клетки эритроциты - $(4,0 - 5,0) \times 10^{12}$ на литр, лейкоциты - $(4,0 - 6,0) \times 10^6$ на литр, среди которых выделяют зернистые, или гранулоциты, и незернистые, или агранулоциты (моноциты). В крови имеются также кровяные пластинки (тромбоциты), число которых составляет $(180,0 - 320,0) \times 10^6$ на литр. В крови постоянно присутствуют также клетки лимфоидного ряда (лимфоциты), которые являются структурными элементами иммунной системы.

Эритроциты (греч. ερυθρός - красный), или красные кровяные тельца, безъядерные клетки, имеющие форму двояковогнутых дисков диаметром от 7 до 10 мкм. Эритроцит - единственная клетка в теле человека, которая не содержит ядра. Эритроцит заполнен гемоглобином, осуществляющим перенос кислорода и углекислого газа. Общее количество эритроцитов взрослого человека достигает 25×10^{12} , а общая площадь поверхности всех эритроцитов около 3800 м^2 . Если сложить все эритроциты человека в один ряд, длина цепочки составит 175 000 км, ею можно было бы опоясать земной шар более четырех раз. Длительность жизни эритроцитов около 120 дней, после чего они разрушаются и поглощаются макрофагоцитами в селезенке, костном мозгу и печени.

В 1900-1901 г. австрийский ученый К. Ландштейнер открыл группы крови. В 1930 г. ему была присуждена Нобелевская премия «за открытие групп крови человека». Эритроцит покрыт плазмалеммой толщиной около 7 нм, в которую встроены антигены систем АВО и резус. *Антиген*, - это любое вещество (обычно в его состав входит белок), которое способно вызвать иммунную реакцию. *Иммунная реакция* - это ответ организма на внедрение чужого агента. В плазме крови каждого

человека имеются антитела против антигенов • эритроцитов, которые не содержатся в его собственной крови. *Антитело* - это молекула белка, которая вырабатывается одной из клеток иммунной системы в ответ на внедрение антигена. К. Ландштейнер описал четыре группы крови (табл. 11).

Авторы обнаружили, что при смешивании плазмы крови одного человека и эритроцитов другого часто происходит их агглютинация (склеивание). Это приводит к закупориванию мелких сосудов, что может привести к смертельному исходу.

Для разделения крови на группы смешивали эритроциты с пробными сыворотками - так называемыми сыворотками анти-А и анти-В. К. Ландштейнер обнаружил, что эритроциты группы О не агглютинируются ни одной из сывороток; эритроциты группы АВ агглютинируются обеими сыворотками; эритроциты группы А агглютинируются сывороткой анти-А, но не агглютинируются сывороткой анти-В; наконец, эритроциты группы В агглютинируются сывороткой анти-В, но не агглютинируются сывороткой анти-А. В сыворотке крови группы О содержатся групповые антитела анти-А и анти-В; в сыворотке группы А имеются только антитела анти-В, в сыворотке группы В - антитела анти-А, а в сыворотке АВ групповые антитела отсутствуют. Следовательно, в соответствии с формулой К. Ландштейнера *в сыворотке крови содержатся только те антитела (изоагглютинины), которые не агглютинируют эритроциты этой группы, поэтому следует переливать кровь той, же группы.*

В 1940 г. К. Ландштейнер открыл еще один фактор крови - *резус* (КЬ-фактор). У 85% людей эритроциты несут на своей поверхности КЬ-антиген, это КЬ-положительные (КЬ+),

Таблица II

Группы крови человека

Группа крови	Группы крови			
	О	А	В	АВ
Частота в популяции	46%	42%	9%	3%
Агглютиногены	-	А	В	А+В
Агглютинины	а + б	б	а	-

у других он отсутствует, их называют резус-отрицательными (КБ-). Если человеку КБ- перельют кровь от КБ- донора, то у первого в течение двух-четырех месяцев будут продуцироваться КБ-антитела, и если ему перелить еще раз КБ+ кровь, то произойдет агглютинация КБ- эритроцитов. К. Ландштейнер обнаружил связь между КБ-фактором и желтухой новорожденных. Если КБ- женщина беременна от КБ- мужчины, плод может оказаться КБ-К. Тогда при первой беременности в организме матери вырабатываются КБ-антитела. При последующей беременности, если эта женщина вынашивает КБ+ плод, ее КБ-антитела проникают через плаценту в кровь плода и вызывают у него агглютинацию эритроцитов, что приводит к желтухе новорожденного.

Лейкоциты (греч. лейко - белый) представляют собой ядросодержащие клетки, обладающие амебоидной подвижностью. В отличие от эритроцитов, которые выполняют присущие им функции в просвете кровеносных сосудов, лейкоциты осуществляют свои функции в тканях, куда они мигрируют посредством диапедеза (от греч. <Иа - сквозь, рейездв - прыжок) через межклеточные щели сосудистой стенки. В 1 мкл крови здорового человека содержится 4000-8000 лейкоцитов. Если сложить все лейкоциты человека в один ряд, он вытянется на расстояние около 525 км.

К *зернистым лейкоцитам* (*гранулоцитам*) относятся *нейтрофильные*, или *полиморфноядерные*, которые составляют от 93 до 96% всех гранулоцитов (в среднем 4150 в 1 мкл крови). Время их циркуляции в крови не превышает 8-12 ч, затем посредством диапедеза они мигрируют в соединительную ткань. Зрелый нейтрофильный гранулоцит представляет собой сферическую клетку диаметром 10-12 мкм с дольчатым трехлопастным ядром. В ядрах нейтрофильных гранулоцитов женщин (не менее 7 из 500 нейтрофилов) имеются тельца полового хроматина (тельца Барра) диаметром до 1,5-2,0 мкм. Тельце Барра - одна из двух X-хромосом клеток особой женского пола, которая в интерфазе остается в конденсированном состоянии. Цитоплазма гранулоцита богата гранулами двух типов: нейтрофильными и азурофильными, которые участвуют в фагоцитозе и инактивации фагоцитированного материала. Фагоцитируя продукты распада и микроорганизмы, нейтрофильные гранулоциты погибают, а освобождающиеся при

этом лизосомальные ферменты разрушают окружающие ткани, способствуя формированию гноя. В состав гноя обычно входят разрушенные нейтрофильные гранулоциты и продукты распада ткани. Количество нейтрофильных гранулоцитов резко возрастает при острых воспалительных и инфекционных заболеваниях.

Эозинофильные (ацидофильные) гранулоциты диаметром 10-15 мкм составляют 0,5-5,0% циркулирующих лейкоцитов. В 1 мкл крови их число колеблется в пределах от 120 до 350. Они циркулируют в крови не более восьми дней, после чего покидают кровеносное русло через мелкие венулы и проникают в рыхлую соединительную ткань. Особенно много их в слизистой оболочке кишечника и дыхательных путей. Их двухлопастное ядро напоминает по форме гантелю. В цитоплазме имеется множество крупных красных или оранжевых светопреломляющих несколько удлинённых гранул. Эозинофильные гранулоциты осуществляют фагоцитоз, однако менее активно, чем нейтрофильные. Эозинофильные гранулоциты участвуют в иммунных реакциях. Количество эозинофильных гранулоцитов в циркулирующей крови увеличивается (эозинофилия) при паразитарных заболеваниях, аллергических и аутоиммунных процессах.

Количество *базофильных гранулоцитов* в циркулирующей крови невелико - около 0,5% всех лейкоцитов (40-50 клеток в 1 мкл крови), а время их циркуляции не превышает 12-15 ч. Диаметр клетки 10-12 мкм, в световом микроскопе в клетке видно множество крупных темно-синих округлых или овальных гранул, содержащих биологически активные вещества, гистамин и гепарин. Количество их столь велико, что они маскируют крупное ядро. Базофилы также осуществляют фагоцитоз и участвуют в аллергических реакциях.

Лимфоциты, которые являются структурными элементами иммунной системы, составляют 25-40% всех лейкоцитов (1000-4000 в 1 мкл), они преобладают в лимфе. Все лимфоциты имеют сферическую форму, но отличаются друг от друга своими размерами. Диаметр большей части лимфоцитов около 8 мкм (малые лимфоциты). Лимфоциты подразделяются на две категории: тимус-зависимые (Т-лимфоциты) осуществляют в основном клеточный иммунитет, и бурсо-зависимые (В-лимфоциты) - гуморальный иммунитет. Морфологически они отличаются друг от друга (даже по своей ультраструктуре).

Моноциты, составляют от 3 до 11% циркулирующих лейкоцитов крови (200-600 в 1 шел). Время их пребывания в кровеносной системе 2-3 дня, после чего они мигрируют в ткани, где превращаются в макрофаги и выполняют, свою главную функцию - защиту организма. Моноцит - клетка овальной формы диаметром около 15 мкм с крупным почкообразным, * богатым хроматином ядром и большим количеством цитоплазмы, в которой имеется множество лизосом.

Тромбоциты, или кровяные пластинки- уплощенные оваль- ? ные двояковыпуклые безъядерные фрагменты крупных клеток мегакриоцитов диаметром 2-4 и толщиной 0,5-0,75 мкм. Количество их достигает 250-350 тыс. в 1 мкл крови. Если расположить все тромбоциты человека рядом, то получится расстояние около 2500 км, равное расстоянию от Москвы до Парижа. Время их циркуляции в крови не превышает семи дней, после чего они попадают в селезенку и легкие, где разруша- 1 ются. Тромбоциты участвуют в свертывании крови, остановке кровотечений, восстановительных процессах и в защите организма благодаря способности фагоцитировать вирусы, иммунные комплексы и неорганические частички.

Остановка кровотечения. У здорового человека кровотечение при ранении мелких сосудов прекращается в течение 1-3 мин. Это *первичный гемостаз* (греч. паипа - кровь, зЪазг - неподвижность), связанный с сужением сосудов и склеиванием тромбоцитов, которые прилипают к краям раны. При повреждении стенки кровеносного сосуда тромбоциты прилипают к ним и реагируют, в результате чего из тромбоцитов высвобождаются биологически активные вещества, которые вызывают сужение сосудов. При более значительных повреждениях благодаря сложному процессу *вторичного гемостаза* происходит остановка кровотечения. Под действием ферментативной активности крови, которая получила название «тромбокиназа», белок плазмы протромбин, образующийся в печени, превращается в тромбин, который вызывает переход растворимого плазменного белка фибриногена, также образующегося в печени, в нерастворимый фибрин. Последний и формирует основную часть тромба.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань (РВСТ) располагается преимущественно по ходу кровеносных и лимфатических сосудов, нервов, покрывает мышцы, образует стро- му (греч. *вЪота* - подстилка) - каркас органов, собственную

I

пластинку слизистой оболочки, наружную оболочку внутренних органов. РВСТ состоит из многочисленных собственных и пришлых клеток: это фибробласты, фиброциты, ретикулярные, перициты, макрофагоциты, тканевые базофилы, плазмоциты, жировые клетки, пигментные, лимфоциты, гранулярные лейкоциты, которые располагаются в межклеточном веществе, представленном коллагеновыми, эластическими, ретикулярными волокнами, погруженными в основное (аморфное) вещество (рис. 53).

Фибробласты (греч. йѢга - волокно, ЫааѢоз - зародыш) - основные специализированные фиксированные клетки соединительной ткани, богатые рибосомами, элементами гранулярного ЭР и КГ (рис. 54). Фибробласты синтезируют и секретируют основные компоненты межклеточного вещества, поли-



Рис. 53. Строение рыхлой волокнистой соединительной ткани:

- 1 - макрофагоцит, 2 - аморфное межклеточное (основное) вещество, 3 - плазмоцит (плазматическая клетка), 4 - липоцит (жировая клетка), 5 - кровеносный сосуд, 6 - миоцит, 7 - пероцит, 8 - эндотелиоцит, 9 - фибробласт, 10 - эластическое волокно, 11 - тканевый базофил, 12 - коллагеновое волокно



Рис. 54. Ультрамикроскопическая схема строения фибробласта и образования межклеточного вещества (по Р. Крстичу, с изменениями):

- 1 - фибробласт, 2 - полипептидные цепочки,
- 3 - молекулы тропоколлагена, 4 - гликозаминогликаны,
- 5 - полимеризация молекул тропоколлагена, 6 - протофибрилла,
- 7 - пучок протофибрилл (коллагеновая фибрилла),
- 8 - молекула эластика, 9 - эластическая фибрилла

сахариды, предшественники коллагена и эластина. Фибробласты по мере старения превращаются в *фиброциты*, которые весьма слабо синтезируют компоненты межклеточного вещества РВСТ. Фиброциты - многоотростчатые клетки веретенообразной формы, бедные органеллами, образуют трехмерную сеть, в пространствах которой располагаются различные клетки. *Коллагеновые волокна* образованы белком коллагеном. Три полипептидные цепи, скручиваясь, образуют молекулу тропоколлагена. Молекулы тропоколлагена, объединяясь между собой, формируют коллагеновые волокна толщиной в несколько (1-20) мкм. И, наконец, множество волокон, связываясь между собой, формируют коллагеновые пучки толщиной до 150 мкм. Коллаген имеет спиральное строение, что обеспечивает создание весьма прочных малорастяжимых структур.

Эластические волокна толщиной от 1 до 10 мкм образованы в основном белком эластином, который также синтезируется фибробластами. В отличие от коллагеновых, эластические

волокна способны растягиваться в 1,5 раза, после чего возвращаются в исходное состояние. Эластические волокна анастомозируют и переплетаются между собой, образуя сети, окончатые пластины и мембраны.

Тонкие (от 100 нм до 1,5 мкм), разветвленные, малорастяжимые *ретикулярные волокна*, переплетаясь между собой, образуют мелкопетлистую сеть, в ячейках которой расположены клетки. Ретикулярные волокна образуют каркасы органов кровотока и иммунной системы, печени, поджелудочной железы и других паренхиматозных органов, окружают капилляры, кровеносные и лимфатические сосуды, а также связаны с ретикулярными клетками.

Макрофаг (макрофагоцит). В 1882 г. И. И. Мечников впервые описал фагоцитоз. Вонзая в прозрачное тело личинки морской звезды шип розы, он наблюдал, что через несколько часов шип был окутан слоем «подвижных клеток... Если заноза была предварительно обмазана порошком кармина или краски индиго, то надвинувшиеся клетки оказывались наполненными этими красками... Клетки эти очень прожорливы и вбирают в себя все, что только могут захватить». И. И. Мечников назвал эти клетки макрофагами и указал на их связь с моноцитами крови. В 70-х гг. XX в. сформировалось представление о *системе мононуклеарных фагоцитов (СМФ)*, включающей в себя группу клеток, объединенных общностью происхождения (из моноцитов крови), строения и функции (активный фагоцитоз и пиноцитоз).

Особенностью структуры макрофагов является большое количество лизосом в их цитоплазме. Основные функции макрофагов - это участие в естественном, специфическом, противоопухолевом иммунитете и секреции различных биологически активных веществ.

Плазмоциты, или плазматические клетки, происходящие из В-лимфоцитов, - белоксинтезирующие клетки, богатые элементами ЭР, располагающиеся вблизи мелких кровеносных сосудов в органах иммунной системы, в слизистой оболочке пищеварительной и дыхательной систем. Они вырабатывают антитела (иммуноглобулины), чем определяется их важнейшая роль в защите организма.

Тучные клетки, или тканевые базофилы, очень богаты крупными (до 2 мкм) мембранными гранулами, содержащи-

ми биологически активные вещества, гнетамин и гепарин, влияющие на кровеносные сосуды.

Ретикулярные клетки - удлиненные многоотростчатые (клетки, которые, соединяясь своими отростками, формируют сеть. При неблагоприятных условиях (инфекция, внедрение инородных частиц и т. д.) ретикулярные клетки округляются, отделяются от ретикулярных волокон и становятся способными к фагоцитозу. Ретикулярные клетки и волокна образуют строму органов иммунной системы и кроветворения.

Жировые клетки, или адипоциты. Различают два типа жировой ткани: белую и бурую, которые сформированы соответственно белыми или бурыми жировыми клетками. Зрелый *однокапельный адипоцит белой жировой ткани* - крупная (50-120 мкм в диаметре) шаровидная клетка, почти полностью занятая каплей жира. Однокапельный адипоцит осуществляет синтез и внутриклеточное накопление липидов в качестве резервного материала. *Многокапельный адипоцит бурой жировой ткани* содержит множество капель жира и большое количество митохондрий.

Перициты окружают кровеносные капилляры, располагаясь снаружи от эндотелия. Перициты - это отростчатые клетки, соприкасающиеся отростками с каждым эндотелиоцитом. Они передают последним нервное возбуждение, что способствует накоплению или потере клеткой жидкости. Это приводит к расширению или сужению просвета капилляра.

Пигментные клетки, содержащие пигмент меланин, залегают в эпидермисе, особенно наружных половых органов и околососкового поля, в радужке и собственно сосудистой оболочке глазного яблока, в мягкой мозговой оболочке. На 1 мм² поверхности кожи приходится 1200-1500 пигментных клеток. У представителей черной и желтой рас количество их значительно больше. Цвет глаз зависит от генетически детерминированного количества пигментных клеток в радужке глаза.

В рыхлой волокнистой соединительной ткани находятся также *моноциты, лимфоциты, зернистые лейкоциты, лимфоциты.*

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется сильным развитием волокнистых структур межклеточного вещества, имеющих в основном веществе упорядоченное направление (оформленная ткань) либо переплетающихся в

разных направлениях (неоформленная ткань). Плотная соединительная ткань выполняет в основном опорную функцию.

Плотная оформленная волокнистая соединительная ткань формирует сухожилия, связки, фасции, пластины, эластический конус гортани и ее голосовые связки, желтые связки, выйную связку копытных, входит в состав стенок артерий эластического типа. Главными элементами ее являются тесно прилежащие друг к другу пучки коллагеновых или эластических волокон, между которыми залегают многочисленные фиброциты.

Ткани со специальными свойствами расположены лишь в определенных органах и участках тела и характеризуются особыми чертами строения и своеобразной функцией (жировая, ретикулярная, пигментная).

Жировая ткань выполняет трофическую, депонирующую, формообразующую и терморегулирующую функции. Жировая ткань подразделяется на два типа: *белую*, образованную однокапельными жировыми клетками, и *бурую*, образованную многокапельными. У человека преобладает белая жировая ткань. Большая часть ее является резервной, это подкожная жировая клетчатка, сальники и др. Количество бурой жировой ткани у человека невелико, она имеется главным образом у новорожденного ребенка и расположена в области шеи, в подмышечной ямке, под кожей спины и боковых поверхностей туловища. Бурый цвет обусловлен множеством кровеносных капилляров и митохондрий в клетках. Главная функция ее - теплопродукция. Бурая жировая ткань поддерживает температуру тела животных во время спячки и температуру новорожденных детей.

К соединительным тканям относятся также хрящевая и костная ткани. *Хрящевая ткань*, содержащая 70-80% воды, 10-15% органических и 4-7% неорганических веществ, состоит из хрящевых клеток хондробластов и хондроцитов и основного (хрящевого межклеточного) вещества, находящегося в состоянии геля, в котором имеются соединительнотканые волокна, в основном коллагеновые. Хондроциты располагаются в полостях - лакунах, окруженные межклеточным веществом. Различают три типа хрящевой ткани:

1. *Гиалиновый хрящ*, из которого построены суставные, реберные, эпифизарные хрящи и ряд хрящей гортани; гладкий, блестящий, голубовато-белого цвета (рис. 55).

2. *Эластический хрящ* содержит в хрящевом основном веществе многочисленные сложно переплетающиеся эластические волокна. Он менее прозрачен, желтоватого цвета, отличается упругостью. Из эластического хряща построены клиновидные и рожковидные хрящи гортани, голосовые отростки черпаловидных хрящей, надгортанник, хрящ ушной раковины, хрящевая часть слуховой трубы и наружного слухового прохода. В отличие от гиалинового эластический хрящ не окостеневаает с возрастом.

3. *Волокнистый хрящ*, в основном хрящевом веществе которого содержится большое количество коллагеновых волокон, придающих хрящу повышенную прочность. Из волокнистого хряща построены фиброзные кольца межпозвоночных дисков, суставные диски и мениски, этим хрящом покрыты суставные поверхности в височно-нижнечелюстном и грудино-ключичном суставах.

Костная ткань, отличающаяся особыми механическими свойствами, состоит из костных клеток, замурованных в костное основное вещество, содержащее коллагеновые волокна и пропитанное неорганическими соединениями. Содержание воды в кости достигает 50%. В сухом остатке костной ткани содержится около 33% органических веществ и 67% неорганических соединений, в основном это кристаллы гидроксиапатита.

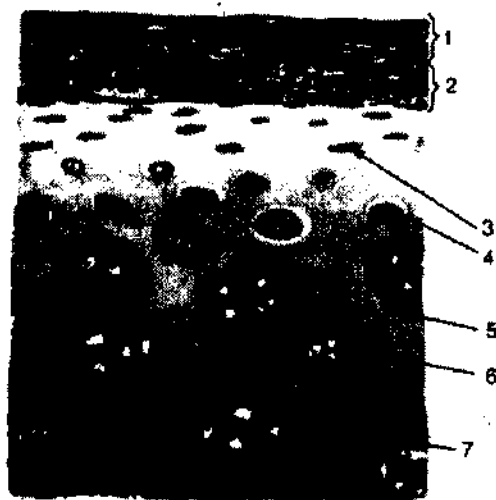


Рис. 55. Строение гиалинового хряща, покрытого надхрящницей (по А. Хэму и Д. Кормаку):
 1 – волокнистый слой надхрящницы, 2 – клеточный слой надхрящницы, 3 – молодые хондроциты, 4 – хондроцит в лакуне, 5 – межклеточное вещество (хрящевой матрикс), 6 – интерстициальный рост, 7 – изогенные группы хондроцитов

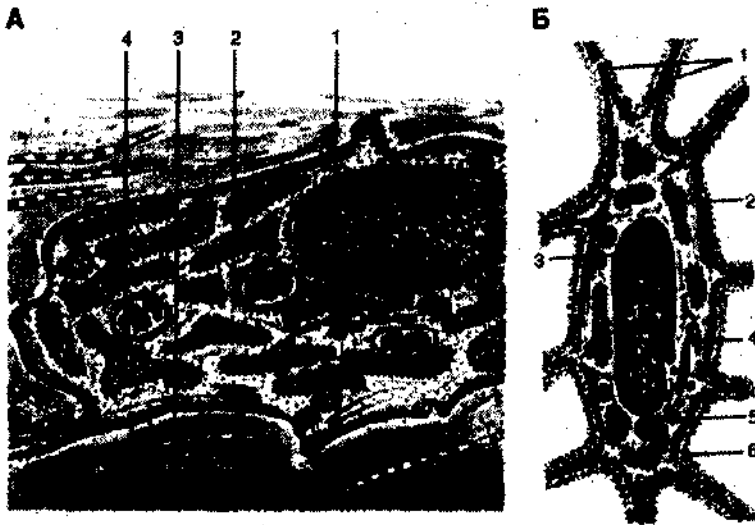


Рис. 56. Костные клетки (по В. Г. Елисееву и др.):

А – строение остеобласта: 1 – ядро, 2 – цитоплазма, 3 – остеоид, 4 – развитая гранулярная эндоплазматическая сеть; Б – строение остеоцита: 1 – отростки остеоцитов, 2 – эндоплазматическая сеть, 3 – ядро, 4 – внутриклеточный сетчатый аппарат, 5 – митохондрия, 6 – остеоидное (необызвествленное) вещество кости по краям лакуны, в которой расположен остеоцит

Подобно хрящу, кость состоит из клеток и межклеточного матрикса. Различают костные клетки двух типов: остеобласты и остеоциты (рис. 56). *Остеобласты* – это многоугольные кубические отростчатые молодые клетки, богатые элементами зернистой эндоплазматической сети, рибосомами, хорошо развитым комплексом Гольджи. Их многочисленные отростки контактируют между собой и с отростками остеоцитов. Остеобласты синтезируют органические компоненты межклеточного вещества (матрикс) и выделяют их из клетки через всю поверхность в различных направлениях, что и приводит к образованию пещер (лакун), в которых они залегают, превращаясь в остеоциты. Органический матрикс кости импрегнируется кристаллами гидроксиапатита $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ и аморфным фосфатом кальция $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, которые поступают в костную ткань из крови через тканевую жидкость. Кристаллы гидроксиапатита окутывают коллагеновые фибриллы и аморфное вещество, а также расположены внутри фибрилл.

Остеоциты - зрелые, многоотростчатые веретенообразные клетки с крупным округлым ядром и малым количеством оргanelл. Остеоциты располагаются между костными пластинками в лакунах, однако тела клеток не соприкасаются непосредственно с кальцинированным матриксом, будучи окаймленными тонким слоем (1-2 мкм) неминерализованной ткани. Очень длинные (до 50 мкм) отростки остеоцитов проходят в канальцах, причем они отделены от кальцифицированного матрикса пространством шириной около 0,1 мкм, в котором циркулирует тканевая жидкость, осуществляющая питание клеток. Расстояние между каждым остеоцитом и ближайшим капилляром не превышает 0,1-0,2 мм.

В костной ткани имеется еще одна категория клеток - *остеокласты*, которые не являются костными, а имеют моноцитарное происхождение и относятся к системе макрофагов. Остеокласты - это крупные многоядерные (5-100 ядер) клетки размерами до 190 мкм, которые разрушают кость и хрящ.

Различают два типа костной ткани - *ретикулофиброзную (грубоволокнистую)* и пластинчатую. Первая имеется у зародыша человека; у взрослого она располагается в зонах прикрепления сухожилий к костям, в швах черепа после их застывания.

Пластинчатая кость наиболее распространена в организме. Она образована костными пластинками толщиной от 4 до 15 мкм, которые состоят из остеоцитов и тонковолокнистого костного основного вещества. Волокна, образующие пластинки, лежат параллельно друг другу и ориентированы в определенном направлении. При этом волокна соседних пластинок разнонаправлены и перекрещиваются почти под прямым углом, что обеспечивает большую прочность кости. В зависимости от расположения костных пластинок различают плотное (компактное) и губчатое костное вещество (трабекулярная кость) (рис. 57). В компактном веществе костные пластинки располагаются в определенном порядке, образуя сложные системы - *остеоны*. *бстеон - структурная единица кости*. Он состоит из 5-20 цилиндрических пластинок, вставленных одна в другую. В центре каждого остеона расположен центральный канал (Гаверсов), в котором проходят кровеносные сосуды. Диаметр остеона 0,3-0,4 мм (рис. 58). Каналы остеонов сообщаются между собой с помощью коротких поперечных каналов. Между остеонами залегают интерстициальные (вставочные, промежуточ-

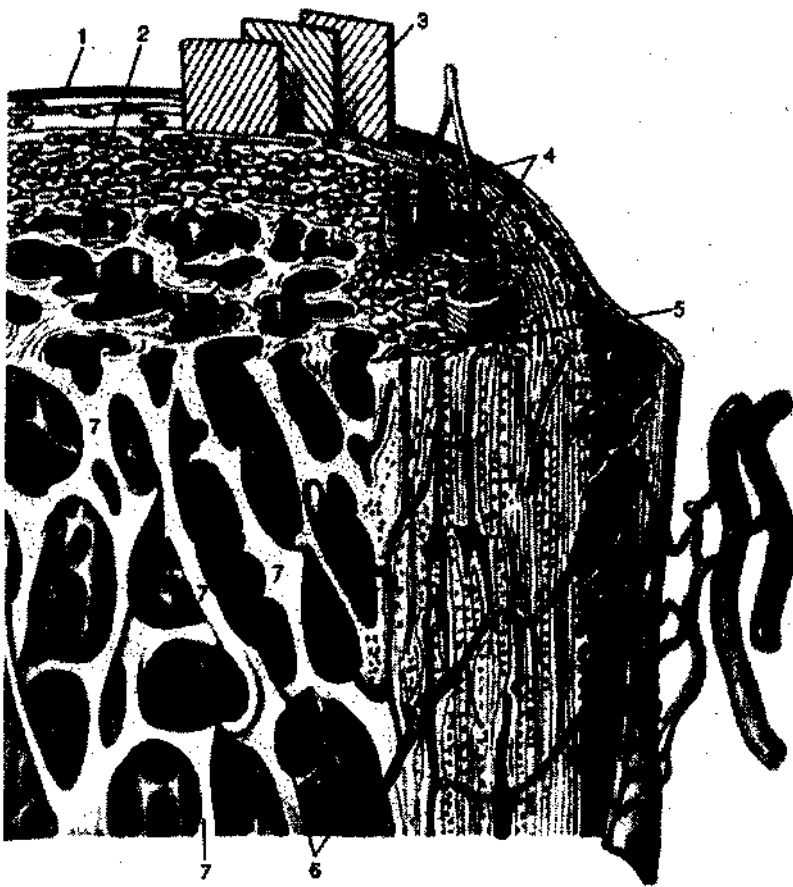


Рис. 57. Схема строения трубчатой кости (по В. Баргману):

- 1 – волокнистый слой, 2 – камбиальный слой,
- 3 – слой внутренних общих пластинок, 4 – остеоц,
- 5 – система вставочных пластинок, 6 – слой внутренних общих пластинок,
- 7 – костная трабекула губчатой кости

ные) пластинки, кнаружи от них находятся наружные окружающие (генеральные) пластинки, кнутри – внутренние окружающие (генеральные) пластинки.

Губчатое костное вещество представлено костными пластинками и перекладинами (трабекулами), перекрепляющимися между собой и образующими множество ячеек. Направленные перекладины совпадают с кривыми сжатия и растяжения,

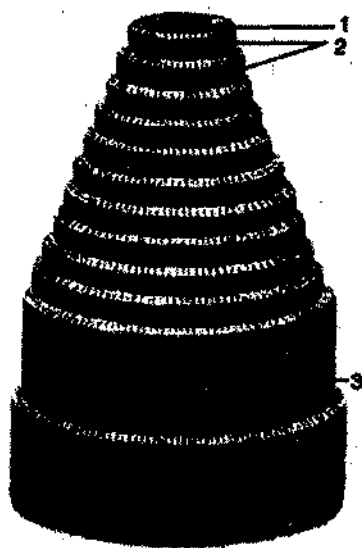


Рис. 58. Строение остеона в разрезе:

- 1 – центральный канал (канал остеона),
- 2 – пластинки остеона,
- 3 – костная клетка (остеоцит)

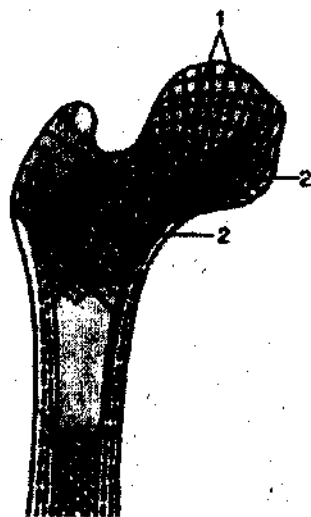


Рис. 59. Расположение костных перекладин в губчатом веществе кости. Распил верхнего конца бедренной кости во фронтальной плоскости:

- 1 – линии сжатия (давления),
- 2 – линии растяжения

формирующими конструкции в виде сводчатых арок (рис. 59). Такое расположение костных трабекул под углом друг к другу обеспечивает равномерную передачу давления или тяги мышцы на кость. Внутри костей в костно-мозговых полостях и ячейках губчатого вещества находится костный мозг.

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Мышечные ткани осуществляют функцию движения, способны сокращаться. Существуют две разновидности мышечной ткани: исчерченная (скелетная и сердечная) – поперечнополосатая и неисчерченная (гладкая).

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань образована цилиндрическими волокнами длиной от

1 до 40 мм и толщиной до 0,4 мкм (рис. 60). Под плазматической мембраной (сарколеммой) располагается множество эллипсоидных ядер. Примерно две трети объема волокна занимают < цилиндрические миофибриллы, между которыми залегают многочисленные митохондрии. Волокна отличаются поперечной исчерченностью (рис. 61): темные полосы (диск А) чередуются со светлыми (диск I). Диск А разделен светлой зоной (полоса Н), диск I - темной линией 2 (телофрагма). Миофибриллы содержат сократительные элементы - миофиламенты, среди которых различают толстые (*миозиновые*), занимающие диск А, и тонкие (*актиновые*), лежащие в диске I и прикрепляющиеся к телофрагмам, причем концы их проникают в диск А между толстыми филаментами. Участок миофибриллы, расположенный между двумя телофрагмами, представляет собой *саркомер* - сократительную единицу. На границе между дисками А и I мембрана волокна впячивается, образуя Т-трубочки, которые разветвляются внутри волокна. В поперечнополосатых мышечных волокнах хорошо развита незернистая цитоплазматическая сеть, которая окружает саркомеры.

Скелетные мышцы иннервируются спинномозговыми и черепными нервами. Каждое мышечное волокно иннервируется аксоном или его ветвью. Двигательный аксон несет импульс к сокращению мышцы, при этом он контактирует с сарколеммой, образуя синапсоподобное нервно-мышечное окончание. Нервный импульс передается по Т-трубочкам, а с них на конечные цистерны саркоплазматической сети, вызывая

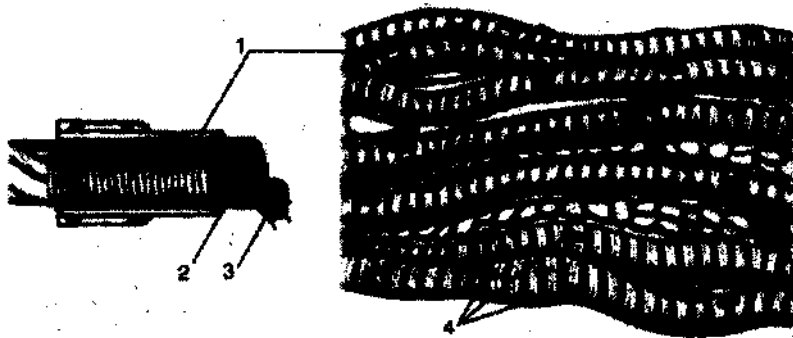


Рис. 60. Исчерченная (поперечнополосатая, скелетная) мышечная ткань:

1 - мышечное волокно, 2 - сарколемма, 3 - миофибриллы, 4 - ядра

изменение проницаемости последних, что ведет к выходу ионов кальция в цитоплазму. Это приводит к взаимодействию актина с миозином и мышечному сокращению. Согласно теории Х. Хэдли и Т. Хэнсона, мышечное сокращение — это результат скольжения тонких (актиновых) филаментов относи-

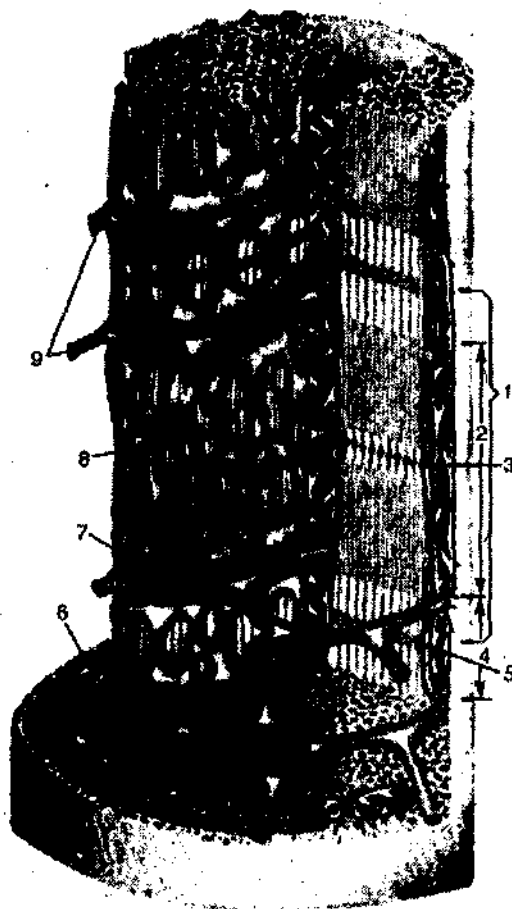


Рис. 61. Объемная схема строения двух миофибрилл поперечнополосатого мышечного волокна (по В. Г. Елисееву и др., с изменениями):

1 — саркомер, 2 — полоса А (диск А), 3 — линия М (мезофрагма) в середине диска А, 4 — полоса I (диск I), 5 — Z-линия (телофрагма) в середине диска I, 6 — митохондрия, 7 — конечная цистерна, 8 — саркоплазматический ретикулум, 9 — поперечные трубочки

тельно толстых (миозиновых), благодаря чему длина филаментов диска А изменяется, в то время как диск I уменьшается в размерах и исчезает.

В осуществлении мышечного сокращения принимают участие несколько белков: актин, миозин, тропомиозин и тропонин (рис. 62).

Активные филаменты (F-актин) образованы двумя скрученными полимерными волокнами, каждое из которых состоит из мономеров глобулярного белка G-актина. Вокруг F-актина обвивается молекула тропомиозина, залегающая в его спиральных желобках. Вдоль F-актина расположены молекулы тропонина, прикрепляющиеся и к тропомиозину. Тропонин состоит из субъединиц Т (связывающей тропомиозин), И (связывающей актин) и ингибирующей связывание актина с миозином) и соединенной с ними С (связывающей Ca^{2+}).

Толстые филаменты состоят из молекул миозина, представляющих собой нити, имеющие две шаровидные головки. В молекуле миозина имеется два «шарнира», первый – между гидрофобным «стволом» и гидрофильной «шейкой», другой – между «шейкой» и «головками». Миозиновые молекулы, соединяясь своими гидрофобными «стволами», образуют стержень толстого миофиламента, из которого выступают «шейки» и «головки», формирующие шесть спиральных рядов. На головке миозина имеется специальный участок, связывающий АТФ. Два стержня соединены между собой стволами, образуя участок, лишенный «шеек» и «головок». Каждый миозиновый филамент окружен шестью активными.



Рис. 62. Схема строения саркомера

В основе мышечного сокращения лежит взаимодействие между актином и миозином. Источником движущей силы; мышечного сокращения является освобождение энергии в результате гидролиза АТФ, катализируемого миозином, который является актин-зависимой АТФ-азой. Этим свойством, обладают миозиновые головки только при условии их активации Ca^{2+} . Напомним, что благодаря наличию в молекуле миозина двух «шарнирных» устройств головки могут сгибаться, прикрепляясь к актину и подтягивая актиновые филаменты на 10 им. Это возможно благодаря тому, что белок а-актинин, расположенный в области линии Z, закрепляет концы тонких (актиновых) миофиламентов.

Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань, которая по своему строению и функции отличается от скелетных мышц, состоит из кардиомиоцитов образующих соединяющиеся друг с другом комплексы. По своему строению сердечная мышечная ткань похожа на скелетную (поперечнополосатая исчерченность), однако сокращения сердечной мышцы не подконтрольны сознанию человека, она иннервируется вегетативной нервной системой.

Кардиомиоциты - клетки неправильной цилиндрической формы длиной 100-150 мкм и диаметром 10-20 мкм (рис. 63). В световом микроскопе видны многочисленные анастомозы, ветвления пучков кардиомиоцитов, формирующих сети. Это связано с тем, что отдельные клетки соединяются между собой нерегулярно.

Каждый кардиомиоцит имеет 1-2 овальных удлинённых ядра, лежащих в центре и окруженных миофибриллами, расположенными по периферии строго прямолинейно. На обоих полюсах ядра видны удлинённые зоны цитоплазмы, лишённой миофибрилл. Весьма характерны контакты двух соседних кардиомиоцитов, имеющих вид извилистых тёмных полосок, вставочных дисков, которые активно участвуют в передаче возбуждения от клетки к клетке. С помощью дисков кардиомиоциты соединяются друг с другом. Клетки богаты митохондриями. Саркоlemma кардиомиоцитов толщиной около 9 нм имеет множество микропиноцитозных инвагинаций, пузырьков.

Строение миофибрилл аналогично таковому скелетных мышц. Однако в отличие от последних между миофибриллами кардиомиоцитов нет столь чётких границ. По периферии

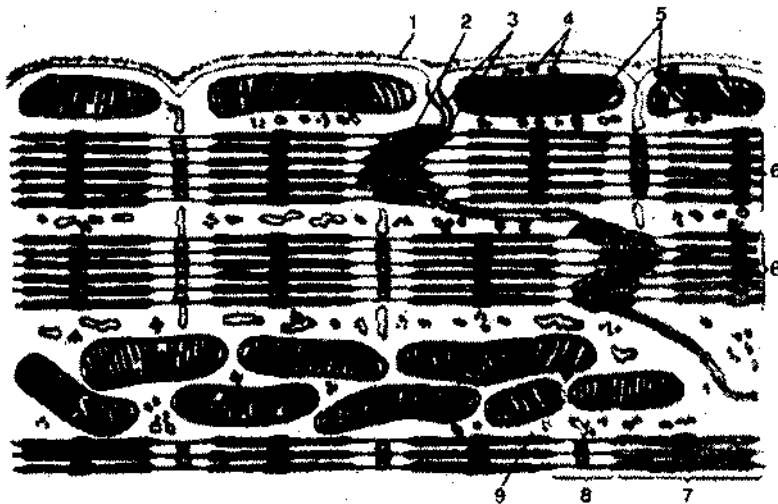


Рис. 63. Схема строения кардиомиоцита (по Ф. Шестранду):

- 1 – базальная оболочка мышечного волокна, 2 – вставочный диск, 3 – окончание миофибрилл на цитолемме, 4 – эндоплазматическая сеть, 5 – митохондрии, 6 – миофибриллы, 7 – диск А (анизотропный диск), 8 – диск I (изотропный диск), 9 – саркоплазма

клетки и между митохондриями находится множество частичек гликогена и элементов гладкого эндоплазматического ретикулума. В кардиомиоцитах имеется очень большое количество крупных митохондрий с хорошо развитыми кристами, которые располагаются группами между миофибриллами. На уровне Z-линий плазмалемма кардиомиоцитов также формирует Т-трубочки, вблизи которых сосредоточены скопления цистерн гладкого эндоплазматического ретикулума. Однако триады выражены менее четко, чем в скелетных мышцах.

Кардиомиоциты соединены между собой *вставочными дисками*, которые на продольном разрезе имеют вид ступенек. Поперечные перекладины этих ступенек имеют отростки различной длины, между которыми находятся инвагинации. В этих участках кардиомиоциты соединяются между собой наподобие зубчатых швов черепа, а плазмалеммы соседних клеток соединены между собой с помощью десмосом, лентовидных поясков или пятен сцепления, к которым с обеих сторон прикрепляются актиновые филаменты. Поперечные участки расположены на месте Z-линий. На участках вставочного диска, лежащих парал-

лельно продольной оси кардиомиоцита (вертикальные линии ступенек), находятся лентовидные десмосомы (пояски сцепления, к ним, возможно, прикрепляются актиновые филаменты) и щелевидные контакты, не связанные с миофиламентами. Через нексусы (щелевидные контакты) осуществляются передача нервного возбуждения и обмен ионами между клетками

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Г п п „^{НЕР}Т Я Т К а н ь о б р а з у е т «^тральную нервную систему (головной и спинной мозг) и периферическую (нервы с их концевыми приборами, нервные узлы). Нервная ткань состоит из нейронов и нейроглии. *Нейрон* с отходящими от него отростками является структурно-функциональной единицей нервной системы. Основная функция нейрона - это получение, переработка, проведение и передача информации, закодированной в виде электрических или химических сигналов. В связи с необходимостью проведения информации (иногда на дальние расстояния) каждый нейрон имеет отростки. Один или несколько отростков, по которым нервный импульс приносится к телу нейрона, называется *дендритом*, единственный отросток, по которому нервный импульс направляется от клетки, - это *аксон*. *Нервная клетка динамически поляризована, т. е. способна пропускать импульс только в одном направлении, от дендрита к телу клетки, где информация обрабатывается, и далее к аксону.*

Как правило, нейроны - одноядерные клетки; сферическое ядро диаметром около 18 мкм в большинстве нейронов расположено центрально (рис. 64). Основными особенностями строения нейронов является наличие многочисленных нитей (нейрофибрилл) и скоплений вещества Ниссля, богатого РНК которое представляет собой группы параллельных цистерн зернистой цитоплазматической сети и полирибосомы, располагающиеся по всей цитоплазме клетки и в дендритах (отсутствуют в аксоне). Нейрофибриллы формируют в клетке густую трехмерную сеть, они пронизывают и отростки.

Нейроны воспринимают, проводят и передают информацию, закодированную в виде электрических и химических сигналов. Заряженные молекулы или атомы называются

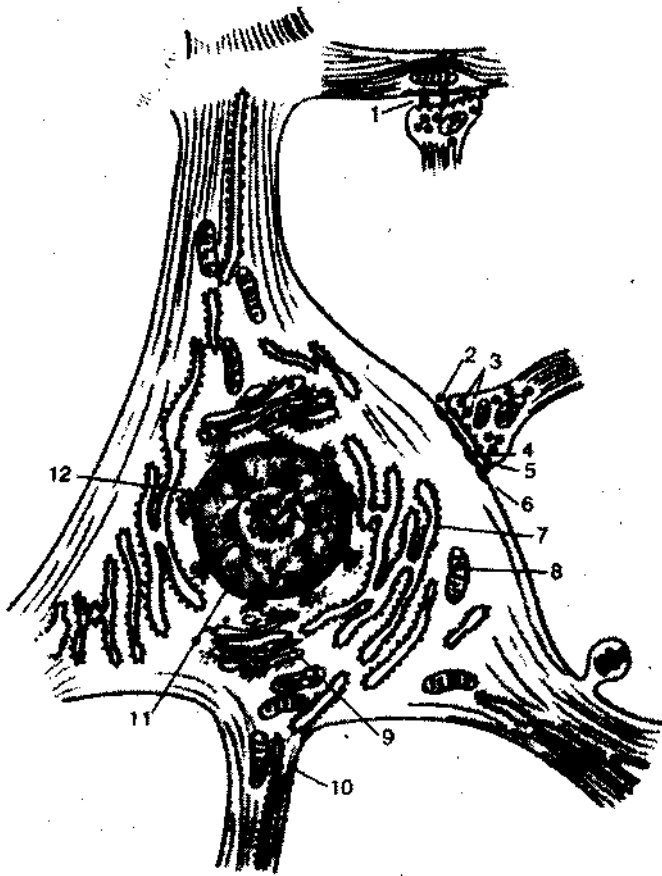


Рис. 64. Схема ультрамикроскопического строения нервной клетки:

- 1 - аксонодендритический синапс, 2 - аксоносоматический синапс, 3 - пресинаптические пузырьки, 4 - пресинаптическая мембрана, 5 - синаптическая щель, 6 - постсинаптическая мембрана, 7 - эндоплазматическая сеть, 8 - митохондрия, 9 - комплекс Гольджи, 10 - нейрофибриллы, 11 - ядро, 12 - ядрышко

ионами. Натрий, калий, кальций и магний - положительные ионы; хлор, фосфат, остатки некоторых кислот (например, угольной), крупные ионы белков - отрицательные. Во внеклеточной жидкости положительные и отрицательные ионы находятся в равных соотношениях. Внутри клеток преобладают отрицательно заряженные ионы, чем обусловлен общий

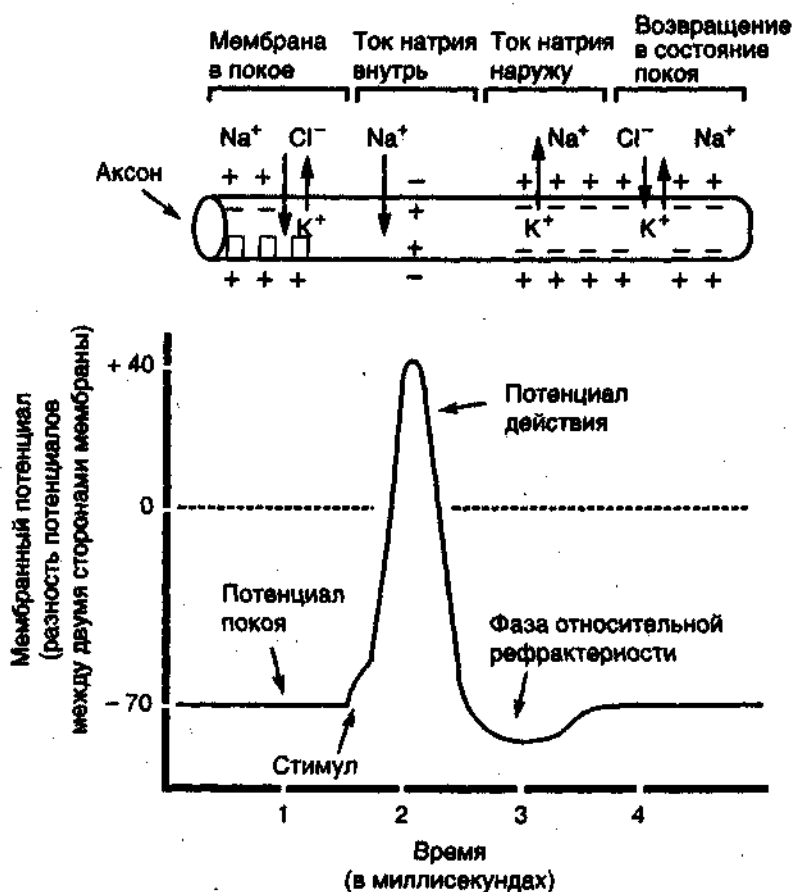


Рис. 65. Потенциал действия (по Ж. Годфруа):

Развитие потенциала действия, сопровождающееся изменением электрического напряжения (от -70 до +40 мВ), обусловлено восстановлением равновесия между положительными и отрицательными ионами по обе стороны мембраны, проницаемость которой на короткое время увеличивается.

отрицательный заряд клетки. Калий – внутриклеточный ион, его концентрация в нервных и мышечных клетках в 20–100 раз выше, чем вне клетки, натрий – внеклеточный ион, внутриклеточная его концентрация в клетке в 5–15 раз ниже внеклеточной. И наоборот, внутриклеточная концентрация Cl⁻ в 20–100 раз ниже внеклеточной.

По обе стороны мембраны нервных и мышечных клеток, между внеклеточной и внутриклеточной жидкостями существует мембранный потенциал - разность потенциалов, его величина - 80 мВ. Это связано с избирательной проницаемостью плазматической мембраны для различных ионов. K^+ легко диффундирует через мембрану. В связи с его высоким содержанием в клетке он выходит из нее, вынося положительный заряд. Возникает мембранный потенциал. Мембранный потенциал клетки, находящейся в состоянии покоя, называется *потенциалом покоя* (рис. 65).

Когда нервная или мышечная клетка активизируется, в ней возникает потенциал действия - быстрый сдвиг мембранного потенциала в положительную сторону. При этом в определенном участке мембраны в ответ на раздражение клетка начинает терять свой отрицательный заряд и Na^+ устремляется в клетку, в результате чего на 1/1000 с на этом участке возникает деполяризация, внутри клетки возникает положительный заряд - *потенциал действия*, или нервный импульс. Таким образом, *потенциал действия - это проникновение потока ионов Na^+ через мембрану в клетку*. K^+ , содержащийся в большом количестве внутри клетки и обладающий высокой проницаемостью, начинает покидать клетку. Это приводит к восстановлению в ней отрицательного заряда. Движение ионов, возникающее вблизи деполяризованного участка, приводит к деполяризации следующего участка мембраны, поэтому нервный импульс распространяется по нейрону.

Нейроны, которые передают возбуждение от точки восприятия раздражения в центральную нервную систему и далее к рабочему органу, связаны между собой с помощью множества межклеточных контактов - *синапсов* (*грея*, *зупарзув* - связь), передающих нервный импульс от одного нейрона к другому (рис. 66, 67). В синапсах происходит преобразование электрических сигналов в химические и обратное - химических в электрические.

Синапсы, в которых передача осуществляется с помощью биологически активных веществ, называются химическими, а вещества, осуществляющие передачу, - *нейромедиаторами* (лат. *sheala*og* - посредник). Роль медиаторов выполняют нор-адреналин, ацетилхолин, серотонин, дофамин и др., Импульс поступает в синапс по пресинаптическому окончанию, кото-



Рис. 66. Схема строения синапса:

- А** – пресинаптическая часть,
Б – постсинаптическая часть:
 1 – гладкая эндоплазматическая сеть,
 2 – нейротрубочка, 3 – синаптические пузырьки,
 4 – пресинаптическая мембрана с гексагональной сетью, 5 – синаптическая щель,
 6 – постсинаптическая мембрана, 7 – зернистая эндоплазматическая сеть,
 8 – нейрофиламенты, 9 – митохондрия

рое ограничено пресинаптической мембраной (пресинаптической частью) и воспринимается постсинаптической мембраной (постсинаптической частью). Между мембранами расположена синаптическая щель. В пресинаптической окончатии множество митохондрий и пресинаптических пузырьков, содержащих медиатор. Нервный импульс, поступающий в пресинаптическое окончание, вызывает освобождение в синаптическую щель медиатора. Молекулы медиаторов реагируют со специфическими рецепторными белками клеточной мембраны, меняя ее проницаемость для определенных ионов, что приводит к возникновению потенциала действия (рис. 67). Наряду с химическими имеются электротонические синапсы, в которых передача импульсов происходит непосредственно биоэлектрическим путем между контактирующими клетками.

Нервные волокна представляют собой отростки нервных клеток вместе с покрывающими их оболочками. Они подраз-

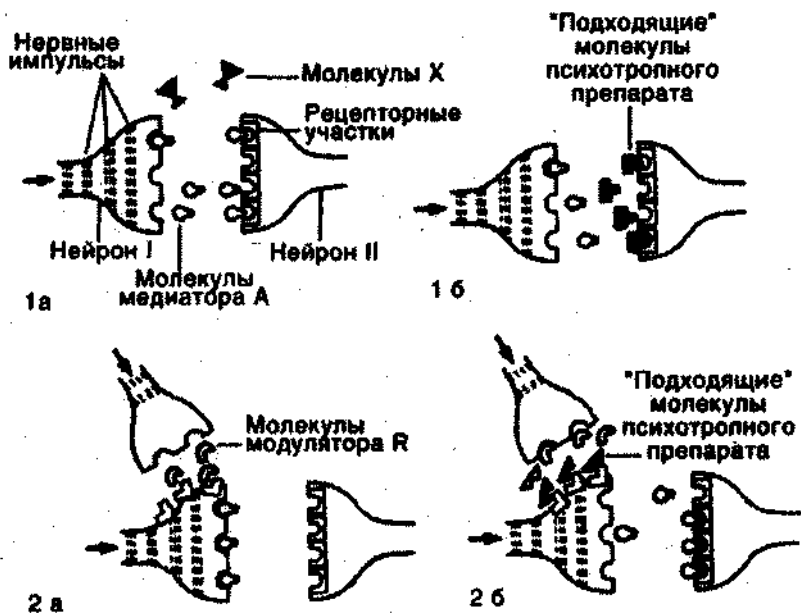


Рис. 67. Схема синаптической передачи (по Ж. Годфруа):

1а. Медиатор А, молекулы которого освобождаются из пресинаптического полюса, связываются специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Молекулы X, которые по своей конфигурации не подходят к этим рецепторам, занять их не могут и потому не вызывают каких-либо синаптических эффектов.

1б. Молекулы М (например, молекулы некоторых психотропных препаратов) сходны по своей конфигурации с молекулами нейромедиатора А и поэтому могут связываться с рецепторами для этого медиатора, таким образом мешая ему выполнять свои функции.

2а и 2б. Некоторые вещества, называемые нейромодуляторами, способны воздействовать на окончание аксона, облегчая или подавляя высвобождение нейромедиатора

деляются на миелиновые и безмиелиновые (рис. 68). *Бизмиелиновые нервные волокна* образованы одним или несколькими отростками нервных клеток (осевыми цилиндрами), каждый из которых погружен в тело шванновской клетки (клетка глии), прогибая ее цитоплазматическую мембрану так, что между мембранами осевого цилиндра и Шванновской клетки имеется пространство. Скорость проведения нервного импульса по безмиелиновому волокну менее 1 м/с.

Миелиновые нервные волокна образованы одним осевым цилиндром, окруженным муфтой из шванновских клеток. Миелиновый слой представляет собой многократно спираль-



Рис. 68. Схема строения нервных волокон:

А – безмиелиновые волокна: 1 – шванновская клетка, 2 – нервные волокна, 3 – цитоплазма, 4 – ядро;

Б – образование миелина;

В – строение миелинового волокна: 1 – нейрo-фибриллы, 2 – ядро шванновской клетки, 3 – миелин, 4 – цитоплазма шванновской клетки, 5 – плазматическая мембрана шванновской клетки, 6 – перехват Ранье (граница между двумя шванновскими клетками), 7 – аксон

но закрученную вокруг осевого цилиндра шваньяновскую клетку. Скорость проведения импульса по миелиновому волокну 70-100 м/с.

В нервной системе существуют два вида синапсов: возбуждающие и тормозящие. В возбуждающих синапсах одна клетка вызывает активизацию другой. При этом возбуждающий медиатор вызывает деполяризацию - поток ионов Mg^{2+} устремляется в клетку. В тормозящих синапсах одна клетка тормозит активизацию другой. Это связано с тем, что тормозящий медиатор вызывает устремление потока отрицательно заряженных ионов в клетки, поэтому деполяризации не происходит.

В зависимости от функции выделяют три основных типа нейронов:

1. *Чувствительные, рецепторные, или афферентные, нейроны* (лат. аШ>гепз - приносящий). Как правило, эти клетки имеют два вида отростков. Дендрит следует на периферию и заканчивается чувствительными окончаниями - рецепторами, которые воспринимают внешнее раздражение и трансформируют его энергию в энергию нервного импульса; второй - одиночный аксон направляется в головной или спинной мозг. В зависимости от локализации различают несколько типов рецепторов: 1) *экстерорецепторы*, воспринимающие раздражения внешней среды, расположены в коже, слизистых оболочках и органах чувств; 2) *интерорецепторы*, получающие раздражение, главным образом, при изменениях химического состава внутренней среды и давления, расположены в сосудах, тканях и органах; 3) *проприорецепторы* заложены в мышцах, сухожилиях, связках, фасциях, надкостнице, суставных капсулах.

2. *Эфферентные*. Тела эфферентных (*эффекторных, двигательных или секреторных*) нейронов (лат. ейегепз -- выносящий) находятся в ЦНС (или в симпатических и парасимпатических узлах). Их аксоны идут к рабочим органам (мышцам или железам). Различают два вида рабочих, или исполнительных, органов: анимальные - поперечнополосатые (скелетные) мышцы и вегетативные - гладкие мышцы и железы. Соответственно этому имеются нервные окончания аксонов эфферентных нейронов двух типов: двигательные и секреторные. Первые (моторные) оканчиваются на мышечных волокнах, образуя бляшки, которые в поперечно-полосатых мышцах представ-

ляют аксоомышечные синапсы. Нервные окончания неисчерченной (гладкой) мышечной ткани образуют вздутия, в которых также содержатся синаптические пузырьки. Секреторные окончания контактируют с железистыми клетками.

3. Вставочные нейроны передают возбуждение с афферентного на эфферентный нейрон.

Большая часть клеток человека постоянно обновляется; так, продолжительность жизни эритроцитов 120 дней, печеночных клеток - 480 дней, кишечного эпителия - 3-5 дней. Последние обновляются со скоростью 1 млн клеток в минуту. Нервные клетки и мышечные волокна не делятся после рождения.

Нервная, мышечная ткани и железистый эпителий относятся к **возбудимым тканям**, которые в ответ на воздействие стимула (раздражителя) переходят из состояния покоя в состояние возбуждения. При этом возбуждение, возникающее в одном участке мышечного или нервного волокна, быстро передается на соседние участки этого волокна, а также с нервного волокна на другие через синапс или с нервного волокна на иннервируемую ими структуру. Возбудимость - это способность клеток воспринимать изменения внешней среды и отвечать на них реакцией возбуждения. **Проводимость** - способность тканей проводить возбуждение. Мышечные ткани обладают **сократимостью**, т. е. способностью отвечать сокращением на раздражение.

ОРГАНЫ, СИСТЕМЫ И АППАРАТЫ ОРГАНОВ

Ткани образуют органы. Каждый орган отличается свойственной лишь ему формой и строением, приспособленными к выполнению определенной функции, и содержит все виды TM а № ОД-нако одна из них является основной, «рабочей», выполняющей главную функцию органа. Так, например, в печени, легких, почках, железах - это эпителиальная. В кости основная ткань - соединительная (костная), в мозге - нервная. Соединительная ткань выполняет в каждом органе опорную, механическую, трофическую функции, образует соединительнотканый каркас органа, его строю. Мышечная ткань участвует в образовании стенок кровеносных, лимфатических сосудов, пищеварительной системы, воздухоносных и мочевыводящих путей. Нервная ткань представлена в виде нервов (и их разветвлений), иннервирующих орган, нервных узлов, лежащих в стенках органов или возле них.

Органы анатомически и функционально объединяются в системы органов. Система - это ряд органов, имеющих общий план строения, единство происхождения и выполняющих одну большую функцию (например, пищеварения, дыхания). В организме человека выделяют следующие системы органов: *пищеварения (пищеварительную), дыхания (дыхательную), мочевыделительную, половую, нервную, кровеносную, лимфатическую и иммунную (органы кроветворения и иммунной системы), органы чувств (сенсорные системы)*. Некоторые органы объединяются по функциональному признаку в аппараты: они зачастую имеют различное строение и происхождение, могут быть не связаны анатомически, но их объединяет участие в выполнении общей функции (например, *опорно-двигательный, эндокринный аппараты*), либо эти органы различны по своим функциональным задачам, но связаны единым происхождением (*мочеполовой аппарат*).

В организме человека выделяют *сому* (греч. ваша - тело) - это кожа, кости, соединения костей, мышцы, образующее вместилища, полости, и *внутренности*, расположенные внутри полостей. К *соме* и *внутренностям* подходят и разветвляются в них кровеносные сосуды и нервы.

Основные принципы строения тела человека - это полярность (различное строение и функция полюсов), сегментарность (более четко сохранилась у человека лишь в области туловища), двусторонняя симметрия (сходство сторон, однако не абсолютное) и корреляция (соотношение между отдельными частями).

Анатомия человека традиционно называется нормальной анатомией. Каждый человек неповторим и отличается от другого только ему присущими особенностями, и вместе с тем все люди принадлежат к одному виду и обладают одинаковым планом строения. **Понятие «норма» отражает здоровое, реальное состояние человека. Нормальным следует считать такое строение (состояние) организма, органа, при котором функция их не нарушается.** Норма характеризуется наличием индивидуальной изменчивости (*варианты нормы*). Приведем пример. Положение слепой кишки у взрослого человека варьирует, она лежит на различной высоте между двумя полярными типами - в правой подвздошной ямке или под печенью. Все это варианты нормы. А вот обратное расположение внутренностей, при котором слепая кишка и печень расположены слева, а желудок, селезенка и сигмовидная ободочная кишка - справа, является аномалией. *Аномалии* - это отклонения от общей закономерности, выходящие за границы нормы.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Дайте определение ткани.
2. Какие виды эпителия вам известны, в каких органах они встречаются?
3. Чем отличается железистый эпителий от покровного?
4. Дайте характеристику экзокринных желез по структуре начального отдела.
5. Перечислите разновидности соединительной ткани, дайте каждой из них морфологическую характеристику.

6. Какие разновидности соединительной ткани относят к специализированным тканям?

7. Какие виды клеток встречаются в рыхлой волокнистой соединительной ткани?

8. Назовите клетки костной ткани и дайте им анатомическую характеристику.

9. К какому виду тканей относятся кровь и лимфа? На каком основании?

10. Назовите строение клеток крови и их функции.

11. Опишите группы крови человека и резус-фактор. Каково их значение?

12. Перечислите виды мышечной ткани, охарактеризуйте их.

13. Что такое нервная клетка? Какие части у нее выделяют?

14. Что представляет собой потенциал покоя и потенциал действия?

ч

15. Каково строение и функция синапсов?

16. Чем отличаются миелиновые волокна от безмиелиновых?

17. Какие типы нейронов в зависимости от их функций вы знаете?

18. Дайте определение органу, системе органов, аппарату органов.

19. Опишите строение органа.

20. Охарактеризуйте возбудимость, проводимость и сократимость.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ, РОСТА И РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА

В индивидуальном развитии человека различают два основных периода: внутриутробный, или пренатальный, и внеутробный, или постнатальный.

Зародыш (эмбрион) - организм, развивающийся внутри яйцевых оболочек или в теле матери на ранних стадиях развития, начинающихся зачатием и завершающихся вылуплением из яйца или рождением. Беременность длится 280 дней, или 9 месяцев (10 лунных месяцев). В акушерстве зародышем называют организм лишь в течение 8 недель, когда происходят основные изменения его строения (эмбриональный период). Остальная, большая часть внутриутробного развития (с девятой по 38-39 неделю) называется плодным, или фетальным периодом («Биз - плод), а сам организм - плодом.

В течение первого месяца развития происходит закладка основных органов зародыша, который имеет длину 6,5 мм. На 25 день начинает биться сердце со скоростью 140 ударов в минуту. На 5-8 неделе у зародыша развиваются органы, появляются зачатки вначале верхних, а затем нижних конечностей в виде кожных складок, в которые позднее вырастают закладки костей, мышц, сосудов и нервов.

Начиная с 3-го месяца развития (плодный период) происходит дальнейший рост и дифференцировка органов и тканей.

В конце второго - начале третьего лунного месяца развития плода можно различить относительно большую голову, на которой видны рот, глаза и уши, туловище и конечности, на которых начинают развиваться пальцы.

В конце третьего лунного месяца возникают движения конечностей, начинают образовываться ногти и индифферент-

ные наружные половые органы, которые возможно дифференцировать на четвертом лунном месяце.

На пятом месяце развивается кожный покров, покрытый пушком, начинают функционировать сальные железы, а также развиваться подкожная основа.

В течение девятого месяца интенсивно формируется подкожная основа, пушок выпадает, его замещают настоящие волосы, уплотняются хрящи носа и ушной раковины, удлиняются ногти, выходя за пределы кончиков пальцев.

В конце первого лунного месяца беременности длина зародыша составляет около 10 мм, в конце второго - 20-30 мм, а масса тела равна 35 г, в конце шестого - длина тела составляет 30 см, а его масса - 600-700 г, девятого - длина 47 см, масса - 2000-2500 г.

В течение первого года жизни ребенка происходит наибольший прирост длины тела (на 21-25 см), в периоды раннего и первого детства скорость роста быстро уменьшается, в начале периода второго детства скорость роста стабилизируется (4,5-5,5 см в год), а в конце - резко возрастает.

В подростковом возрасте годичная прибавка длины тела у мальчиков составляет в среднем 5,8 см, у девочек 5-5,7 см. При этом у девочек наибольшее ускорение роста имеет место в возрасте от 10 до 13 лет, а у мальчиков - в подростковом, после чего оно замедляется.

Приводим общепринятую в настоящее время периодизацию жизни человека (табл. 12).

Однако некоторые возрастные периоды слишком растянуты во времени, в течение которого происходят весьма существенные морфологические изменения в организме. Правильнее было бы плодотворный период жизни человека рассматривать по месяцам, а эмбриональный - даже по неделям.

После рождения длительность некоторых возрастных периодов также требует пересмотра. Период новорожденности, адаптации организма к новым условиям существования, лучше рассматривать по дням, грудной возраст - по месяцам, детские годы - по годам, зрелый возраст - по десятилетиям, пожилой и старческий - по пятилетиям или даже по трехлетиям.

Большинство антропометрических показателей имеют значительные индивидуальные колебания. В книгах «Человек.

Медико-биологические данные» И9771 и ЛМ», «* века», под пел К д и ныс * У^{ЛУ}) и «Морфология чело- дред - ь - А - Никитюка и В. П. Чтепова поот ^{ТМ} дены след_{уюш}ие усредненные данные **Ы б Т щ** ^ "****- пропотоТавГГот^{0ТМ} ^ " еГо ильных фрагментов, При оцеТк. ^ ВозрастаЧеловека(табл. «Р- 69). тел *! Гро ^ -Д-ьных участков ки», согласнокотопоГ Но Применять правило девят- Ди поверхности ^ ^ ^ ^ «с^{ТМ}»», », % ПЛоща" 18%; нижние (каждая 18% Г ^ Г "ТМЗ"1 (каждая 9% > " Ша - 18%; за да ад ст ь - 180/Р^ом ежность - 1%; ладонь и пальцы - 1%

начи: Го 7о_б; Го Гн 7я_зТ^{СХОДИТ В ТЕЧЕНИЕ ВСЕЙ 6ГО} Гувелит, Ри¹ и кончая смертью. Рост же к Г я н_ж! ш_ьТ_вГ_д - заканчивается к 20-25 годам (А- А Мар^{жв} Никитюк и В. П. Чтецов, 1983).

Периоды жизни человека

Таблица 12

Периоды	Возраст
1. Эмбриональный	0-8 недель
2. Переходный	8-16 недель
3. Плодный (фетальный)	4-10 месяцев
4. Новорожденный	1-10 дней
5. Грудной возраст	10 дней- 1 год
6. Раннее детство	1-3 года
7. Первое детство	4-7 лет
8. Второе детство	8-12 (мальчики)
	8-11 (девочки)
9. Подростковый возраст	13-16(мальчики)
	12-15 (девочки)
10. Юношеский возраст	17-21 (юноши)
	16-20 (девушки)
11. Зрелый возраст, I период	22-35(мужчины)
	21-35 (женщины)
12. Зрелый возраст, II период	36-60(мужчины)
	36-55 (женщины)
13. Пожилыи возраст	61-74(мужчины)
	56-74 (женщины)
14. Старческий возраст	75-90 лет (мужчины и женщины)
15. Долгожители	90 лет и старше

Рост и развитие человека имеют целый ряд закономерностей.

1. Генетическая детерминированность. Рост и развитие зависят от генотипа человека, однако взаимодействие совокупности генов друг с другом и с различными факторами внешней среды может в той или иной мере влиять на фенотип.

2. Стадийность. Рост и развитие индивидуума протекают стадийно. При этом последовательность стадий также детерминирована. Однако временные границы между отдельными стадиями варьируют. Активность процесса различная на разных стадиях, что дает основание некоторым исследователям говорить о цикличности (Б. А. Никитюк, В. П. Чтецов, 1983). В каждой стадии в организме происходят количественные и качественные изменения, что обуславливает необратимость процесса.

Таблица 13

Длина, масса тела и площадь поверхности тела в различные возрастные периоды постнатального онтогенеза

Показатели	Возрастные периоды (пол: м - мужской, ж - женский)									
	Новорожденный		8 лет		10 лет		12 лет		14 лет	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
Длина тела, см	50,8	55,0	126,3	126,4	136,3	137,3	143,3	147,8	157,0	157,3
Масса тела, кг	3,5	3,4	26,1	25,6	32,9	31,8	35,8	38,5	46,1	49,1
Площадь поверхности тела, см ²	2200		8690		9610		10750		12290	
Показатели	Возрастные периоды (Пол: м - мужской, ж - женский)									
	16 лет		18 лет		20 лет		24 лет		24-60 лет	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
Длина тела, см	169,8	160,0	172,3	161,8	173,6	162,8	174,7	162,7	174,5	162,6
Масса тела, кг	59,1	56,8	67,6	56,8	70,2	57,1	71,8	57,5	71,7	56,7
Площадь поверхности тела, см ²	14300		15850		16800		17255		18000 16000	

3. Каждый период онтогенеза человека проявляется характерными морфофизиологическими особенностями. Длина тела и его масса являются интегральными показателями, позволяющими судить о физическом развитии человека.

Рост человека продолжается в течение первых 20 лет его жизни. Как правило, увеличение длины тела у мужчин заканчивается в возрасте 18-20 лет, у женщин - 16-18 лет. В дальнейшем до 60-65 лет длина тела не изменяется, а после этого в связи с укорочением (уплощением) межпозвоночных дисков, изменением осанки тела и уплощением сводов стопы длина тела уменьшается примерно на 1-1,5 мм в год.

Масса тела увеличивается до 20-25 лет. Масса тела удваивается к пяти-шести месяцам, утраивается к году и увеличивается примерно в четыре раза к двум годам.

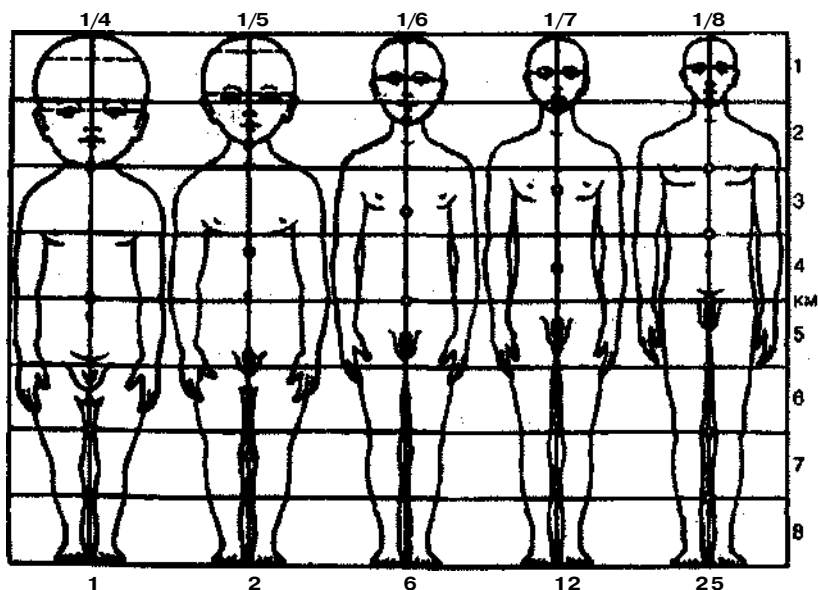


Рис. 69. Изменение пропорции отделов тела в процессе роста (по А. Андронеску, 1970):

КМ - средняя линия; по вертикальной оси справа цифрами показано соответствие отделов тела детей и взрослых, по верхней горизонтальной оси - отношение длины головы к длине тела

Увеличение длины и массы тела идет примерно одинаковыми темпами. Максимальная годовая прибавка массы тела имеет место в подростковом возрасте, при этом максимум приходится у девочек на 13-й, у мальчиков на 15-й год жизни. Обычно стабильная масса тела сохраняется до 40-46 лет.

Следует стремиться к тому, чтобы в течение всей жизни человека масса его тела сохранялась в пределах цифр 19-20-летнего возраста.

За последние 100-150 лет наблюдается **акселерация** - ускорение морфофункционального развития и созревания

Таблица 14

Площадь поверхности всего тела, головы, туловища и конечностей в зависимости от возраста (из кн. «Человек», 1977)

Возраст, годы	Площадь поверхности тела, см ²	Процент от общей площади поверхности тела			
		Голова	Туловище	Конечности	
				верхние	нижние
Новорожденный	2115	20,8	31,9	16,9	30,5
1	3925	17,2	34,4	17,8	30,6
3	6250	14,4	33,6	18,8	33,2
4	6950	13,7	33,1	19,4	33,8
7	8275	12,4	33,5	19,3	34,7
8	8690	12,0	33,4	19,6	35,1
12	10750	10,0	33,3	19,5	37,2
13	11425	9,6	33,0	19,7	37,6
15	13325	8,8	31,9	21,4	37,9
16	14300	8,4	31,6	21,5	38,5
17	15200	8,2	31,7	21,2	38,8
20	16800	7,6	33,9	20,2	38,2
21	17050	7,5	34,3	19,9	38,3
22	17255	7,5	34,3	19,7	38,3

всего организма детей и подростков, которая в большей степени проявляется в экономически развитых странах. У мужчин акселерация выражена в большей степени (В. Т. Власовский, 1976). Так, масса тела новорожденных детей возросла в среднем на 100-300 г, годовалых детей - на 1500-2000 г, а длина их тела - на 5 см. Длина тела детей в периодах второго детства и в подростковом возрасте увеличилась на 10-15 см, а взрослых мужчин - на 6-8 см. Сократился период увеличения длины тела человека - в конце прошлого века рост продолжался до 23-26 лет, в настоящее время у мужчин - до 18-19, у женщин - до 16-17 лет. Ускорилось прорезывание молочных и постоянных зубов, психическое развитие, половое созревание. Средний возраст начала менструации у девочек уменьшился с 16,5 года в начале XIX века до 12-13 лет в настоящее время, а наступление менопаузы с 43-45 лет в начале XX века увеличилось до 48-50 лет. Комплекс изменений у взрослого человека называют «секулярным трендом» (вековая традиция).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ И ПСИХОСОЦИАЛЬНАЯ СУЩНОСТЬ ПОЛА

Человек разумный (*Homo sapiens*) как представитель одного биологического вида состоит из двух половин (а может быть, двух подвидов): мужчины и женщины. Единое человеческое существо сотворено в двух полах, и только вместе они способны выразить полностью идею человека. Что же собой представляет пол человека? **Генетический** пол человека зависит от наличия или отсутствия Y-хромосомы. Все клетки женского организма имеют две половые X-хромосомы, мужского -* одну X- и одну Y-хромосому. Генетический пол определяет истинный, или гонадный *тип* (греч. допе - семья), т. е. пол, обусловленный строением половой железы (яичка или яичника). В свою очередь, истинный пол представляет гаметный (греч. &ate(ез - супруг, #atele - супруга) пол, т. е. способность желез порождать сперматозоиды или яйцеклет-

ки, и гормональный пол, или способность вырабатывать мужские (андрогены) или женские (эстрогены) половые гормоны.

Именно половые гормоны определяют морфологический пол, т. е. развитие мужских или женских половых органов и вторичных половых признаков. Сказанное иллюстрирует табл. 15.

И, наконец* гражданский пол - это пол, официально зарегистрированный при рождении.

Ощущение половой принадлежности подчиняется закономерностям осознания человеком своей сущности вообще и включает положительное свойство принадлежности к определенной мужской или женской половине человечества и отрицательное свойство исключения из той или иной группы.

Крупнейший современный специалист в области транссексуальности Р. Столлер различает несколько понятий в области половой принадлежности: собственно биологический пол (генетический, гонадный, гаметный и гормональный), род ~ психологические и культурные характеристики индивидуума; ядро родовой сущности - убежденность человека в его принадлежности именно к этому, а не другому полу, складывается в раннем возрасте (до двух лет) и сохраняется в течение всей жизни человека.

В 1056 г. было доказано, что именно половые хромосомы определяют генетический пол. Прав был великий Аристотель, утверждавший: «Мужчина порождает мужчину». Сегодня известно, что именно Y-хромосома, которой обладают только мужчины, направляет развитие индифферентных половых желез по мужскому пути, превращая их в яички. Лишь в 1990 г. английский ученый Питер Гудфеллоу открыл в Y-хромосоме ген 8VU, ответственный за этот процесс. В конце восьмой недели эмбрионального развития ген 8EU экспрессирует специальный белок, который способствует формированию извитых семенных канальцев и образованию клеток Лейдига, которые начинают продуцировать тестостерон, т. е. превращению индифферентных половых желез в яички.

Совсем недавно американский ученый профессор У. Пэйдж установил, что в Y-хромосоме имеется особый ген, БАЯ, ко-

Пол человека

Пол	признаки	Характеристика	
		Мужчины	Женщины
Генетический	хромосомы	ХУ	XX
Гонадный	половая железа (семенник)	яичко	яичник
Гаметный	половая клетка	сперматозоид	яйцеклетка
Гормональный (морфологический - телесный)	гормоны	андрогены	эстрогены
	Морфологические		
	длина тела	больше	меньше
	масса тела	больше	меньше
	туловище (размеры относительные)	короче	длиннее
	конечности	длиннее	короче
	плечи	шире	уже
	таз	уже	шире
	грудная клетка	длиннее, шире	короче, уже
	живот	короче	длиннее
	масса мышц	больше	меньше
	подкожная жировая клетчатка	меньше	больше
	кожа	толще	тоньше
	волосы	больше на лице, дуловище, конечностях, обильные на лобке и животе до пупка	меньше; на животе отсутствуют
	молочные железы	не развиты	развиты

торый отвечает за плодовитость мужчины. Позднее Пэйдж обнаружил еще 12 ранее неизвестных генов. Таким образом, сегодня в У-хромосоме известно 20 генов. Одиннадцать из них, включая БА2, благоприятствует мужской плодовитости, все они начинают экспрессироваться, лишь оказавшись в сперматозоиде после его созревания. Остальные 9 имеют аналоги в Х-хромосоме. Они регулируют развитие эмбриона. Пэйдж утверждает, что больше генов в У-хромосоме нет. Почему? По мнению ученого, **У-хромосома не участвует в кроссинговере**, вернее У-хромосома обменивается лишь своим кончиком,

который содержит несколько таких же генов, как в X-хромосоме. **Но основная часть Y-хромосомы, где содержится 8КУ-ген, не участвует в кроссинговере.** Могло ли это произойти по воле слепого случая в результате эволюции?!

Продукция тестостерона у плода человека начинается примерно в конце третьего месяца. Под влиянием тестостерона формируются мужские половые органы. Если на ранних этапах развития блокировать секрецию тестостерона, у животного XV развиваются половые органы самки (мужской псевдогермафродитизм). Если же на ранних стадиях плоду XX имплантировать тестостерон, развиваются более или менее характерные мужские половые органы (женский псевдогермафродитизм).

Интересно, что, если мышиному эмбриону женского пола (XX) ввести на ранних стадиях ген 8КУ, развивается бесплодный самец, который, однако, способен совокупиться с самкой. В то же время, если постоянно вводить эмбриону XX тестостерон, у него развиваются яичники, но одновременно половой член и семявыносящие протоки. Развивающееся яичко продуцирует важный гормон - АМН (антймюллеров гормон), который препятствует сохранению Мюллеровых протоков, из которых образуются матка, маточные трубы и влагалище. А секретируемый тестостерон способствует сохранению Вольфовых протоков и формированию из них протоков придатков яичка, семявыносящих протоков, семенных пузырьков и семявыбрасывающих протоков, а также развитию наружных мужских половых Органов.

В 1994 г. группа американских и итальянских исследователей, возглавляемых Джованни Камерино, открыла на хромосоме X ген Б88, который направляет развитие индифферентной половой железы в яичник. Иными словами, ген 088 играет у эмбриона XX такую же роль, как ген 8КУ у эмбриона ХУ.

Следует подчеркнуть, что в организме и мужчин, и женщин вырабатываются одни и те же половые гормоны - мужские, андрогены (тестостерон) и женские (эстрогены и прогестерон), но у мужчин преобладают первые (их уровень в шесть раз выше, чем у женщин), у женщин - вторые.

Пол определяет биологическую, психологическую и социальную жизнь человека, его половое воспитание, половое самосознание, половое поведение, половую роль и выбор полового партнера.

Имеются определенные половые различия головного мозга, которые также обусловлены действием половых гормонов, в частности тестостерона во внутриутробном периоде. По мнению Н. ОезсЪтпй (1982), именно тестостерон влияет на скорость роста развивающегося мозга и ответствен за различия в строении мозга у женщин и мужчин.

Между полами имеются не только значительные морфологические различия. Велики половые различия в психике, которые имеют под собой биологическую основу. Так, например, у женщин в среднем лучше развиты вербальные способности (*лат.* уегЪаНз - словесный), а у мужчин математические и пространственные. Мальчики, как правило, научаются говорить и читать позже, чем девочки. Следует подчеркнуть, что генетический пол детерминирует все признаки.

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОРИЕНТИРЫ

Нормальная анатомия рассматривает расположение частей тела и органов человека, который стоит с опущенными супинированными верхними конечностями (ладони обращены вперед).

В качестве ориентиров в анатомии служат линии и плоскости (рис. 70). Для определения положения органов используют три взаимно перпендикулярные плоскости: *сагиттальную* (*лат.* аавгШа - стрела), вертикально рассекающую тело спереди назад; *фронтальную* (*лат.* гпопз - лоб) плоскость, перпендикулярную к первой, вертикальную (ориентированную справа налево) соответственно плоскости лба; *горизонтальную* (плоскость, перпендикулярную к первым двум). В теле человека условно можно провести множество таких плоскостей. Сагиттальную плоскость, которая делит тело пополам на правую и левую половины, называют *срединной*. Для обозначения расположения органов по отношению к горизонтальной плоскости применяют термины: верхний (краниаль-

ный – от лат. *capium* – череп), нижний (каудальный, лат. *cauda* – хвост). По отношению к фронтальной плоскости выделяют термины: передний, вентральный (лат. *venter* – живот), задний, или дорсальный (лат. *dorsum* – спина). Выделяют также понятия боковой (латеральный), расположенный на удалении от сагиттальной плоскости, и медиальный, расположенный ближе к срединной плоскости. Для обозначения частей конечностей применяются термины – проксимальный, расположенный ближе к началу конечности, и дистальный, находящийся дальше от туловища. Кроме того, в анатомии употребляются такие общие прилагательные, как правый, левый, большой, малый, поверхностный, глубокий.

При изучении анатомии у живого человека органы проецируют на поверхности тела. Для определения их границ используют ряд вертикальных линий. Это передняя и задняя срединные, первая проходит по се-

редине передней поверхности тела человека, разделяя его на две симметричные половины – правую и левую, вторая – вдоль верхних остистых отростков позвонков; правая и левая грудные, проведенные вдоль соответствующих краев грудины; среднеключичные, проведенные через середины ключиц; подмышечные: передние, задние, средние, проведенные через соот-

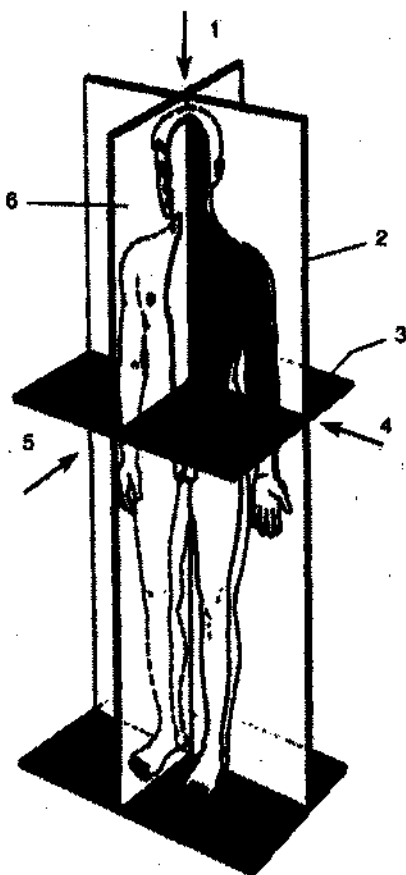


Рис. 70. Схема осей и плоскостей в теле человека:

- 1 – вертикальная (продольная) ось,
 2 – фронтальная плоскость, 3 – горизонтальная плоскость, 4 – поперечная ось,
 5 – сагиттальная ось, 6 – сагиттальная плоскость

ветствующие края и середину подмышечной ямки; лопаточные, проведенные через нижние углы лопаток; околопозвоночные, проведенные вдоль позвоночного столба через реберно-поперечные суставы.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите периоды жизни человека.
2. Какие закономерности роста и развития человека можно выделить?
3. В чем проявляется акселерация?
4. Охарактеризуйте сущность пола.
5. **Назовите основные** половые отличия.
6. Назовите основные анатомические оси и плоскости.

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

ПАССИВНАЯ ЧАСТЬ, ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

Одной из важнейших функций организма человека является передвижение в пространстве. Ее выполняет опорно-двигательный аппарат, состоящий из двух частей: пассивной и активной. К первой относятся соединяющиеся между собой кости, ко второй - приводящие их в движение мышцы.

Скелет (*греч.* *σκελετο* - высохший, высушенный) выполняет множество функций: опорную, защитную, локомоторную, формообразующую, преодоление силы тяжести. Скелет всегда вызывал особый интерес ученых, философов, художников и поэтов. В «Послании к Дельвигу» А. Пушкин писал:

... ему предмет необходимый был... скелет,
предмет философам любезный,
предмет приятный и полезный
для глаз и сердца, слова нет.

Форма тела человека обусловлена скелетом, имеющим билатеральную симметрию и сегментарное строение (рис. 71). Общая масса скелета составляет от 1/7 до 1/5 массы тела человека. В его состав входит более 200 костей. Однако эта цифра весьма относительна. Многочисленны индивидуальные вариации числа костей, у детей в силу неполного окостенения костных фрагментов их больше. В любом учебнике можно прочитать о количестве костей следующее: позвоночный столб (26 костей), череп (29 костей), грудная клетка (25 костей); кости верхних (64) и нижних (62) конечностей.

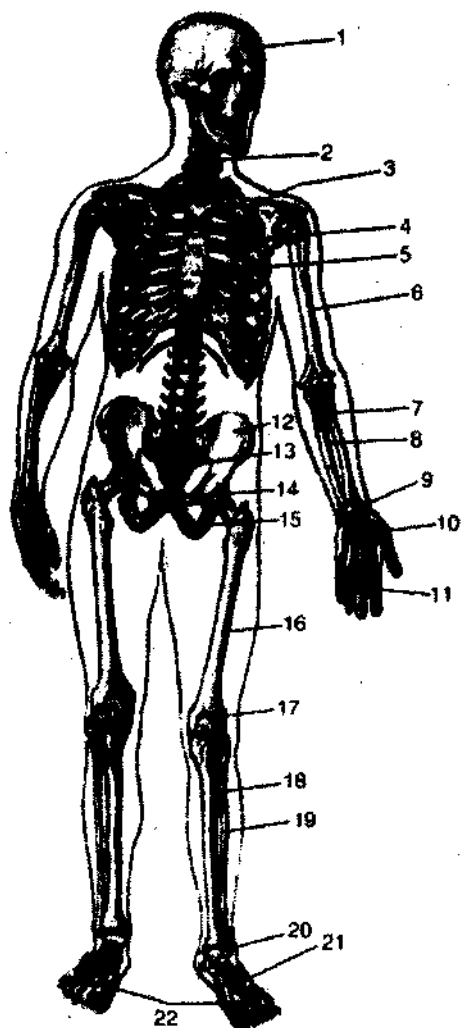


Рис. 71. Скелет человека. Вид спереди:

1 – череп, 2 – позвоночный столб, 3 – ключица, 4 – ребро, 5 – грудина, 6 – плечевая кость, 7 – лучевая кость, 8 – локтевая кость, 9 – кости запястья, 10 – пястные кости, 11 – фаланги пальцев кисти, 12 – лопаточная кость, 13 – крестец, 14 – локтевая кость, 15 – седалищная кость, 16 – бедренная кость, 17 – надколенник, 18 – большеберцовая кость, 19 – малоберцовая кость, 20 – кости предплюсны, 21 – плюсневые кости, 22 – фаланги пальцев стопы

Кости скелета являются рычагами, приводимыми в движение мышцами. В результате этого части тела изменяют положение по отношению друг к другу и передвигают его в пространстве. К костям прикрепляются связки, мышцы, сухожилия, фасции. Скелет образует вместилище для органов, защищая их от внешних воздействий: в полости черепа расположен головной мозг, в позвоночном канале - спинной, в грудной клетке - сердце и крупные сосуды, легкие, пищевод и др., в полости таза - мочеполовые органы. Кости участвуют в минеральном обмене, они являются депо кальция, фосфора и т. д. Живая кость содержит витамины А, О, С и др.

Скелет образован разновидностями соединительной ткани - костной и хрящевой, которые состоят из клеток и плотного межклеточного вещества. Кость и хрящ тесно связаны между собой общностью строения, происхождения и функции. У зародыша человека и других позвоночных животных скелет составляет около 50% массы всего тела. Однако постепенно хрящ заменяется костью, и у взрослого человека масса хряща составляет около 2% массы тела. Это суставные хрящи, межпозвоночные диски, хрящи носа, уха, гортани, трахеи, бронхов и ребер. Хрящ образован хрящевой тканью. Хрящи выполняют следующие функции: покрывают сочленовные поверхности, обладающие благодаря этому высокой устойчивостью к износу; суставные хрящи и межпозвоночные диски, являющиеся объектами приложения сил сжатия и растяжения, осуществляют их передачу и амортизацию; хрящи воздухоносных путей и наружного уха формируют стенки полостей; к другим хрящам прикрепляются мышцы, связки, сухожилия. Хрящи лишены кровеносных сосудов, их питание осуществляется за счет диффузии из окружающих тканей, снаружи их покрывает надхрящница.

Кости образованы костной тканью. Сопротивление свежей кости*на излом такое же, как меди, и в девять раз больше, чем свинца. Кость выдерживает сжатие 10 кг/мм^2 (аналогично чугуну). А предел прочности ребер на излом - 110 кг/см^2 .

Кость как орган, кроме сочленовных поверхностей, покрыта снаружи *надкостницей*, которая прочно сращена с костью. Наружный слой надкостницы - волокнистый, внутренний - остеогенный (костеобразующий), Прилежит непосредственно к костной ткани. В нем расположены покоящиеся остеоген-

ные клетки, за счет которых происходит развитие, рост в толщину и восстановление костей после повреждения.

Кости отличаются друг от друга, при этом их форма и выполняемая функция взаимосвязаны и взаимообусловлены. Различают кости *трубчатые* (например, бедренная, плечевая, пястные, плюсневые и др.); *губчатые* (например, тела позвонков, кости запястья и др.), *плоские* (кости крыши черепа, грудина), *смешанные* (например, позвонки, кости основания черепа), *воздухоносные* (например, лобная, клиновидная, верхняя челюсть) (табл. 16, рис. 72).

У *трубчатой кости* различают ее удлиненную среднюю часть - *тело кости*, или *диафиз*, обычно цилиндрической или близкой к трехгранной формы, и утолщенные концы - *эпифизы*. На них располагаются суставные поверхности, покрытые суставным хрящом, служащие для соединения с соседними костями. Участок кости, расположенный между диафизом и эпифизом, называется *метафизом*. В детском и юношеском возрасте рост костей в длину происходит за счет гиалинового эпифизарного (метаэпифизарного) хряща, который находится между диафизом и эпифизом трубчатой кости.

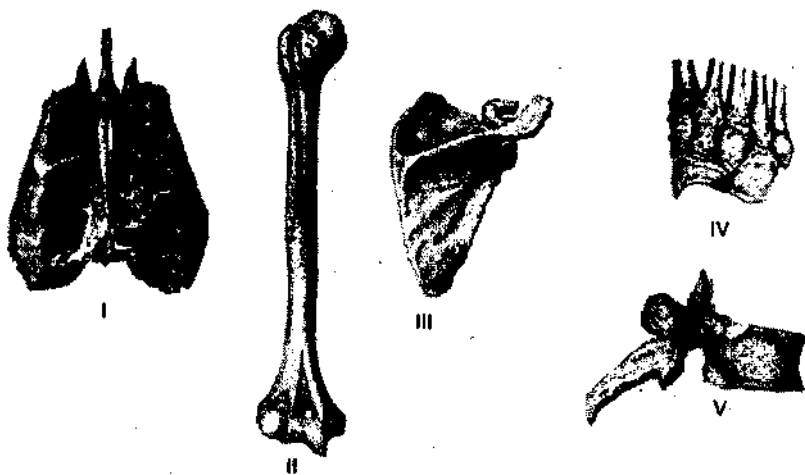


Рис. 72. Различные виды костей:

I — воздухоносная кость (решетчатая кость), II — длинная (трубчатая) кость, III — плоская кость, IV — губчатые (короткие) кости, V — смешанная кость

Классификация костей

Вид костей	Части костей
Трубчатая (длинная, короткая)	Тело (диафиз), концы (эпифизы), мегафизы, отростки, выступы-бугры (апофизы)
Короткая (губчатая)	-
Плоская	Края, углы
Смешанная (ненормальная)	-
Воздухоносная	Воздухоносная полость

Кровоснабжение метаэпифизарного хряща осуществляется сосудами эпифиза и диафиза. Кальцификация метаэпифизарного хряща идет в направлении продольной оси кости по ходу коллагеновых волокон, расположенных между колонками. В этом хряще имеется зона активно пролиферирующих клеток, расположенных в виде столбиков или колонок.

Среди трубчатых костей выделяются длинные трубчатые кости (плечевая, бедренная, кости предплечья и голени) и короткие (кости пясти, плюсны, фаланги пальцев). Диафизы построены из компактной, эпифизы - из губчатой кости, покрытой тонким слоем компактной.

I *Губчатые кости*, так же как и эпифизы трубчатых костей, состоят из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного вещества. К этим костям также следует отнести кости, развивающиеся в сухожилиях, - сесамовидные (гороховидная, надколенник). Губчатые кости имеют форму неправильного куба или многогранника с закругленными углами (I гранями). Такие кости располагаются в местах, где большая нагрузка сочетается с большой подвижностью.

Плоские кости участвуют в образовании полостей, поясов конечностей, выполняют функцию защиты (кости крыши черепа, грудина). К их поверхности прикрепляются мышцы.

Смешанные кости имеют сложную форму. Они состоят из нескольких частей, имеющих различное строение, очертание и происхождение, например позвонки, кости основания черепа.

Воздухоносные кости имеют в своем теле полость, выстланную слизистой оболочкой и заполненную воздухом, например некоторые кости черепа - лобная, клиновидная, решетчатая, верхняя челюсть.

Внутри костей в костно-мозговых полостях и ячейках губчатого вещества, выстланных эндостом (слоем плоских остеогенных клеток, лежащих на тонкой соединительнотканной пластинке), находится *костный мозг*. В период внутриутробного развития, а также у новорожденных во всех костных полостях находится красный костный мозг, он выполняет кроветворную и защитную функцию. У взрослого человека красный костный мозг содержится только в ячейках губчатого вещества плоских костей (грудина, крылья подвздошных костей), в губчатых костях и эпифизах трубчатых костей. В диафизах, т. е. в костно-мозговых полостях, находится желтый костный мозг.

Кость живого человека - динамическая структура, в которой происходят постоянный обмен веществ, анаболические и катаболические процессы, разрушение старых и создание новых костных трабекул и остеонов.

В зависимости от характера выполняемой работы меняются форма, ширина и длина костей, толщина компактного слоя, размеры костномозговой полости и т. д. Весьма существенна формообразовательная роль трудовых процессов, физкультуры и спорта. Все это подтверждает правильность положения П. Ф. Лесгафта о том, что *рост и прочность костей определяются интенсивностью деятельности прикрепляющихся к ним мышц*.

СКЕЛЕТ И ЕГО СОЕДИНЕНИЯ

Скелет человека состоит из позвоночного столба, ребер с грудиной, скелета конечностей и черепа. Скелет человека - уникальное творение! Он существенно отличается от скелета животных. В первую очередь это относится к его пропорциям; черепу, вмещающему головной мозг и органы чувств; свободным верхним конечностям, осуществляющим трудовые процессы; нижним конечностям, служащим опорой при прямохождении. Скелет человека обладает рядом характерных особенностей, наиболее важными из которых являются вертикально расположенный позвоночный столб с изгибами; уплотненная широкая грудная клетка; череп, в котором преобладает мозговой отдел, с округлой выпуклой крышей, возвышающейся над лицевым отделом.

Соединения костей. Кости, соединяясь между собой, образуют подвижные соединения или прочные неподвижные конструкции. Все соединения костей делятся на три большие группы: непрерывные; полусуставы, или симфизы, и прерывные, или синовиальные (суставы). В непрерывных соединениях кости связаны между собой с помощью различных видов соединительной ткани (собственно соединительной ткани, хряща, кости), в которых отсутствует щель или полость между костями. Непрерывные соединения весьма прочны, но неподвижны. К непрерывным соединениям относятся связки, мембраны, швы (например, черепа), соединения диафизов костей с их эпифизами, которые с возрастом окостеневают, превращаясь в костные. С и м ф и з ы (греч. зутры818 - срастание) - это полуподвижные хрящевые соединения. В толще хряща имеется небольшая щелевидная полость, например, межпозвоночные симфизы, лобковый и <симфиз рукоятки грудины (рис. 73).

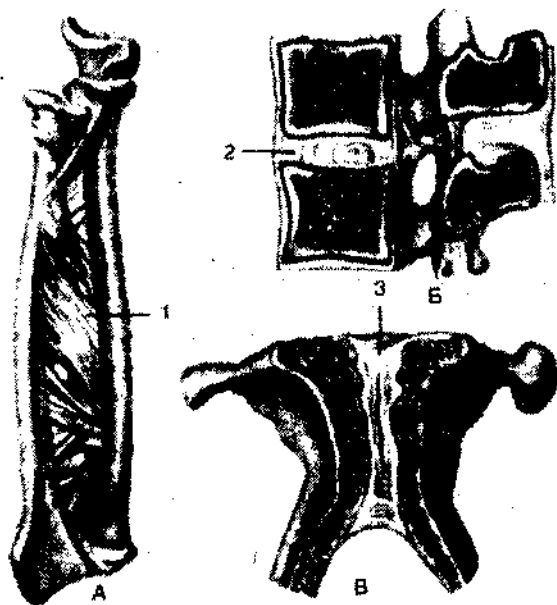


Рис. 73. Непрерывные соединения костей и полусуставы:

А - синдесмоз: 1 - межкостная перепонка предплечья; Б - симфиз: 2 - межпозвоночный диск; В - полусустав: 3 - лобковый симфиз

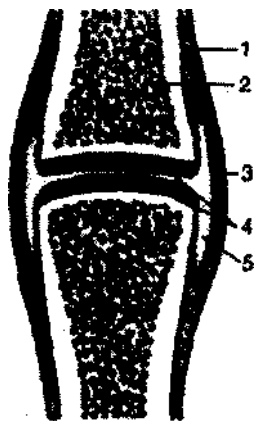


Рис. 74. Строение сустава:

- 1 - надкостница, 2 - кость,
- 3 - суставная капсула,
- 4 - суставной хрящ,
- 5 - суставная полость

Суставы представляют собой прерывные соединения, у которых между соединяющимися костями всегда имеется суставная щель. Каждый сустав имеет суставные поверхности костей, покрытые, как правило, гиалиновым суставным хрящом, суставную капсулу и узкую суставную полость, заполненную синовиальной жидкостью (рис. 74).

Толщина *суставного хряща* колеблется в пределах от 0,2 до 6,0 мм и находится в прямой зависимости от функциональной нагрузки, испытываемой суставом. Чем больше нагрузка, тем толще хрящ и тем меньше он снашивается. Суставной хрящ лишен кровеносных сосудов и надхрящницы. Основную роль в питании суставного хряща играет *синовиальная жидкость*. Наряду с этим его питание осуществляется за

счет диффузии из капилляров подлежащей костной пластинки. Суставной хрящ защищает суставные концы кости от механических воздействий, уменьшая давление и равномерно распределяя его по поверхности. Деформация хряща, возникающая при движениях в суставе, обратима.

Суставная капсула, прикрепляющаяся вблизи краев суставных поверхностей сочленяющихся костей или отступая на некоторое расстояние от них, прочно срастается с надкостницей, образуя замкнутую суставную полость. Капсула состоит из двух слоев. Наружный слой представлен толстой прочной фиброзной мембраной. Внутренний слой суставной капсулы образован тонкой гладкой блестящей синовиальной мембраной, которая выстилает изнутри фиброзную мембрану, сумки и продолжается на поверхности кости, не покрытые суставным хрящом. Синовиальная мембрана имеет множество небольших выростов, обращенных в полость сустава, синовиальные ворсинки, очень богатые кровеносными сосудами. Через ворсинки осуществляется ультрафильтрация из кровеносного русла в полость сустава, в результате чего образуется синовиальная жидкость и происходит всасывание веществ из нее.

В норме у живого человека *суставная полость* представляет собой узкую щель, расположенную между покрытыми хрящом суставными поверхностями и ограниченную синовиальной мембраной. Форма суставной полости зависит от форм сочленяющихся поверхностей, наличия или отсутствия внутри сустава вспомогательных образований (синовиальные складки, суставной диск или мениск) либо внутрикалсальных связок.

Суставные поверхности редко полностью соответствуют друг другу по форме. Для достижения конгруэнтности (*лат. согдгипз* - согласный между собою, соответствующий) в суставах имеется ряд вспомогательных образований: хрящевых дисков, менисков, губ. Так, например, в височно-нижнечелюстном суставе имеется хрящевой диск. Мениски - это несплошные хрящевые или соединительнотканые пластинки полукруглой формы, расположенные между суставными поверхностями. В коленном суставе имеются полукольцевые медиальный и латеральный мениски, которые расположены между суставными поверхностями бедренной и большеберцовой костей.

Движения в суставах совершаются вокруг трех осей: вокруг фронтальной - сгибание и разгибание, при которых угол между сочленяющимися костями уменьшается или увеличивается; вокруг сагиттальной - приведение, при котором одна из сочленяющихся костей приближается в срединной плоскости, и отведение, при котором кость удаляется от нее; при вращении кость двигается вокруг своей продольной оси. Круговое движение является сложным, благодаря последовательному движению вокруг всех осей свободный конец движущейся кости (конечности, туловище, голова) описывает окружность.

Форма сочленяющихся поверхностей обуславливает количество осей, вокруг которых может совершаться движение. В зависимости от этого суставы делятся на одно-, двух- и многоосные (рис. 75).

Для удобства форму суставной поверхности сравнивают с отрезком тела вращения. При этом каждая форма сустава определяет определенное число осей движения. Так, *цилиндрический* и *блоковидный* суставы являются *одноосными*. При вращении прямой линии вокруг параллельной ей прямой оси возникает цилиндрическое тело вращения. Цилиндрические суставы - это срединный атлантаосевой, проксимальный лу-

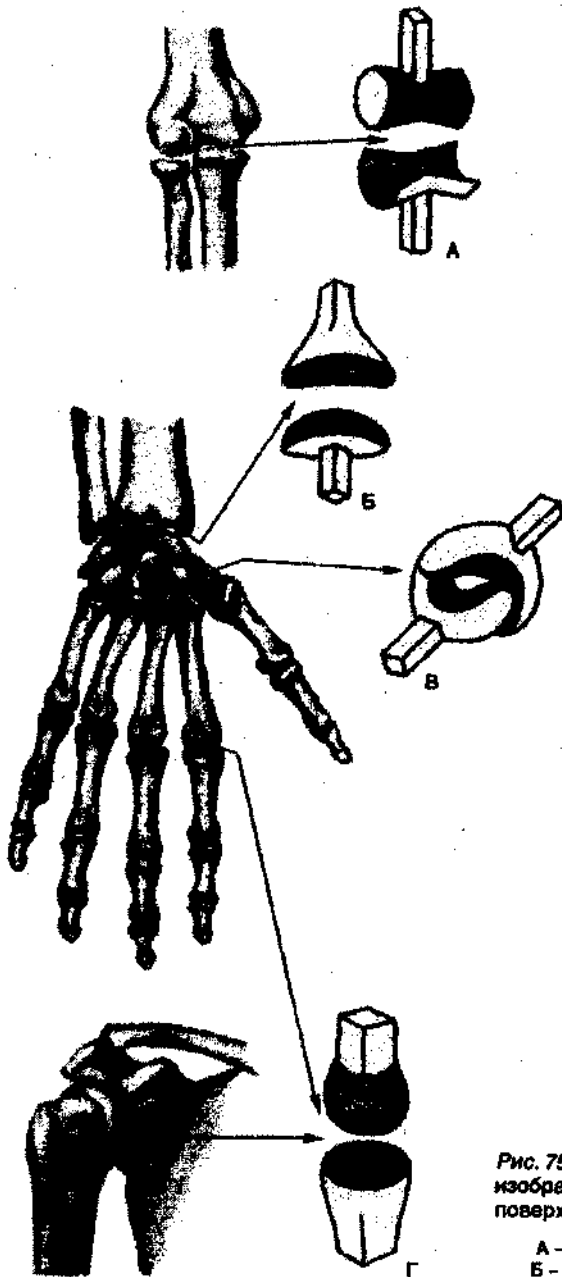


Рис. 75. Схематическое изображение суставных поверхностей. Суставы:

- А - блоковый,
- Б - эллипсоидный,
- В - седловидный, Г - шаровидный

челюктовой. Блок представляет собой цилиндр с бороздой или гребнем, расположенными перпендикулярно оси цилиндра, на другой суставной поверхности имеется соответствующее углубление или выступ: Примерами блоковидных суставов являются межфаланговые суставы кисти. Разновидностью блоковидных суставов является *винтообразный* сустав. Отличие винта от блока в том, что борозда расположена не перпендикулярно оси, а по спирали. Примером винтообразного сустава может служить плечелоктевой сустав.

Эллипсоидный, мыщелковый и седловидный, суставы являются *двухосными*. При вращении половины эллипса вокруг его диаметра образуется тело вращения - эллипс. Лучезапястный сустав является эллипсоидным. Мыщелковый сустав по форме близок к блоковидному и эллипсоидному, его суставная головка - подобие эллипса, однако в отличие от первого суставная поверхность располагается на мыщелке. Например, коленный и атлантозатылочный суставы являются мыщелковыми (первый является также комплексным, второй - комбинированным).

Суставные поверхности седловидного сустава по форме напоминают два «седла» с пересекающимися под прямым углом осями. Седловидным является запястно-пястный сустав большого пальца, который характерен только для человека и обуславливает противопоставление большого пальца кисти остальным. Преобразование сустава в типично седловидный связано с трудовой деятельностью.

Шаровидный и плоский суставы - *многоосные*. При вращении половины круга вокруг его диаметра образуется шар. Кроме движения вокруг трех осей в этих суставах совершается еще и круговое движение (например, плечевой и тазобедренный суставы). Последний считают чашеобразным благодаря значительной глубине суставной ямки.

Плоские суставы также относятся к многоосным. Движения в них, хотя и могут производиться вокруг трех осей, отличаются малым объемом. Объем движения в любом суставе зависит от его строения, разности угловых размеров суставных поверхностей, а в плоских суставах величина дуги движения незначительна. К плоским относятся, например, межзапястные, предплюсневые и плюсневые суставы.

Простые суставы имеют две суставные поверхности, *сложные* более двух (например, локтевой сустав). *Комбини-*

рванные суставы представляют собой два анатомически и; лированных сустава, которые функционируют совместно (на* пример, височно-нижнечелюстные суставы). В *комплексных суставах* между сочленяющимися суставными концами имеются диски или мениски (например, коленный сустав).

СКЕЛЕТ ТУЛОВИЩА

Скелет туловища образован позвоночным столбом и грудной клеткой. Наличие позвоночного столба служит важнейшим отличительным признаком всех представителей позвоночных животных. Позвоночник связывает части тела, выполняет защитную и опорную функции для спинного мозга и выходящих из позвоночного канала корешков спинномозговых нервов. Верхний конец позвоночника поддерживает голову. Кости свободных конечностей прикрепляются к скелету туловища посредством поясов. Позвоночник передает тяжесть тела поясу нижних конечностей.

Положение и форма позвоночника человека обуславливает возможность прямохождения. Позвоночный столб выдерживает значительную часть тяжести человеческого тела. В строении позвонков четко выражена одна из самых важных закономерностей строения костной системы: *там, где при незначительном объеме необходимо обеспечить прочность конструкции, сохраняя ее легкость, имеется губчатое вещество, строго определенное расположение перекладин которого, согласно линиям сил сжатия и растяжения, обеспечивает прочность.* Кроме того, прочность позвоночного столба как целого зависит и от мощного связочного аппарата позвоночника. Будучи весьма прочным, позвоночный столб удивительно подвижен.

Позвоночник человека представляет длинный изогнутый столб, состоящий из 33-34 лежащих один на другом и постепенно увеличивающихся в размерах сверху вниз позвонков (рис. 76); наиболее типично следующее их количество: шейных - 7, грудных - 12, поясничных - 5, крестцовых - 5, копчиковых - 4. Позвонки разных отделов отличаются по форме и величине. Однако все они имеют ряд общих признаков - они гомологичны. Каждый *позвонок* (рис. 77) состоит из тела, расположенного спереди, и дуги (сзади), ограничивающих ши-

рокое позвоночное отверстие. Накладываясь свободно одно на другое, отверстия образуют длинный позвоночный канал, в котором залегает спинной мозг, надежно защищенный стенками канала.

От дуги позвонка отходят семь отростков. Кзади направляется непарный остистый отросток. Вершины многих из них легко прощупываются у человека по средней линии со спины. Во фронтальной плоскости справа и слева распола-

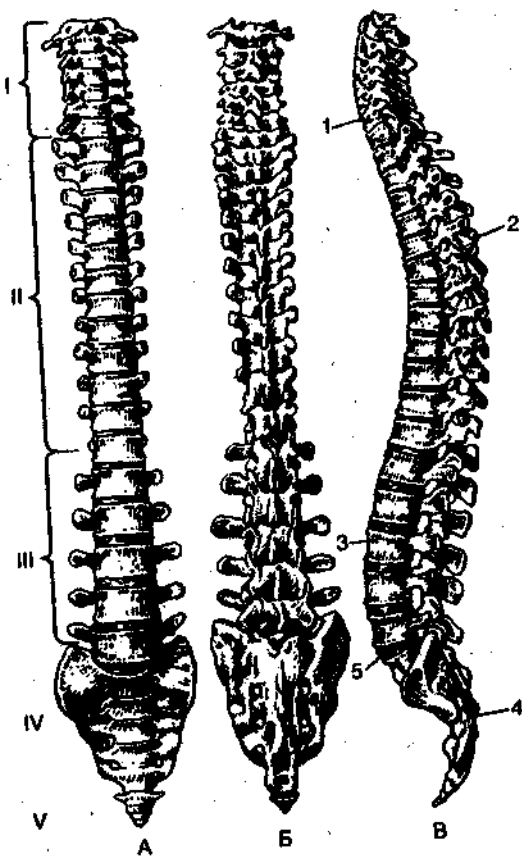


Рис. 76. Позвоночный столб: А – вид спереди, Б – сзади, В – сбоку по (Р. Д. Синельникову):

Отделы: I – шейный, II – грудной, III – поясничный, IV – крестцовый, V – копчиковый; 1, 3 – шейный и поясничный лордозы, 2, 4 – грудной и крестцовый кифозы, 5 – муск.

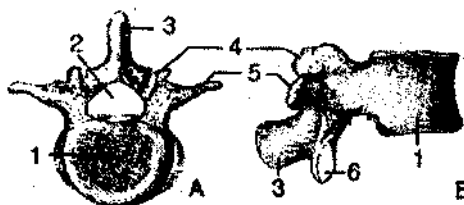


Рис. 77. Позвонок:

А – вид сверху, Б – вид сбоку.
 1 – тело, 2 – позвоночное отверстие, 3 – остистый отросток,
 4 – верхний суставный отросток,
 5 – поперечный отросток,
 6 – нижний суставный отросток

гаются парные поперечные отростки. Вверх и вниз от дуги направлены верхние и нижние суставные отростки. Основания суставных отростков ограничивают верхнюю и нижнюю позвоночные вырезки. При соединении позвонков друг с другом нижняя вырезка вышележащего позвонка и верхняя нижележащего образуют справа и слева межпозвоночные отверстия, через которые проходят спинномозговые нервы и кровеносные сосуды.

Благодаря прямохождению человека существенно отличаются от остальных I и II шейные позвонки, сочленяющиеся с черепом и несущие на себе его тяжесть. *Первый шейный позвонок*, или атлант, лишен остистого отростка (рис. 78). В древности Атласа, или Атланта, считали титаном, который за участие в борьбе против богов был приговорен навеки держать небесный свод. Средняя часть тела Атланта, отделив-

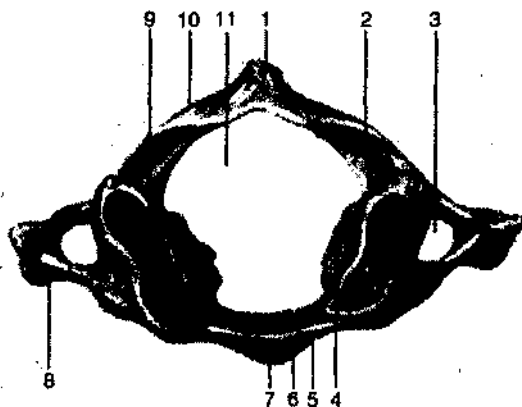
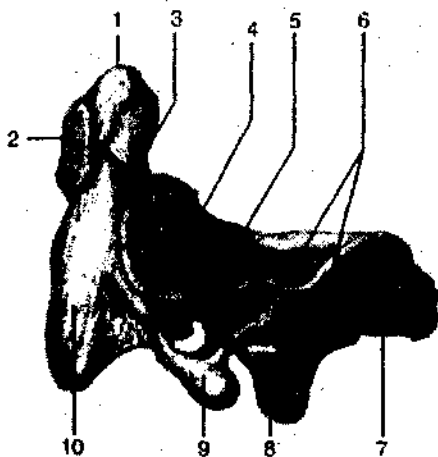


Рис. 78. Первый шейный позвонок:

1 – задний бугорок, 2 – борозда позвоночной артерии, 3 – отверстие позвоночной артерии (поперечное отверстие), 4 – латеральная масса, 5 – ямка зуба, 6 – передняя дуга, 7 – передний бугорок, 8 – поперечный отросток, 9 – верхняя суставная ямка, 10 – задняя дуга

Рис. 79. Второй шейный позвонок:

- 1 – зуб, 2 – передняя суставная поверхность,
- 3 – задняя суставная поверхность,
- 4 – верхняя суставная поверхность,
- 5 – отверстие поперечного отростка,
- 6 – дуга, 7 – остистый отросток,
- 8 – нижний суставной отросток,
- 9 – поперечный отросток, 10 – тело



шись, прислал к телу II позвонка, образовав его зуб. Атлант лишен и суставных отростков. Вместо них на верхней и нижней поверхностях латеральных масс находятся суставные ямки, верхние сочленяются с мышелками затылочной кости, образуя *атлanto-затылочные суставы*; нижние – с верхними суставными поверхностями II-го позвонка, образуя боковые *атлanto-осевые суставы*. *Второй шейный позвонок* носит название «эпистрофей» (рис. 79). «Эпистрофа» – это возвращение, оборачивание. Вокруг вышеупомянутого его зуба и происходят такие вращения атланта вместе с черепом в *срединном атлantoосевом суставе*. Шейные позвонки отличаются от других своими малыми размерами и наличием небольшого отверстия в каждом поперечном отростке (через отверстия проходит позвоночная артерия, направляющаяся в полость черепа).

На боковых поверхностях тел *грудных позвонков* имеются реберные ямки для сочленения с головками ребер, а на утолщенных концах поперечных отростков десяти верхних грудных позвонков имеются реберные ямки, с которыми сочленяются соответствующие им по счету ребра. Пять крупных *поясничных позвонков* обеспечивают большую подвижность этой части позвоночного столба. .

Пять *крестцовых позвонков* у взрослого человека, срастаясь, образуют массивный *крестец* треугольной формы. Направленное вверх основание и суставные отростки I крест-

цового позвонка, сочленяются с V поясничным позвонком. ^
В области соединения образуется закругленный направлен-
ный вперед мыс. На боковых частях крестца находятся уш-
ковидные поверхности для сочленения с тазовыми костями
(*крестцово-подвздошные суставы*). Книзу крестец суживается,
и его канал заканчивается крестцовой щелью. В крестцовом
канале находятся конечные нити спинного мозга и корешки
поясничных и крестцовых спинномозговых нервов. По-латы-
ни крестец - оз засгит. «Сакральный» дословно - это священ- Т
ный, но и скрытый. Эта кость действительно в виде клина
вставлена между подвздошными костями таза. Вместе с ними
крестец образует свод, опирающийся на головки бедренных
костей. Форма крестца не позволяет ему устремиться вниз.
Не может крестец и вдавиться назад, а вперед он не двигается
из-за того, что боковые сочленения его с костями таза не глад-
коплоские, а бугристые. *Копчик* обычно срастается с верхуш-
кой крестца. У взрослого человека копчик образован двумя-
пятью (чаще четырьмя) рудиментарными копчиковыми по-
звонками.

Позвонки связаны между собой с помощью различного вида
соединений» Тела их соединены *межпозвоночными дисками*,
толщина которых в грудном отделе 3-4 мм, в шейном 5-6 мм,
в поясничном 10-12 мм. Межпозвоночные диски построены
из волокнистого хряща. Передняя и задняя продольные связ-
ки укрепляют соединения тел позвонков. Суставные отростки
выше- и нижележащего позвонков сочленены между собой *ду-
гоотростчатými суставами*, аостистые и поперечные - связ-
ками.

Позвоночник человека имеет несколько изгибов. Выпук-
лости позвоночного столба, обращенные дугой вперед, назы-
ваются лордозами, назад - кифозами. Шейный лордоз пере-
ходит в грудной кифоз, который, в свою очередь, сменяется
поясничным лордозом, а затем крестцово-копчиковым кифо-
зом. Функциональная роль изгибов очень велика. Благодаря
им удары, толчки и сотрясения, передающиеся позвоночни-
ку при различных движениях, падении, ослабляются, и со-
держимое черепа как бы амортизировано.

Позвоночный столб человеческого зародыша и плода име-
ет форму дуги, обращенной выпуклостью кзади. У новорож-
денного ребенка позвоночник почти прямой, кривизны раз-
виваются постепенно в связи с тягой мышц. Когда ребенок

начинает держать голову, возникает шейный лордоз (около 3 мес); когда он садится - грудной кифоз (около 6 мес), когда начинает стоять - поясничный лордоз (9-12 мес), а вместе с ним и крестцовый кифоз. Окончательное развитие изгибов позвоночника происходит к шести-семи годам, в это время устанавливается и *центр тяжести* - на уровне второго крестцового позвонка. Отвесная линия этого центра проходит на 5 см кзади от поперечной линии, соединяющей тазобедренные суставы, и на 3 см кпереди от поперечной оси голеностопных суставов.

Позвоночный столб человека весьма подвижен. Движения позвоночника осуществляются вокруг трех осей: *поперечной* - сгибание вперед и разгибание назад, амплитуда этих движений 170-245°; *сагиттальной* ~ боковое сгибание вправо и влево, общий размах движений около 165°; *продольной (вертикальной)* - вращательные движения, общий размах - около 120° и как бы объединяющее их круговое движение.

В шейном и поясничном отделах размах движений наибольший. Объем движений в шейном отделе: сгибание - 70-79°, разгибание - 95-105°, вращение - 80-85°. В грудном отделе подвижность ограничена наличием ребер и грудины, тонкостью межпозвоночных дисков и частично направленными вертикально вниз остистыми отростками. Сгибание, разгибание и боковые сгибания здесь относительно невелики: сгибание до 35°, разгибание до 50°, вращение до 20°. В поясничном отделе толстые межпозвоночные диски способствуют большей подвижности (сгибание до 60°, разгибание до 40-45°), суставные отростки ограничивают ротацию и боковые движения позвоночника.

Грудная клетка образована соединенными между собой ^ц 12 парами ребер, грудиной и 12 грудными позвонками (см. рис. 71). *Ребро* представляет собой длинную плоскую костную пластинку, переходящую спереди в реберный хрящ. Костная часть ребра состоит из головки, на которой находится суставная поверхность для сочленения с телами позвонков, шейки и тела. На телах десяти верхних ребер имеются бугорки, снабженные суставными поверхностями для сочленения с поперечными отростками позвонков. Первые VII ребер называются истинными, хрящ каждого из них соединяется с грудиной, VIII-X ребра называются ложными, концы их хрящей срастаются между собой и с хрящами нижних ребер, об-

ничных частей и носовой части. Лобная кость формирует лоб и несет на себе лобные бугры, являющиеся характерной особенностью человека разумного, а также образует верхние стенки глазниц, полости носа, височных ямок, нижнюю и переднюю стенки передней черепной ямки.

Парная *теменная кость* участвует в формировании крыши (свода) черепа, в центре кости находится теменной бугор.

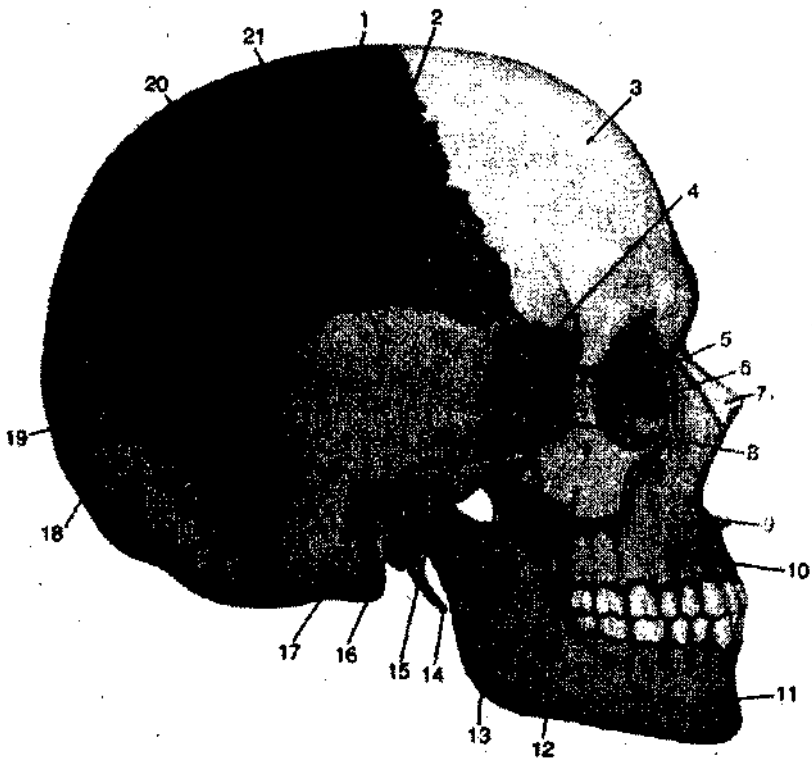


Рис. 80. Череп человека. Вид сбоку:

- 1 – теменная кость, 2 – венечный шов, 3 – лобный бугор, 4 – височная поверхность большого крыла клиновидной кости, 5 – глазничная пластинка решетчатой кости, 6 – слезная кость, 7 – носовая кость, 8 – височная ямка, 9 – передняя носовая ость, 10 – тело верхней челюсти, 11 – нижняя челюсть, 12 – скуловая кость, 13 – скуловая дуга, 14 – шиловидный отросток, 15 – мышелковый отросток нижней челюсти, 16 – сосцевидный отросток, 17 – наружный слуховой проход, 18 – ламбдовидный шов, 19 – чешуя затылочной кости, 20 – верхняя височная линия, 21 – чешуйчатая часть височной кости

Теменные кости участвуют в образовании свода черепа. *Затылочная кость*, участвующая в формировании свода и основания черепа, задней черепной ямки, состоит из четырех частей (базиллярной впереди, двух боковых и чешуи), расположенных вокруг большого (затылочного) отверстия. Два овальных затылочных мышелка, расположенных на наружной поверхности боковых частей, сочленяются с атлантом,

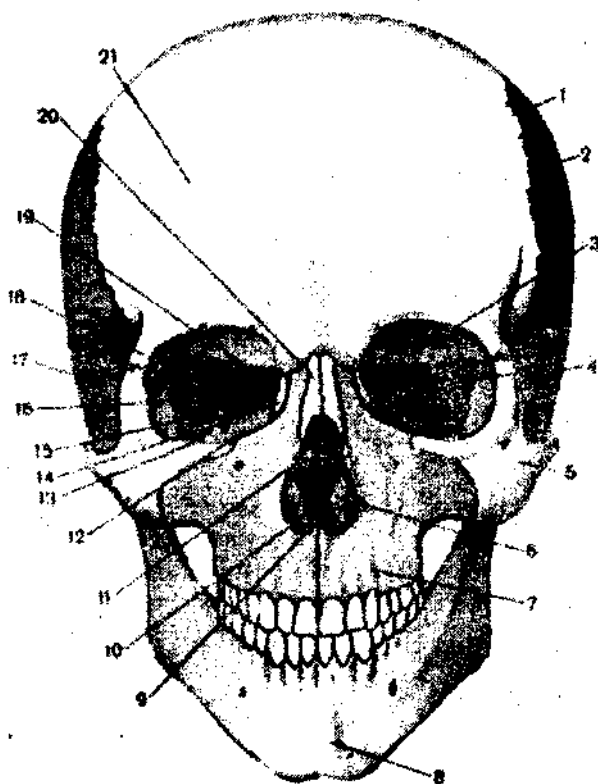


Рис. 81. Череп человека. Вид спереди:

- 1 – венечный шов, 2 – теменная кость, 3 – глазничная часть лобной кости, 4 – глазничная поверхность большого крыла клиновидной кости, 5 – скуловая кость, 6 – нижняя носовая раковина, 7 – верхняя челюсть, 8 – подбородочный выступ нижней челюсти, 9 – полость носа, 10 – сошник, 11 – перпендикулярная пластинка решетчатой кости, 12 – глазничная поверхность верхней челюсти, 13 – нижняя глазничная щель, 14 – слезная кость, 15 – глазничная пластинка решетчатой кости, 16 – верхняя глазничная щель, 17 – чешуйчатая часть височной кости, 18 – скуловой отросток лобной кости, 19 – зрительный канал, 20 – носовая кость, 21 – лобный бугор

образуя *атлантпозатылочные суставы*, в которых совершаются кивательные движения и боковые наклоны головы.

Непарная воздухоносная *клиновидная кость* имеет тело, на верхней поверхности которого находится гипофизарная ямка, где залегает гипофиз. От тела в стороны отходят большие крылья, вверх и латерально - малые крылья, вниз - крыловидные отростки. Клиновидная кость участвует в формировании глазницы, передней черепной, подвисочных и крыловидно-небных ямок.

Наиболее сложно устроена парная воздухоносная *височная кость*, которая участвует в формировании свода и основания черепа и является вместилищем органа слуха и равновесия. Она состоит из пирамиды, в которой расположена барабанная полость и внутреннее ухо; барабанной части, в которой находится наружное слуховое отверстие и наружный слуховой проход; чешуйчатой части, на наружной поверхности которой располагается глубокая нижнечелюстная ямка, куда входит мышечковый отросток нижней челюсти, образуя *височно-нижнечелюстной сустав*. Скуловой отросток, соединяясь со скуловой костью, формирует скуловую дугу.

Непарная воздухоносная *решетчатая кость* состоит из множества ячеек (решетчатые лабиринты), как бы подвешенных к решетчатой пластинке, через отверстия которой в полость черепа входят обонятельные нервы. От медиальных поверхностей лабиринтов с обеих сторон отходят тонкие изогнутые верхняя и средняя носовые раковины, свешивающиеся в полость носа.

Лицевой отдел черепа образован парными костями: верхними челюстями, небными, скуловыми, носовыми, слезными, нижними носовыми раковинами, а также непарными: сошником и нижней челюстью. К лицевому черепу относят и подъязычную кость. Основную массу скелета лицевого черепа образуют челюсти: две верхние и нижняя; другие мелкие кости участвуют в формировании стенок глазниц, носовой и ротовой полостей, определяя вместе с челюстями конфигурацию лицевого черепа. Развитие головного мозга, характер питания и членораздельная речь накладывают существенный отпечаток на строение лицевого черепа. Основную роль в этом играет небольшой (по сравнению с животными) скелет жевательного аппарата - челюстей и слабое развитие жевательных мышц, обусловленное характером питания человека разумного.

Верхняя челюсть - парная воздухоносная кость, которая состоит из тела, содержащего гайморову пазуху, и четырех отростков: лобного, скулового, небного и альвеолярного. Дуга последнего несет зубные альвеолы, отделенные друг от друга межальвеолярными перегородками. Небный отросток, соединяясь с одноименным отростком противоположной кости срединным швом, участвует в образовании твердого неба. Верхняя челюсть участвует в формировании нижней стенки глазницы, боковой стенки полости носа, подвисочной и крыловидно-небной ямок.

Парная *небная кость*, примыкающая сзади к верхней челюсти, участвует в образовании полости носа, передней части твердого неба, носовой перегородки, глазницы и крыловидно-небной ямки. Небная кость состоит из соединенных под прямым углом горизонтальной и перпендикулярной пластинок. Четырехугольные пластинки обеих небных костей, соединяясь между собой, образуют заднюю часть твердого неба.

Нижняя носовая раковина - парная самостоятельная кость, которая расположена в носовой полости, отделяет средний носовой ход от нижнего. Парная, очень тонкая и хрупкая *слезная кость* участвует в образовании медиальной стенки глазницы. Парная *скуловая кость* играет важную роль в создании рельефа лица, она укрепляет лицевой череп. Располагающийся на задней поверхности носа *сошник* образует большую часть носовой перегородки. Край сошника разделяет выход из полости носа на две хоаны.

Нижняя челюсть имеет подковообразную форму. Это единственная подвижная кость черепа, к которой прикрепляются жевательные мышцы. Она состоит из тела и соединенных с ним под углом в 110-130° двух ветвей. По средней линии виден обращенный кпереди *подбородочный выступ*, являющийся *отличительной чертой черепа человека разумного*. На задней поверхности челюсти по средней линии у человека имеется подбородочная ость (острие, шип), к которой прикрепляются мышцы. Верхний край тела нижней челюсти образует альвеолярную дугу, несущую 16 зубных альвеол. Передний отдел дуги закруглен, а сама альвеолярная часть тонкая, что также является одной из отличительных особенностей нижней челюсти человека. Ветви нижней челюсти направляются вверх и оканчиваются двумя отростками - *вечным*, к которому прикрепляется височная мышца, и *мы-*

шелковым, участвующим в образовании комбинированного *височно-нижнечелюстного сустава*, в котором осуществляются поднятие и опускание нижней челюсти, смещение ее вперед и назад, боковые движения.

Особое место среди костей занимает дугообразная *подъязычная кость*, расположенная в передней области шеи между гортанью и нижней челюстью и соединенная с костями черепа лишь связками и мышцами. Кость состоит из тела и двух пар рогов - больших и малых. От последних к шиловидным отросткам височных костей тянутся связки, которые как бы подвешивают кость к черепу.

Соединения костей черепа преимущественно *фиброзные (швы)*. В области лицевого черепа швы ровные, гладкие, плоские (гармоничные), у мозгового черепа - зубчатые* а между теменной и чешуей височной кости - чешуйчатый. На основании черепа у ребенка имеются *хрящевые соединения (синхондрозы)*, которые с возрастом окостеневают, превращаясь в синостозы. Лишь нижняя челюсть образует с черепом подвижное соединение, височно-нижнечелюстной сустав.

Позвоночный столб соединяется с черепом *атлантпозатылочными, срединным и латеральными атлантоосевыми суставами*, в которых осуществляются кивательные, вращательные движения, а также боковые наклоны головы.

Череп как целое. Отдельные кости, соединяясь между собой, формируют сложный и весьма совершенный череп человека, анатомия которого идеально соответствует выполняемым функциям. *Свод черепа* образован чешуей лобной и височной костей, латеральными частями больших крыльев клиновидной кости, теменными костями, верхней частью чешуи затылочной кости. Прочие кости и их части формируют основание черепа, которое прочно соединено с костями лицевого черепа. Очертание крыши черепа у взрослого человека овальное (у новорожденного - пятиугольное), при этом длина черепа больше его ширины. На крыше черепа видны швы: по срединной линии сагиттальный (стреловидный), образованный при соединении соответствующих краев теменных костей. Перпендикулярно к нему, т. е. во фронтальной плоскости, проходит венечный шов, соединяющий чешую лобной кости с теменными костями. Благодаря соединению теменных костей с затылочной чешуей формируется лямбдовидный шов, напоминающий соответствующую греческую

букву ламбда. На верхнебоковой поверхности с каждой стороны видны теменные бугры. Задняя часть свода черепа образована большей частью затылочной и прилегающими к ней частями теменных и височных костей. Снаружи в центре затылочной кости виден наружный затылочный выступ (он прощупывается у живого человека).

При рассмотрении черепа сбоку видны лобная, теменная, височная, затылочная и клиновидная кости, а также *скуловая дуга*, образованная височным отростком скуловой кости и скуловым отростком височной кости, верхняя и нижняя челюсти и *две ямки: височная и крыловидно-небная*.

При изучении черепа спереди видны лобная область, глазницы, вход в полость носа, верхние и нижние челюсти с зубами и скуловые кости. Выпуклый лоб человека разумного образован чешуей лобной кости, на которой по бокам расположены лобные бугры. Надбровные дуги проходят над глазницами, а в надпереносье видна маленькая площадка - глабелла.

На лицевом черепе имеется ряд весьма важных образований. Парная *глазница* представляет собой полость, напоминающую по форме четырехгранную пирамиду с закругленными углами. Основание этой пирамиды обращено вперед и образует вход в глазницу, а верхушка направлена назад и медиально, в ней проходит канал зрительного нерва. В полости глазницы расположены глазное яблоко и вспомогательные образования органа зрения. У латерального края верхней стенки глазницы расположена ямка слезной железы.

Полость носа занимает центральное положение в лицевом черепе. На нижнем крае грушевидного отверстия выступает передняя носовая ось, продолжающаяся кзади в костную перегородку носа, которая делит его полость на две половины. Через парные хоаны полость носа сообщается с полостью глотки. На боковой стенке полости носа, как уже указывалось, выступают три носовые раковины, а также отростки лабиринтов решетчатой кости. Раковины делят боковой отдел полости носа на три носовых хода: нижний, средний и верхний, в которые открываются носослезный канал и полости воздухоносных костей.

Полость рта впереди и с боков ограничена (из костных структур) верхней и нижней альвеолярными дугами с зубами, частично телом и ветвью нижней челюсти, а сверху - твердым небом.

Наружное основание черепа образовано нижними поверхностями мозгового и лицевого черепа и простирается от зубов верхней челюсти спереди до верхней выйной линии сзади, а также от нижнего края скуловой дуги до противоположной (рис. 82). На наружном основании черепа спереди видно костное небо, сзади - большое затылочное отверстие с лежащими по бокам от него затылочными мышцелками, которые сочленяются с атлантом. По бокам расположены сосцевидные отростки, которые у человека развиты хорошо в связи с функцией грудино-ключично-сосцевидных мышц и вертикальным положением головы. Строением нижней поверхности мозга обусловлен сложный рельеф внутреннего основания черепа (рис. 83). Здесь различают три ямки. В передней из них лежат лобные доли полушарий большого мозга. Задние края малых крыльев клиновидной кости отделяют переднюю от более глубокой средней черепной ямки, в которой располагаются височные доли больших полушарий головного мозга, а в гипофизарной ямке турецкого седла - гипофиз. В центре самой глубокой задней черепной ямки видно большое (затылочное) отверстие. В задней черепной ямке расположены мозжечок, варолиев мост и продолговатый мозг. Основная роль в развитии и формировании черепа принадлежит головному мозгу, жевательным мышцам, зубам, органам чувств.

Возрастные особенности строения черепа. В процессе индивидуального развития череп претерпевает существенные изменения. У новорожденного ребенка швов нет, пространства между костями заполнены соединительной тканью. В участках, где сходятся несколько костей, имеется шесть родничков, закрытых соединительнотканью пластинками: два непарных (передний и задний) и два парных (клиновидный и сосцевидный). Самый крупный - передний, или лобный, родничок ромбовидной формы расположен там, где сближаются правая и левая половины лобной и теменные кости (рис. 84). Благодаря родничкам череп новорожденного очень эластичен, его форма может изменяться. Во время прохождения головки плода через родовые пути края костной крыши черепа накладываются черепицеобразно один на другой, что и приводит к уменьшению его размеров. Формирование швов черепа заканчивается в основном к двум годам жизни, к этому времени закрываются и роднички.

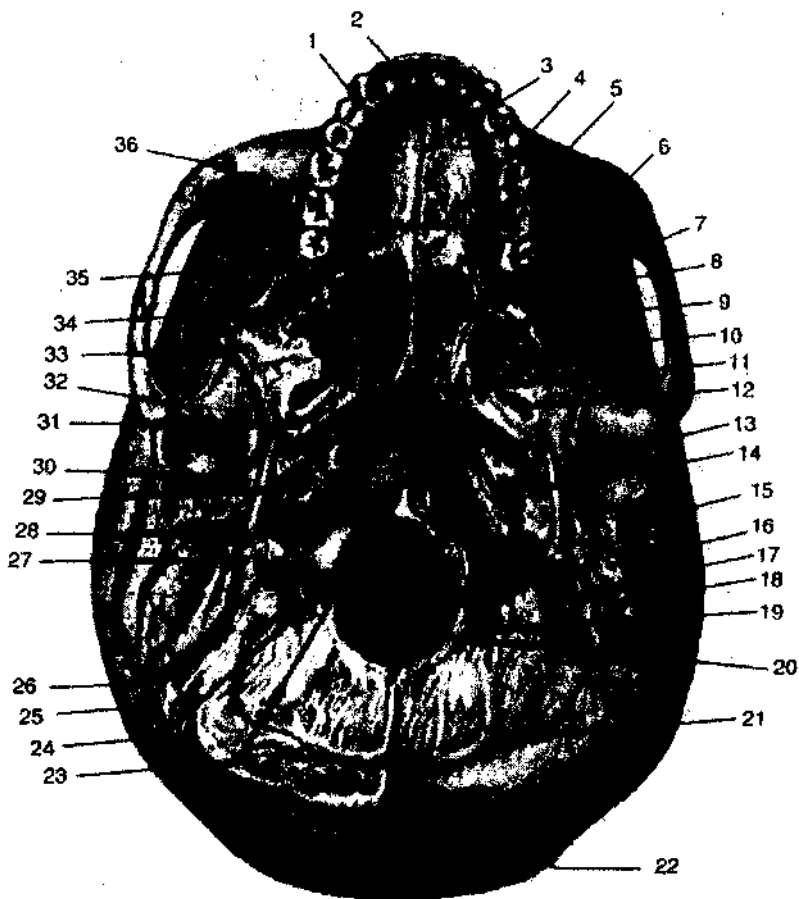


Рис. 82. Наружное основание черепа:

1 - нёбный отросток верхней челюсти. 2 - резцовое отверстие, 3 - срединный нёбный шов, 4 - поперечный небный шов, 5 - хоана, 6 - нижняя глазничная щель, 7 - скуловая дуга, 8 - крыло сошника, 9 - крыловидная ямка, 10 - латеральная пластинка крыловидного отростка, 11 - крыловидный отросток, 12 - овальное отверстие, 13 - нижнечелюстная ямка, 14 - шиловидный отросток, 15 - наружный слуховой проход, 16 - сосцевидный отросток, 17 - сосцевидная вырезка, 18 - затылочный мышцелок, 19 - мышцелковая ямка, 20 - большое (затылочное) отверстие, 21 - нижняя выйная линия, 22 - наружный затылочный выступ, 23 - глоточный бугорок, 24 - мышцелковый канал, 25 - яремное отверстие, 26 - затылочно-сосцевидный шов, 27 - наружное сонное отверстие, 28 - шилососцевидное отверстие, 29 - рваное отверстие, 30 - каменисто-барабанная щель, 31 - остистое отверстие, 32 - суставной бугорок, 33 - клиновидно-чешуйчатый шов, 34 - крыловидный крючок, 35 - большое нёбное отверстие, 36 - скуловерхнечелюстной шов

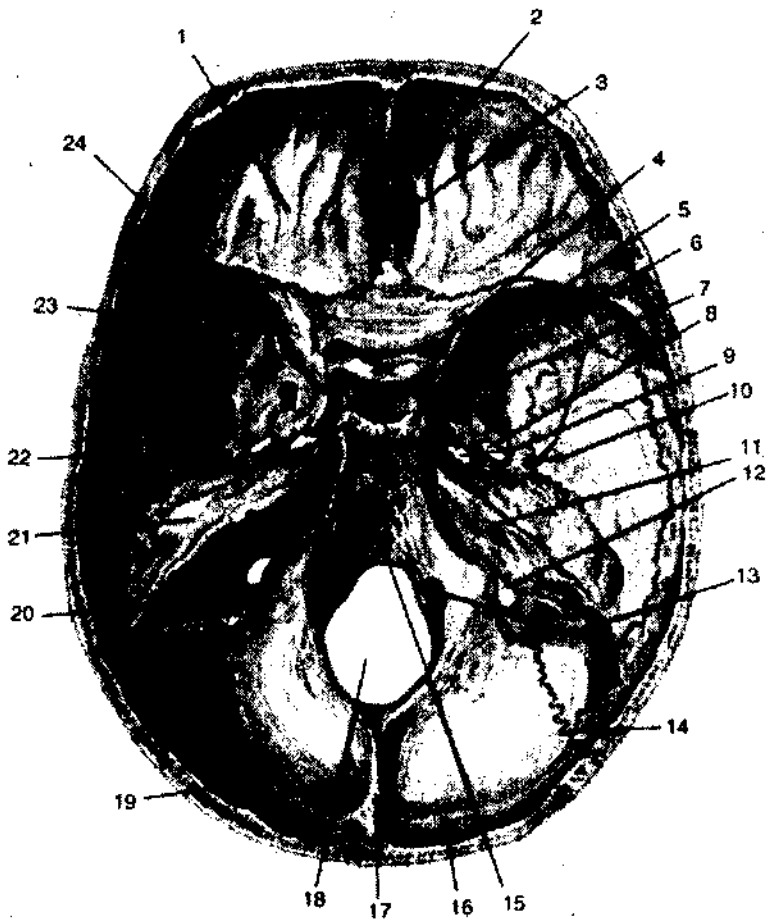


Рис. 83. Внутреннее основание черепа:

- I - глазничная часть лобной кости, 2 - петушинный гребень, 3 - решетчатая пластинка,
 4 - зрительный канал, 5 - гипофизарная ямка, 6 - спинка седла, 7 - круглое отверстие,
 8 - овальное отверстие, 9 - рваное отверстие, 10 - остистое отверстие,
 II - внутреннее слуховое отверстие, 12 - яремное отверстие, 13 - подъязычный канал,
 14 - ламбдовидный шов, 15 - скат, 16 - борозда поперечного синуса, 17 - внутренний
 затылочный выступ, 18 - большое (затылочное) Отверстие, 19 - затылочная чешуя,
 20 - борозда сигмовидного синуса, 21 - пирамида (каменистая часть) височной кости,
 22 - чешуйчатая часть височной кости, 23 - большое крыло клиновидной кости,
 24 - малое крыло клиновидной кости

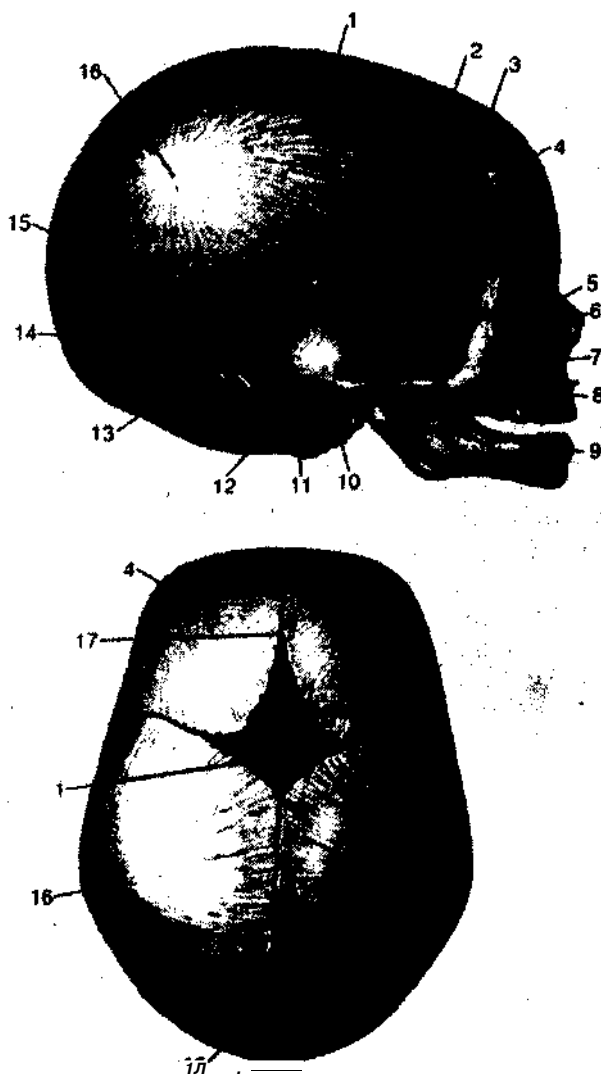


Рис. 84. Череп новорожденного. Вид сбоку и сверху:

- 1 - передний родничок, 2 - клиновидный родничок, 3 - большое крыло клиновидной кости, 4 - лобный бугор, 5 - носовая кость, 6 - слезная кость, 7 - скуловая кость, 8 - верхняя челюсть, 9 - нижняя челюсть, 10 - барабанное кольцо височной кости, 11 г - чешуйчатая часть височной кости, 12 - латеральная часть затылочной кости, 13 -сосцевидный родничок, 14 - затылочная чешуя, 15 - задний родничок, 16-теменной бугор, 17-лобный шов

Именно в области родничков прикладывали медики средневековья горячее железо при болезнях мозга и глаз. После того как формировался рубец, они еще долго вызывали раздражающими средствами нагноение, открывая тем самым, как они считали, путь для скапливающихся вредных веществ. Отсюда и происхождение термина {огйапеПа - фонтанчик. А в конфигурации швов пытались видеть различные буквы, символы, якобы информирующие о судьбе человека.

Соотношения мозгового и лицевого черепа у взрослого и новорожденного различны. Лицо новорожденного ребенка короткое и широкое. Соотношение площади лицевого отдела к мозговому у новорожденного равно 1 : 8, у двухлетнего ребенка - 1 : 6, у пятилетнего - 1 : 4, у десятилетнего - 1 : 3, у взрослой женщины - 1 : 2,5, у взрослого мужчины - 1 : 2.

После рождения рост черепа происходит неравномерно.

1. *Период энергичного роста* - от рождения до семи лет. В течение первого года жизни череп растет более или менее равномерно. От года до трех лет особенно активно увеличивается его задняя часть, что связано с переходом ребенка на втором году жизни к прямохождению. На втором-третьем годах жизни в связи с окончанием прорезывания молочных зубов и усилением функции жевательных мышц значительно усиливается рост лицевого черепа, особенно его основания. К семи годам основание черепа достигает почти такой же длины, как у взрослого человека.

2. *Период замедленного роста* - от 7 до 12-13 лет (начало полового созревания). В это время в основном растет свод мозгового черепа, объем его полости достигает 1200-1300 см³.

3. *В третий период* - после 13 лет - активно растут лобный отдел мозгового и лицевой череп. Проявляются половые различия: у мальчиков лицевой череп растет в длину сильнее, чем у девочек, лицо удлиняется, поэтому если до периода половой зрелости у детей лица округлые, то после ее наступления у юношей, как правило, лицо вытягивается в длину, у девушек - округлость сохраняется. Мужской череп в связи с большими общими размерами тела крупнее женского. Вместимость черепа у мужчин в среднем 1559 см³, у женщин 1347 см³, но относительная вместимость черепа на 1 см длины тела у женщин даже больше, чем у мужчин. Мозговой череп относительно сильнее развит у женщин, а лицевой - у мужчин. Как правило, мужской череп отличается выражен-

ным рельефом в связи с более сильным развитием прикрепляющихся к нему мышц, у женщин рельеф черепа более сглаженный. Зарастание швов начинается в возрасте 20-30 лет, причем у мужчин несколько раньше, чем у женщин.

4. *Четвертый период - преобразования черепа в пожилом и старческом возрасте.* В связи с выпадением зубов альвеолярные отростки верхней и альвеолярная часть нижней челюстей уменьшаются, жевательная функция ослабевает, мышцы частично атрофируются, изменяются. Челюсти утрачивают массивность, однако, если зубы сохраняются, эти изменения не происходят. В силу уменьшения эластичности череп становится более хрупким и легким.

СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ

Конечности образованы поясами и свободными элементами, которые, в свою очередь, подразделены на три сегмента: верхний (проксимальный) имеет одну кость, средний - две и нижний - множество костей. Кости образуют систему рычагов. Скелеты верхней и нижней конечностей гомологичны. Пояс верхней конечности сформирован с каждой стороны двумя костями - лопаткой и ключицей, которые прикреплены к грудной клетке с помощью мышц и связок, а спереди посредством ключицы сочленяются с грудиной. Проксимальный отдел скелета свободной верхней конечности образован плечевой костью, средний - лучевой и локтевой костями и дистальный - 27 костями, которые, в свою очередь, подразделяются на три части: запястье, пясть и фаланги пальцев. Пояс нижних конечностей образован двумя тазовыми костями, каждая из которых сзади сочленяется с крестцом, а спереди - друг с другом. Скелет свободной нижней конечности также состоит из проксимального (бедро), среднего (большеберцовая и малоберцовая кости) и дистального сегментов - 26 костей стопы, также подразделяющейся на три части: предплюсну, плюсну и фаланги пальцев.

Только у человека разумного функция конечностей четко разграничена: верхние являются органом труда, нижние - опоры и передвижения. Особенности анатомического строения руки являются морфологической основой ее функции - труда, специфического только для человека разумного. Длин-

ная ключица, соединяющая свободную верхнюю конечность с костями туловища и отодвигающая руку от него, способствует увеличению объема движений в плечевом суставе. Соединения свободной верхней конечности, особенно в области предплечья и кисти (в первую очередь седловидный запястно-пястный сустав большого пальца), и высокодифференцированные мышцы позволяют выполнять многообразные тонкие и сложные трудовые процессы. Скелет нижней конечности, являющейся у человека органом опоры и перемещения тела в пространстве, состоит из более толстых и массивных костей, соединенных между собой менее подвижными, чем у верхних конечностей, сочленениями.

КОСТИ ВЕРХНЕЙ КОНЕЧНОСТИ

Кости пояса верхней конечности (рис. 85). *Ключица* - парная, 8-образно изогнутая трубчатая кость, которая сочленяется с грудиной и с акромиальным отростком лопатки, образуя *грудино-ключичный* и *акромиально-ключичный* суставы. В этих суставах осуществляются опускание и поднятие ключицы, ее движение вперед и назад, а также вращение и круговые движения.

Лопатка - плоская кость треугольной формы, прилегающая к задней поверхности грудной клетки своей реберной поверхностью. Ее дорсальная поверхность разделена костной остью на две ямки - надостную и подостную, в которой залегают одноименные мышцы. Ость продолжается латерально и кпереди в акромион, сочленяющийся с ключицей. Латеральный угол лопатки заканчивается утолщением с углубленной суставной впадиной, участвующей в образовании *плечевого сустава*.

С глубокой древности лопатке уделяли очень большое внимание. Гадание по лопатке - скапулимантия, было широко распространено у древних греков и арабов. Для предсказаний также использовали лопатку оленей, баранов. Однако насечки на найденных лопатках мамонтов интерпретируют ныне как фиксацию фаз луны.

Кости свободной верхней конечности. *Плечевая кость* - длинная трубчатая кость, состоящая из цилиндрического тела, которое внизу приобретает трехгранную форму, вверху имеет шаровидную головку, сочленяющуюся с лопаткой,

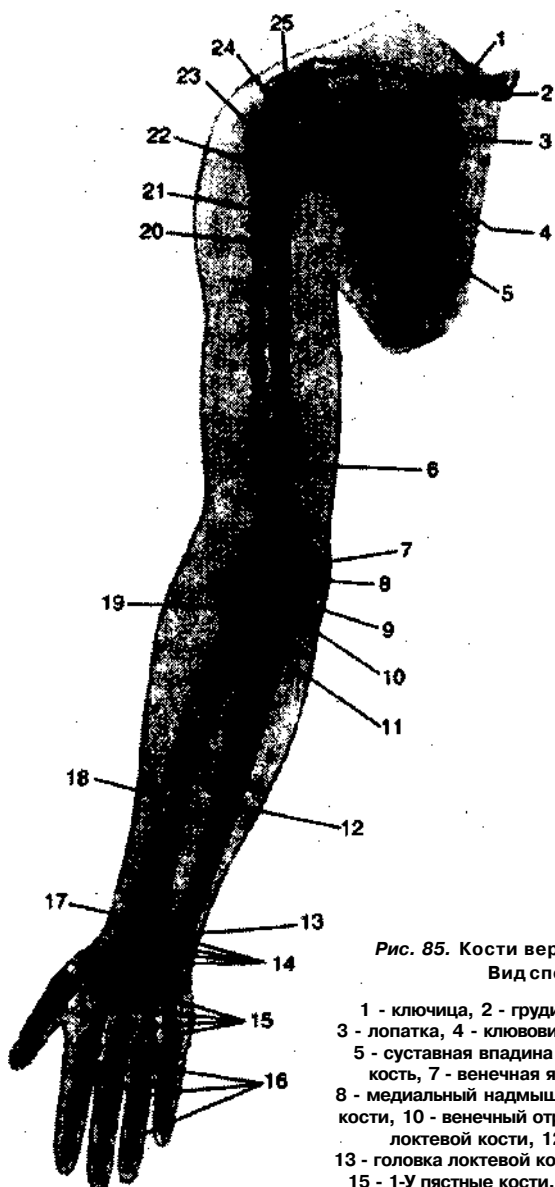


Рис. 85. Кости верхней конечности.

Вид спереди:

- 1 - ключица, 2 - грудной конец ключицы,
- 3 - лопатка, 4 - клювовидный отросток лопатки,
- 5 - суставная впадина лопатки, 6 - плечевая кость, 7 - венечная ямка плечевой кости,
- 8 - медиальный надмыщелок, 9 - блок плечевой кости, 10 - венечный отросток, 11 - бугристая локтевой кости, 12 - локтевая кость,
- 13 - головка локтевой кости, 14 - кости запястья,
- 15 - 1-У пястные кости, 16 - фаланги пальцев,
- 17 - шиловидный отросток лучевой кости,
- 18 - лучевая кость, 19 - головка лучевой кости,
- 20 - гребень большого бугорка,
- 21 - межбугорковая борозда, 22 - большой бугорок, 23 - малый бугорок,
- 24 - головка плечевой кости, 25 - акромион

образуя шаровидный многоосный *плечевой сустав*, который у человека, в связи с прямохождением, наиболее свободен. В плечевом суставе осуществляется сгибание и разгибание руки, ее отведение и приведение, вращение кнаружи и кнутри, а также круговое движение. Движение руки выше плеча происходит благодаря тому, что вся конечность движется вместе с плечевым поясом. Внизу плечевая кость заканчивается сложно устроенным мышелком, образованным блоком и головкой, сочленяющимися с обеими костями предплечья.

Локтевая кость - длинная, трубчатая, ее тело напоминает трехгранную призму. Более массивный верхний эпифиз сочленяется с плечевой и локтевой костями. Нижний эпифиз локтевой кости (ее головка) сочленяется с лучевой костью. Длинная трубчатая *лучевая кость* имеет головку, которая сочленяется с плечевой и локтевой костями. Сложный *локтевой сустав* образован тремя суставами: плечелоктевым, плечелучевым и верхним лучелоктевым. В этом суставе осуществляется сгибание и разгибание предплечья, его вращение (пронация и супинация). Нижний эпифиз лучевой кости сочленяется с верхним рядом костей запястья и локтевой костью.

Кисть делится на три отдела: запястье, пясть и пальцы (рис. 86). Восемь костей *запястья* располагаются в два ряда. В проксимальном лежат (начиная от лучевого края) ладьевидная, полулунная, трехгранная, гороховидная (сесамовидная кость); в дистальном - кость-трапеция (большая многоугольная), трапециевидная, головчатая и крючковидная. Кости запястья сочленяются между собой, кости верхнего ряда - с запястной суставной поверхностью лучевой кости, образуя эллипсоидный *лучезапястный* сустав, в котором осуществляется сгибание, разгибание, приведение и отведение кисти. Кости, расположенные в дистальном ряду запястья, соединяясь между собой и со второй-пятой пястными костями, образуют суставы, укрепленные связками. Они формируют *твердую основу кисти*, которая отличается большой прочностью. Кости запястья образуют костный свод, обращенный выпуклостью к тылу кисти, а вогнутостью в сторону ладони. Благодаря этому формируется борозда запястья, в которой проходят сухожилия пальцев.

Пясть состоит из пяти костей, каждая из которых представляет собой короткую трубчатую кость, сочленяющуюся с

проксимальной фалангой соответствующего пальца, образуя *пястно-фаланговый сустав*, и с костями запястья, образуя *запястно-пястные суставы*. Особенно важен седловидный *запястно-пястный сустав* большого пальца. В нем совершаются разнообразные движения, среди которых большую роль в трудовой деятельности играет противопоставление большого

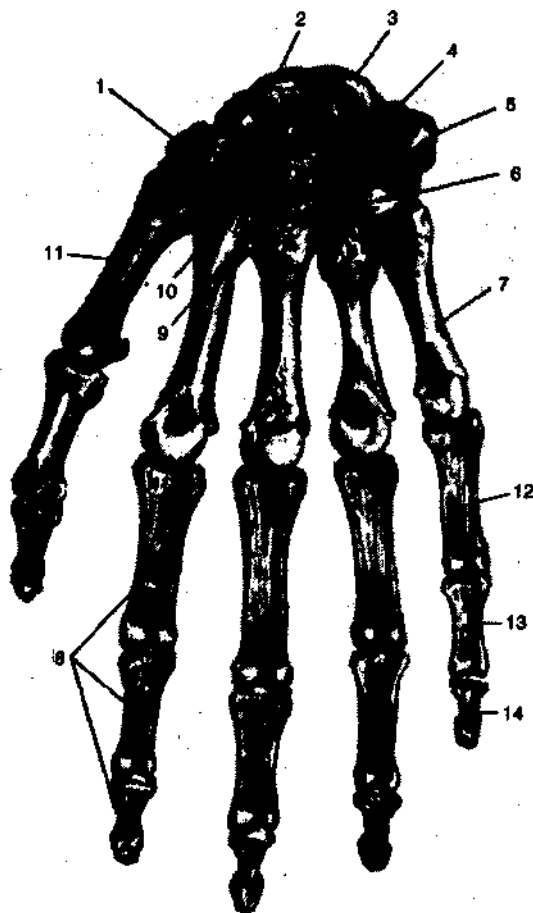


Рис. 86. Кости правой кисти (ладонная поверхность):

1 – кость-трапеция, 2 – ладьеобразная кость, 3 – полулунная кость, 4 – трехгранная кость, 5 – гороховидная кость, 6 – крючковидная кость, 7 – пястная кость, 8 – фаланги пальцев, 9 – головчатая кость, 10 – трапецевидная кость, 11 – пястная кость, 12 – проксимальная фаланга, 13 – средняя фаланга, 14 – дистальная фаланга

пальца остальным. В древности пленным отрубали этот палец, дабы они не могли взять в руки оружие; аналогично поступали и с гребцами на галерах. В пястно-фаланговых суставах осуществляется сгибание и разгибание, приведение и отведение пальца.

Скелет пальцев образован короткими трубчатыми костями - *фалангами*. У первого пальца - две фаланги, у второго-четвертого, - по три. Фаланги сочленяются между собой, образуя блоковидные *межфаланговые суставы*, в которых совершается сгибание и разгибание фаланг.

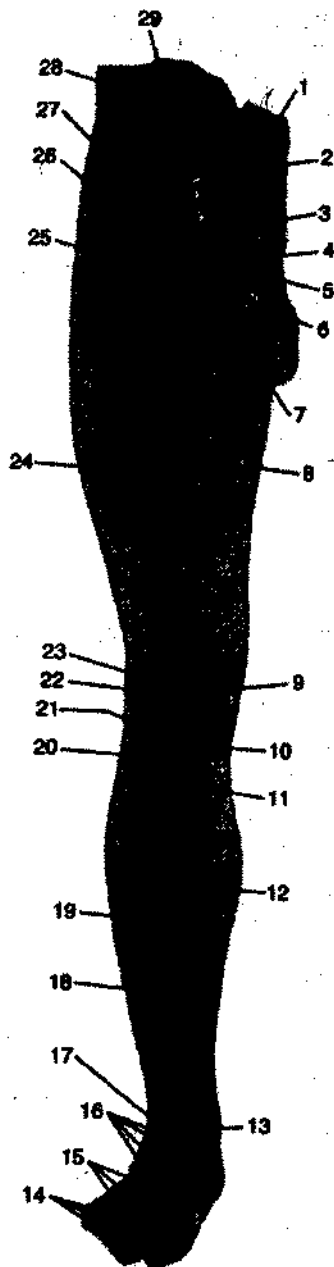
Со времен палеолита известны изображения кисти, найденные на камнях, всевозможных предметах, дверях и стенах домов, надгробных памятниках. Существует большая литература как о каждом пальце кисти, их предназначении, символике, так и о всей кисти. Весьма сложны не только функции, но и теории происхождения асимметрии, а также мифологические представления о правой руке и ее отличиях от левой.

КОСТИ НИЖНЕЙ КОНЕЧНОСТИ

Нижняя конечность человека является органом опоры и передвижения, и ее строение наилучшим образом приспособлено к выполнению этих важных функций. Конечность состоит из пояса - это тазовые кости, между которыми сзади как бы вклинивается крестец, и свободной нижней конечности (рис. 87).

Кости пояса нижней конечности. Тазовая кость - парная плоская кость, образована подвздошной, лобковой и седалищной костями, срастающимися между собой ко времени полового созревания в области вертлужной впадины - глубокой ямки, сочленяющейся с головкой бедренной кости. Подвздошная кость расположена над впадиной, лобковая - впереди и книзу, седалищная - книзу и сзади от нее. Седалищная и лобковая кости ограничивают крупное запирательное отверстие овальной формы, затянутое соединительнотканной запирательной мембраной.

Седалищная кость имеет тело, которое участвует в образовании вертлужной впадины, а ее ветвь ограничивает запирательное отверстие и образует мощный седалищный бугор, хорошо выраженный у человека разумного. *Лобковая кость* также имеет тело, участвующее в формировании вертлужной



**Рис. 87. Кости нижней конечности.
Вид спереди:**

- 1 – крестец, 2 – крестцово-подвздошный сустав,
- 3 – верхняя ветвь лобковой кости,
- 4 – симфизальная поверхность лобковой кости, 5 – нижняя ветвь лобковой кости,
- 6 – ветвь седалищной кости,
- 7 – седалищный бугор,
- 8 – тело седалищной кости,
- 9 – медиальный надмыщелок бедренной кости,
- 10 – медиальный мыщелок большеберцовой кости, 11 – бугристость большеберцовой кости,
- 12 – тело большеберцовой кости,
- 13 – медиальная лодыжка, 14 – фаланги пальцев,
- 15 – кости плюсны, 16 – кости предплюсны,
- 17 – латеральная лодыжка,
- 18 – малоберцовая кость, 19 – передний край большеберцовой кости,
- 20 – головка малоберцовой кости,
- 21 – латеральный мыщелок большеберцовой кости, 22 – латеральный надмыщелок бедренной кости, 23 – надколенник,
- 24 – бедренная кость,
- 25 – большой вертел бедренной кости,
- 26 – шейка бедренной кости,
- 27 – головка бедренной кости,
- 28 – крыло подвздошной кости,
- 29 – подвздошный гребень

впадины, и две ветви - верхнюю и нижнюю, соединяющиеся между собой под углом. На медиальной поверхности угла имеется симфизияльная поверхность, которая, соединяясь с такой же поверхностью противоположной кости, образует лобковый симфиз.

Подвздошная кость состоит из массивного тела и тонкого крыла, оканчивающегося подвздошным гребнем. Вогнутая внутренняя поверхность крыла подвздошной кости формирует подвздошную ямку. Крестцово-тазовая поверхность несет на себе ушковидную поверхность, сочленяющуюся с одноименной поверхностью крестца, образуя плоский *крестцово-подвздошный сустав*, укрепленный мощными связками, в котором практически движения отсутствуют. Благодаря этому образуется прочное тазовое кольцо, имеющее арочное строение, несущее на себе тяжесть туловища и передающее ее массивным костям свободной нижней конечности.

Таз состоит из двух отделов - большого таза и малого таза, которые отделены один от другого пограничной линией, образованной дугообразной линией (правой и левой) подвздошных костей и гребнями лобковых, сзади мысом крестца, впереди - верхним краем лобкового симфиза. *Большой таз* образован крыльями подвздошных костей и телом V поясничного позвонка. *Малый таз* ограничен ветвями лобковых и седалищных костей, седалищными буграми, крестцово-бугорными связками, крестцом и копчиком. Передняя стенка таза короткая - это описанный выше симфиз. Длинная задняя стенка таза образована крестцом и копчиком, боковые стенки - внутренними поверхностями тазовых костей и мощными связками (крестцово-бугорной и крестцово-остистой).

У женщин таз шире и короче, объем его и все размеры больше, чем у мужчин. Кости женского таза тоньше, чем у мужчин. Крестец мужчины более узкий и вогнутый, а мыс выдается вперед, у женщин крестец широкий и уплощенный, а мыс выражен в меньшей степени. Угол, под которым соединяются нижние ветви лобковых костей (подлобковый угол), у мужчин острый (около 70-75°), у женщин приближается к прямому и даже тупому (90-100°). Седалищные бугры и крылья подвздошных костей у женщин расположены дальше друг от друга. Нижнее отверстие женского таза шире, чем у мужчин, оно имеет форму поперечного овала. Итак, половые отличия женского таза сводятся в основном к его большим размерам,

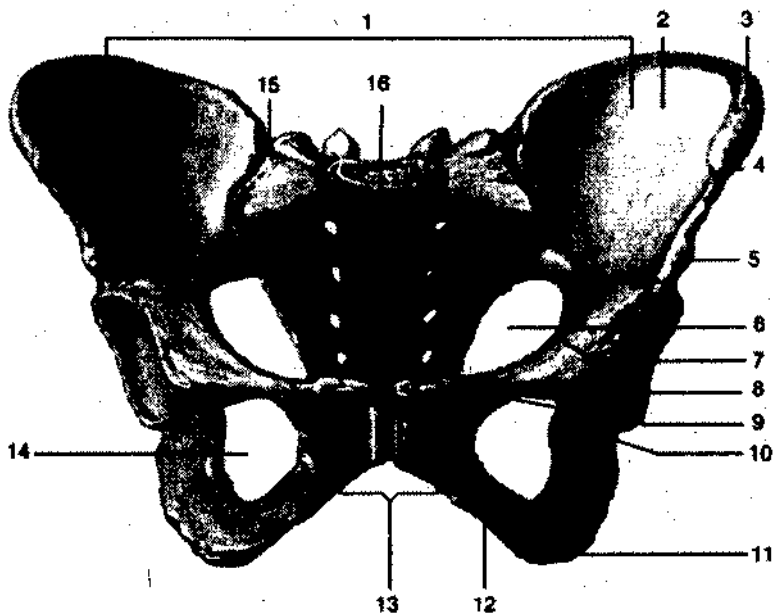


Рис. 88. Женский таз:

- 1 - большой таз, 2 - крыло подвздошной кости, 3 - подвздошный гребень,
 4 - верхняя передняя подвздошная кость, 5 - нижняя передняя подвздошная кость,
 6 - малый таз, 7 - вертлужная впадина, 8 - тело лобковой кости,
 9 - лобковый бугорок, 10 - тело седалищной кости, 11 - седалищный бугор,
 12 - ветвь седалищной кости,
 13 - лобковая дуга, 14 - запирающее отверстие,
 15 - правый крестцово-подвздошный сустав, 16 - крестец

большему объему и увеличению нижнего отверстия (рис. 88). Это связано с выполнением основной функции - таз женщины является вместилищем развивающегося в матке плода, который во время родов покидает полость таза через нижнюю апертуру. Половые различия таза начинают проявляться в возрасте 8-10 лет.

Кости свободной нижней конечности. *Бедренная кость* - наиболее крупная, массивная трубчатая кость скелета человека. Существует прямая корреляция между ее длиной и ростом человека. Шаровидная головка бедренной кости сочленяется с вертлужной впадиной тазовой кости, образуя шаровидный многоостный *тазобедренный сустав*, в котором осуществляются сгибание и разгибание бедра, его отведение

и приведение, вращение внутрь и наружу, круговые движения. Длинная шейка, соединяющая головку с телом бедренной кости, расположена под углом к последнему. У мужчин этот угол тупой (около 130°), у женщин почти прямой. Тотчас под шейкой латерально расположен большой вертел, с медиальной стороны находится малый вертел. Изогнутое вперед тело бедренной кости цилиндрической формы характерно только для человека разумного. Наиболее сложно устроен нижний эпифиз бедренной кости, на котором находятся два мощных мыщелка, разделенные глубокой межмыщелковой ямкой, переходящей впереди в надколенниковую поверхность. *Надколенник* представляет собой сесамовидную кость, лежащую в толще сухожилия четырехглавой мышцы бедра, легко прощупывающуюся у живого человека.

Массивная длинная трубчатая *большеберцовая кость* - единственная из двух костей голени, которая сочленяется с бедренной. Мощный широкий верхний эпифиз имеет два мыщелка, несущие на своих верхних концах суставные поверхности. Для достижения соответствия формы мыщелков бедра суставным поверхностям большеберцовой кости между ними находятся два хрящевых мениска. На боковой поверхности латерального мыщелка большеберцовой кости имеется суставная поверхность, сочленяющаяся с головкой малоберцовой кости. В образовании двухостного сложного комплексного *коленного сустава* участвуют нижний эпифиз бедренной кости, надколенник и верхний эпифиз большеберцовой кости. В коленном суставе осуществляется сгибание и разгибание голени, а при ее полусогнутом положении и вращение. Трехгранное тело большеберцовой кости переходит в ее нижний эпифиз, примерно четырехугольной формы, который несет на себе нижнюю суставную поверхность для сочленения с таранной костью стопы. Медиальный конец его оттянут и образует медиальную лодыжку.

Тонкая длинная трубчатая *малоберцовая кость* имеет головку, на которой расположена суставная поверхность для сочленения с верхним эпифизом большеберцовой кости. Трехгранное тело внизу оканчивается утолщенной латеральной лодыжкой, снабженной суставной поверхностью.

В стопе различают предплюсну, плюсну и пальцы (рис. 89). Кости *предплюсны*, испытывающие большую нагрузку, массивные, прочные. Это семь коротких костей, расположенных

в два ряда. В проксимальном (заднем) - таранная и пяточная кости, в дистальном (переднем) латерально располагается кубовидная кость, медиально - узкая ладьевидная и впереди нее - три клиновидные кости. Нижняя суставная поверхность большеберцовой кости и суставные поверхности лодыжек образуют вилку, которая охватывает блок таранной кости сверху и с боков, образуя сложный блоковидный *голеностопный сустав*, в котором осуществляется тыльное и подошвенное сгибание стопы.

Кости предплюсны соединены между собой множеством суставов. Наиболее крупная пяточная кость соединяется с таранной костью сверху и кубовидной спереди. Ладьевидная, кубовидная и три клиновидные кости соединяются между собой, а первые две, кроме того, - с пяточной и таранной; клиновидная и кубовидная - с плюсневými костями. Многочисленные соединения костей стопы укреплены прочными связками - В межплюсневых суставах движения чаще всего сочетанные: вращение пяточной кости вместе с ладьевидной и передним концом стопы вокруг косой сагиттальной оси. При вращении стопы внутрь (пронация) латеральный край ее поднимается, при вращении кнаружи (супина-

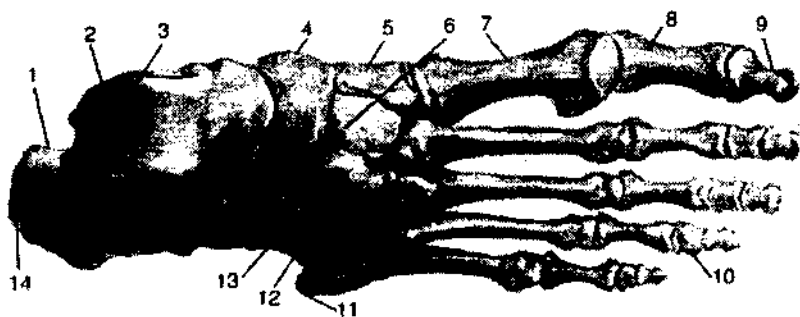


Рис. 89. Кости правой стопы:

- 1 - пяточная кость, 2 - блок таранной кости, 3 - таранная кость,
- 4 - ладьевидная кость, 5 - медиальная клиновидная кость,
- 6 - промежуточная клиновидная кость,
- 7 - I плюсневая кость, 8 - проксимальная фаланга, 9 - дистальная фаланга,
- 10 - средняя фаланга, 11 - бугристость V плюсневой кости, 12 - кубовидная кость,
- 13 - латеральная клиновидная кость, 14 - пяточный бугор

ция) медиальный край приподнимается, тыльная поверхность стопы поворачивается в латеральную сторону.

Пять коротких трубчатых *плюсневых* костей своими основаниями сочленяются с клиновидными и кубовидной костями, образуя малоподвижные *предплюсне-плюсневые суставы*, а своими головками - с основаниями соответствующих проксимальных фаланг.

Скелет пальцев образован короткими трубчатыми костями - *фалангами*. Количество их соответствует фалангам пальцев кисти, однако они отличаются небольшими размерами. Каждая проксимальная фаланга своим основанием сочленяется с соответствующей плюсневой костью. В эллипсоидных двухостных *плюсне-фаланговых суставах* производится сгибание, разгибание, приведение и отведение пальцев. Головка проксимальной фаланги сочленяется со средней фалангой, последние - с основаниями дистальных фаланг. В блоковидных одноостных *межфаланговых суставах* осуществляется сгибание и разгибание.

Стопа человека - орган опоры и передвижения - несет на себе всю тяжесть человеческого тела. Это накладывает существенный отпечаток на ее строение и характер соединения костей. *Стопа построена по типу прочной и упругой сводчатой арки с короткими пальцами*. Основные особенности строения стопы современного человека разумного - это наличие сводов, прочность, пронированное положение, укрепление медиального края, укорочение пальцев, укрепление и приведение первого пальца, который, в отличие от большого пальца кисти, не противопоставляется остальным, и расширение его дистальной фаланги. Формирование сводов обусловлено тем, что кости медиального края предплюсны лежат выше, чем кости латерального края. Следует подчеркнуть, **что лишь у человека разумного имеется сводчатая стопа**. Она представлена пятью продольными и одним поперечным сводами (дугами), которые обращены выпуклостью кверху (рис. 90). Своды образованы сочленяющимися между собой костями предплюсны и плюсны. Каждый *продольный свод* начинается от одной и-той же точки пяточной кости, включает кости предплюсны и соответствующую плюсневую кость. В образовании первого свода - (медиального) — участвует таранная кость. Стопа в целом имеет три точки опоры: пяточный бугор и головки первой и пятой плюсневых костей. Продольные своды



Рис. 90. Свод стопы

имеют неодинаковую высоту, наиболее высокий из них второй свод (вторая дуга). В результате формируется *поперечный свод* стопы, в образовании которого принимают участие ладьевидная, клиновидные и кубовидные кости. Конструкция стопы в виде сводчатой арки у живого человека поддерживается благодаря форме костей, прочности связок (пассивные «затяжки» стопы) и тонусу мышц (активные «затяжки»). В соединениях костей стопы особенно ярко проявляется диалектическая зависимость структуры и функции. С помощью специальных упражнений можно добиться изумительной гибкости позвоночника, увеличить объем движений во всех суставах и предотвратить их возрастные изменения.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Перечислите основные функции скелета.
2. Что такое хондрон? Как он построен?
3. Что такое остеон? Как он построен?
4. По каким основным признакам классифицируются кости?
5. Чем обеспечивается прочность кости (механические свойства)?
6. От чего зависят форма и рельеф костей?

7. Какие группы соединений костей друг с другом выделяют в анатомии?
8. Дайте анатомическую и функциональную характеристику каждому виду соединения костей.
9. Назовите составные части, обязательные для каждого сустава.
10. Назовите виды суставов по форме их суставных поверхностей.
11. В чем причина снижения подвижности суставов по мере увеличения возраста человека?
12. Какие кости относят к суставному скелету?
13. Какие части выделяют у позвонка?
14. Чем отличаются I и II шейные позвонки от остальных позвонков и с чем это связано?
15. Назовите и охарактеризуйте анатомические структуры, участвующие в образовании грудной клетки.
16. Сколько костей и какие входят в состав мозгового черепа? С какими костями соединяется каждая кость?
17. Сколько костей и какие входят в состав лицевого черепа? С какими костями соединяется каждая кость?
18. Какие придаточные полости (пазухи) полости носа вы знаете? Где они располагаются? В какие носовые ходы они открываются?
19. Каковы отличительные особенности черепа новорожденного ребенка?
20. Какими костями ограничены роднички черепа новорожденного? В какие сроки каждый родничок зарастает?
21. Какие формы черепа вы знаете? Какие отличия имеют черепа разной формы?
22. Чем отличается мужской череп от женского?
23. Какие свойства в строении черепа появились у человека в связи с вертикальным положением тела (прямохождением)?
24. Какие выделяют периоды роста и развития черепа?
25. Какие соединения позвонков друг с другом вы знаете? Как они построены в различных отделах позвоночного столба?
26. Расскажите, какие имеются соединения черепа с позвоночным столбом.
27. Какие изгибы позвоночного столба вы знаете? В каком возрасте и по какой причине они появляются?

28. Вокруг каких осей возможны движения у позвоночного столба?

29. Назовите суставные поверхности на костях верхней конечности. Для чего предназначена каждая такая поверхность?

30. Назовите кости верхней и нижней конечностей.

31. Дайте сравнительную характеристику костей верхней и нижней конечностей в связи с их различными функциями у человека.

32. Назовите суставы верхней конечности.

33. Назовите суставы нижней конечности.

34. Сколько костей входит в состав кисти?

35. Сколько костей входит в состав стопы?

36. В каком возрасте заканчивается сращение костей таза в единую тазовую кость?

37. Какие особенности строения плечевого сустава позволяют выполнять в нем различные движения с большим размахом?

38. Какие особенности строения суставов кисти позволяют противопоставлять первый (большой) палец остальным пальцам?

39. Какие признаки отличают мужской таз от женского?

40. Какие своды стопы вы знаете? Какие образования служат пассивными и активными затяжками этих сводов?

41. Какова зависимость между строением костей и их функцией?

АКТИВНАЯ ЧАСТЬ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

И. М. Сеченов в книге «Рефлексы головного мозга» пишет: «Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению - мышечному движению. Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на

бумаге - везде окончательным фактом является мышечное движение».

Скелетные мышцы приводят в движение кости, активно изменяют положение тела человека, участвуют в образовании стенок ротовой, брюшной полостей, таза, входят в состав стенок глотки, верхней части пищевода, гортани, осуществляют движения глазного яблока и слуховых косточек, дыхательные и глотательные движения. Скелетные мышцы удерживают тело человека в равновесии, перемещают его в пространстве. Общая масса скелетной мускулатуры у новорожденного ребенка 20-22% массы тела; у взрослого человека достигает 40%; у пожилых и старых людей уменьшается до 25-30%. У человека около 400 поперечнополосатых мышц, сокращающихся произвольно под воздействием импульсов, поступающих по нервам из центральной нервной системы.

Пучки поперечнополосатых мышечных волокон образуют скелетные мышцы, которые иннервируются мотонейронами - двигательными нейронами передних рогов спинного мозга (см.: «Спинальный мозг»). В зависимости от ряда морфофизиологических показателей (толщины волокон, содержания в них миоглобина, количества митохондрий, активности окислительных ферментов) различают красные, белые и промежуточные поперечнополосатые мышечные волокна. *Красные волокна* богаты саркоплазмой, миоглобином и митохондриями, активность окислительных ферментов в них высокая, однако они самые тонкие, количество миофибрилл в них невелико, и они расположены группами. Более толстые *промежуточные волокна* беднее миоглобином и митохондриями. И, наконец, самые толстые *белые волокна* содержат меньше всего саркоплазмы, миоглобина и митохондрий, но количество миофибрилл в них больше и располагаются они равномерно, в них ниже активность окислительных ферментов. Структура и функция волокон неразрывно связаны между собой. С функциональной точки зрения мышца состоит из двигательных единиц. Каждая *двигательная единица* - это группа мышечных волокон (миосимпластов), иннервируемых одним двигательным нейроном передних рогов спинного мозга, которые сокращаются одновременно. У человека двигательная единица, как правило, состоит из 150 (и более) мышечных волокон, причем в различных мышцах число волокон, входящих в состав двигательной единицы, различно. Так, например, в наружной прямой мышце глаза чело-

века двигательная единица включает 13-20 мышечных волокон, в двуглавой мышце плеча - 750-1000, в медиальной головке икроножной мышцы - 1500-2000 (И. Рюэгг, 1985). Будучи иннервируемыми одним двигательным нейроном, все мышечные волокна одной двигательной единицы сокращаются одновременно, но различные двигательные единицы могут сокращаться как одновременно, так и последовательно.

Поперечнополосатые мышечные волокна одной двигательной единицы идентичны по своему строению и функциональным особенностям. Различают две разновидности двигательных единиц: медленные и быстрые. *Медленные двигательные единицы* состоят из небольшого числа богатых митохондриями и окислительными ферментами красных мышечных волокон, которые хорошо кровоснабжаются (4-6 капилляров на одно мышечное волокно). Такие двигательные единицы развивают небольшую силу, сокращаются медленно, выполняют длительную работу умеренной мощности, практически не утомляясь.

Быстрые двигательные единицы, в свою очередь, подразделяются на две группы: легко утомляемые и устойчивые к утомлению. Легкоутомляемые образованы большим количеством белых мышечных волокон, они сокращаются с большой скоростью, развивая при этом большую силу, однако быстро утомляются. Эти двигательные единицы способны выполнять большую работу в течение короткого времени. *Быстрые, устойчивые к утомлению двигательные единицы* сильные и сокращаются быстро. Они образованы промежуточными волокнами, которые по своим морфофункциональным особенностям занимают положение между медленными неустойчивыми (красные) и быстрыми утомляемыми (белые).

Скелетные мышцы человека содержат мышечные волокна всех типов, однако в зависимости от функции мышцы в ней преобладает тот или иной тип волокон. Например, в четырехглавой мышце бедра человека относительное количество «красных» волокон (медленных единиц) колеблется в пределах от 40 до 98%. В то же время соотношение тех и других в каждой мышце строго индивидуально и детерминировано генетически (Б. К. УШйе, 1976). Чем больше в мышцах «белых» (быстрых) волокон, тем человек лучше приспособлен к выполнению физической работы, требующей большой силы и скорости; чем больше «красных» (медленных) волокон, тем

выносливее человек. Аналогичные отношения и у животных. У длительно летающих птиц, например, в грудных мышцах преобладают красные волокна, в то время как у нелетающих кур-т белые.

Мышца как орган состоит из пучков поперечнополосатых мышечных волокон, каждое из которых покрыто соединительнотканной оболочкой (эндомизией). Пучки волокон различной величины отделены друг от друга прослойками соединительной ткани, которые образуют перимизий. Мышца в целом покрыта наружным перимизием (эпимизией), который переходит на сухожилие (рис. 91). Из эпимизия в мышцу проникают кровеносные сосуды, разветвляющиеся во внутреннем перимизий и эндомизий, в последнем располагаются капилляры и нервные волокна. Мышцы и сухожилия богаты чувствительными нервными окончаниями, воспринимающими «мышечное и сухожильное чувство» - информацию о тоне мышечных волокон, степени их сокращения, растяжении сухожилий - и передающими ее по нервам в мозг. Эти рецепторы образуют нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена, окруженные соединительнотканной капсулой. Двигательные окончания аксонов образуют моторные бляшки (аксомышечные синапсы), напоминающие по своему строению синапсы.

Мышечные пучки формируют брюшко, переходящее в сухожильную часть. Проксимальный отдел мышцы - ее головка - начинается от кости; дистальный конец - хвост (сухожилие) - прикрепляется к другой кости. Исключением из этого правила являются мимические мышцы, мышцы дна полости

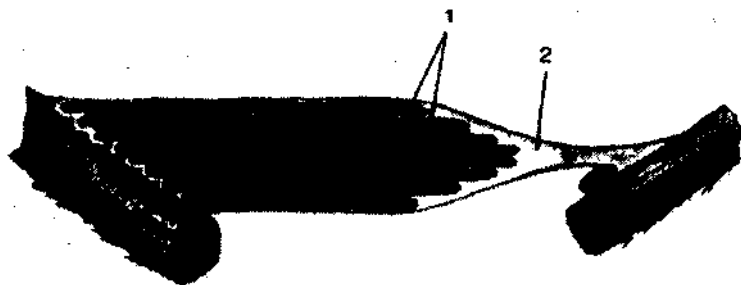


Рис. 91. Схема начала и прикрепления мышцы:

1 - мышечные пучки, 2 - сухожилие

рта и промежности, которые не прикрепляются к костям. Начало мышцы находится проксимальнее, чем точка ее прикрепления, которая располагается дистальнее. Начало сокращающейся мышцы остается неподвижным, это ее фиксированная точка. На другой кости, к которой прикрепляются мышцы, находится подвижная точка. При сокращении мышцы она изменяет свое положение. При некоторых движениях положения фиксированной и подвижной точек меняются.

Сухожилия различных мышц отличаются друг от друга. Так, мышцы конечностей имеют узкие и длинные сухожилия. Широкое и плоское сухожилие, сухожильное растяжение, или апоневроз, характерно для мышц, участвующих в формировании стенок полостей тела. Брюшко некоторых мышц разделено промежуточным сухожилием, например двубрюшная мышца. На протяжении некоторых мышц имеются промежуточные сухожилия, называемые сухожильными перемычками, например прямая мышца живота. Будучи относительно тонким, сухожилие мало растяжимо, обладает значительной прочностью и выдерживает огромные нагрузки. Так, например, сухожилие четырехглавой мышцы бедра способно выдержать растяжение силой в 600 кг, ахиллово сухожилие - в 400 кг.

Форма мышцы связана с ее функцией. На конечностях чаще всего встречаются мышцы веретенообразной формы, так как они прикрепляются общими своими концами к длинным костям, выполняющим роль рычагов (например, двуглавая мышца плеча). Мышцы лентовидной формы, либо в виде пластин, участвуют в образовании стенок туловища (например, косые и поперечные мышцы живота). Пучки некоторых мышц расположены циркулярно (например, круговая мышца рта). Эти мышцы - сжиматели, они окружают ротовое, заднепроходное и другие естественные отверстия тела человека.

Мышцы имеют ряд вспомогательных образований. Каждая мышца или группа сходных по функциям мышц окружены своей собственной *фасцией*. Если мышцы лежат в несколько слоев, то между соседними мышцами располагаются листки фасции: между поверхностными - поверхностный, между глубокими - глубокий. Поверхностная фасция отделяет мышцы от подкожной клетчатки. Она целиком окутывает все мышцы какой-нибудь области (например, конечности). Мышечные перегородки разделяют группы мышц, выполняющих различную функцию.

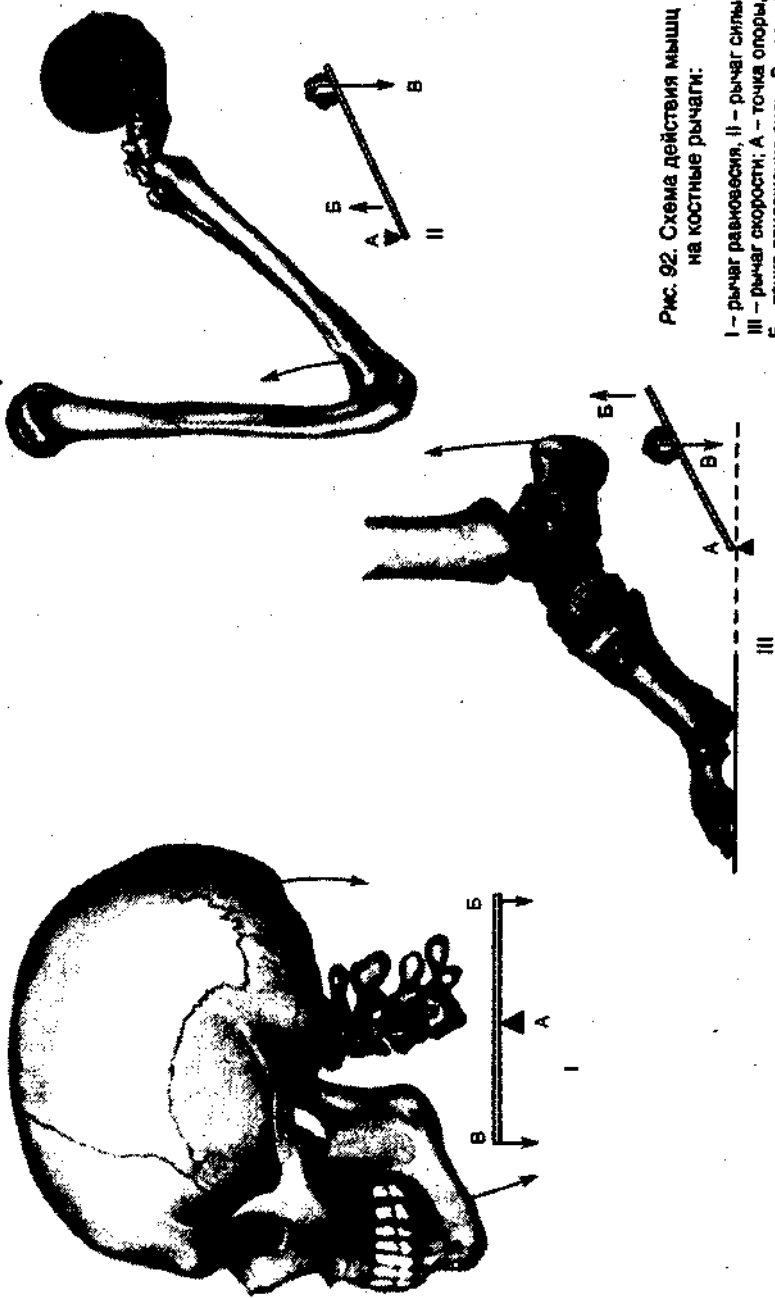


Рис. 92. Схема действия мышц на костные рычаги:

I - рычаг равновесия, II - рычаг силы, III - рычаг скорости; А - точка опоры, В - точка приложения силы, В - точка сопротивления

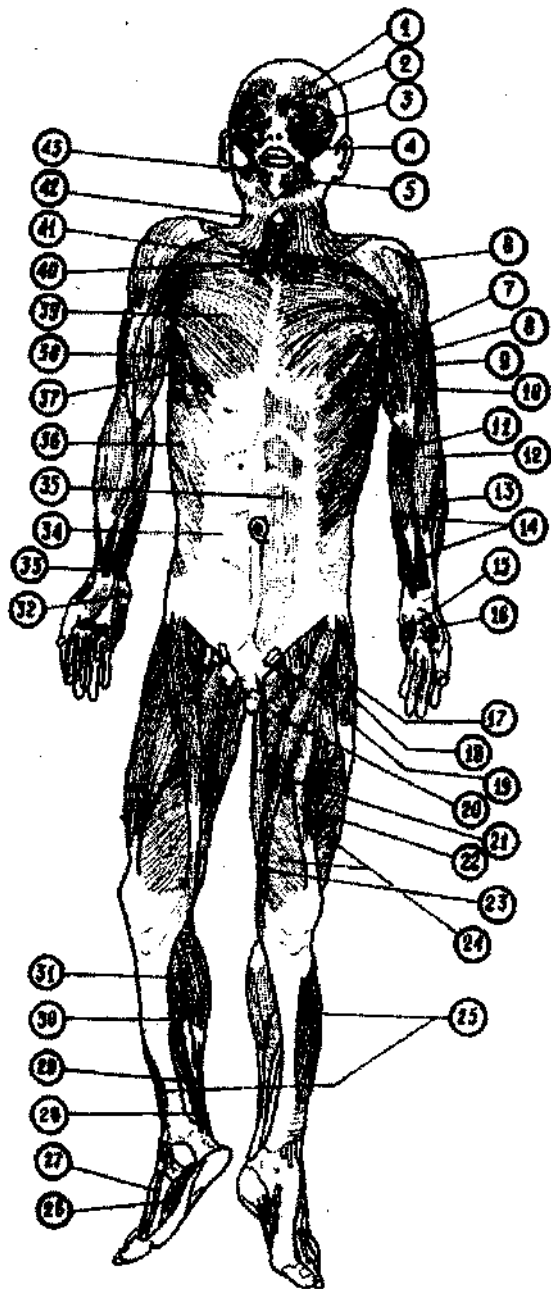
Синовиальное влагалище отделяет движущееся сухожилие от неподвижных стенок фиброзного влагалища и устраняет их трение. Синовиальное влагалище представляет собой заполненную небольшим количеством жидкости полость, ограниченную висцеральным и париетальным листками.

Элементы биомеханики. При сокращении концы мышцы, прикрепленные к костям, приближаются друг к другу. Кости, соединенные суставами, действуют как рычаги. В биомеханике выделяют два типа рычагов: рычаг первого рода - точки приложения действующих на него сил (сопротивления и приложения силы) находятся по разные стороны от точки опоры; рычаг второго рода - обе силы прилагаются по одну сторону от точки опоры (рис. 92).

Изменяя положение костных рычагов, мышцы действуют на суставы. При этом каждая мышца влияет на сустав только в одном направлении. У одноосного сустава (цилиндрический, блоковидный) имеются две действующие на него мышцы, являющиеся *антагонистами*; одна мышца - сгибатель, другая - разгибатель. В то же время на каждый сустав в одном направлении действуют, как правило, две и более мышцы, являющиеся *синергистами*. У двуосного сустава (эллипсоидный, мышцелковый, седловидный) мышцы группируются соответственно двум его осям, вокруг которых совершаются движения. К шаровидному суставу, имеющему три оси движения (многоосный сустав), мышцы прилегают со всех сторон. Так, например, в плечевом суставе имеются мышцы сгибатели и разгибатели (движения вокруг фронтальной оси), отводящие и приводящие (движения вокруг сагиттальной оси) и вращатели, осуществляющие движения вокруг продольной оси: вовнутрь (пронаторы) и кнаружи (супинаторы).

В группе мышц синергистов или антагонистов имеются главные, которые осуществляют конкретное движение, и вспомогательные, которые как бы моделируют движения и создают его индивидуальный характер. При сокращении соответствующих мышц тело человека, не совершая тех или иных движений, удерживается в определенном положении. Исходя из этого, различают три вида работы мышц: преодолевающую, уступающую и удерживающую.

Точка приложения равнодействующих всех сил по отношению к телу человека - это центр его тяжести. Общий центр тяжести у мужчин расположен на уровне II крестцового по-



звонка, у женщин - несколько ниже, у детей - выше; у новорожденного - на уровне VI грудного, у двухлетней) - I поясничного, у шестилетнего - III поясничного позвонка.

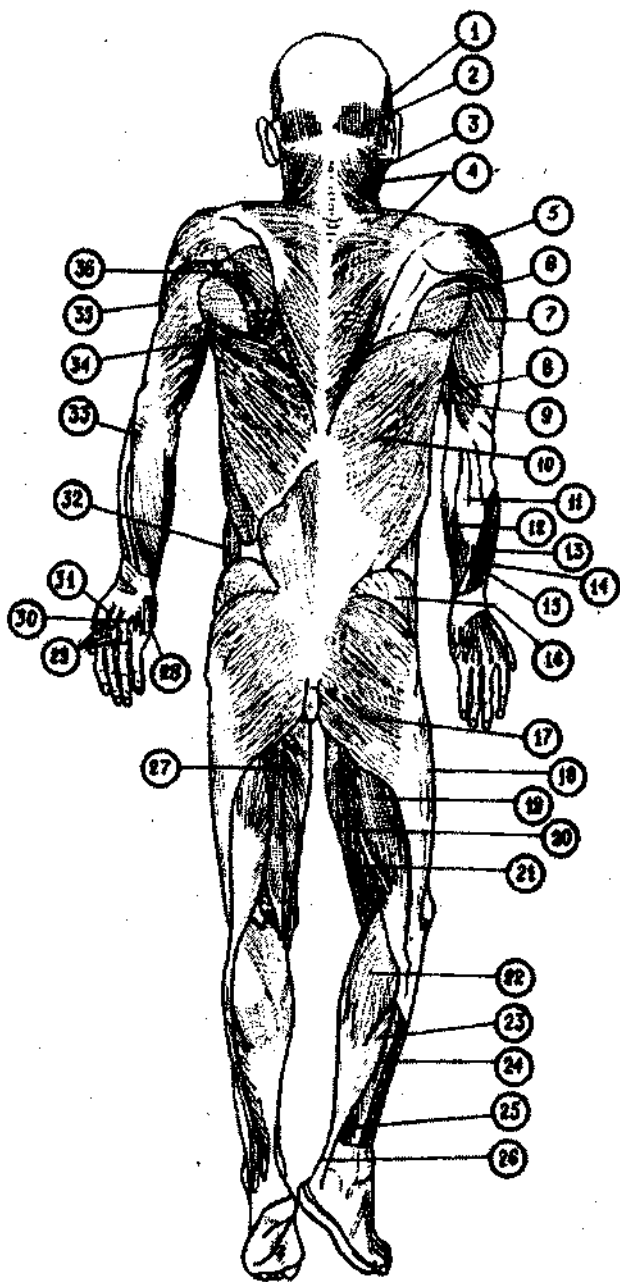
Скелетные мышцы тела человека представлены на рис. 93., 94.

Мышцы головы делятся на две группы: мимические и жевательные. Однако следует подчеркнуть, что в ряде случаев они функционируют совместно (членораздельная речь, жевание, глотание, зевота). Мимические мышцы располагаются под кожей лица, в основном радиально или циркулярно вокруг ротового, носового отверстий, глазницы, наружного слухового прохода. Они начинаются от костей или фасций и вплетаются в кожу, осуществляя мимические движения. К мимическим относятся мышцы свода черепа, ушной раковины, окружности глазной и ротовой щелей, носовых отверстий.

Жевательные мышцы располагаются на боковых отделах черепа по четыре с каждой стороны, две из них (*жевательная и височная*) - более поверхностно, две (*крыловидные*) - в нижне-височной ямке. Все они начинаются на костях лица и прикрепляются к нижней челюсти, приводя ее в движение. Жевательные мышцы человека менее развиты, чем у человекообразных обезьян.

РИС. 93. Поверхностные мышцы (передняя поверхность):

- 1 - лобное брюшко затылочно-лобной мышцы, 2 - мышца гордецов, 3 - круговая мышца глаза, 4 - большая и малая скуловые мышцы, мышца, поднимающая угол рта, мышца, поднимающая верхнюю губу и крыло носа, 5 - мышца смеха, мышца, опускающая угол рта, 6 - дельтовидная мышца, 7 - короткая головка двуглавой мышцы плеча, 8 - длинная головка двуглавой мышцы плеча, 9 - латеральная головка, длинная головка трехглавой мышцы плеча, 10 - плечевая мышца, 11 - круглый пронатор, 12 - локтевая и локтевая мышца, 13 - длинная мышца, отводящая большой палец кисти, 14 - лучевой и локтевой сгибатель запястья, 15 - мышца, отводящая мизинец, 16 - короткая мышца, отводящая большой палец кисти, 17 - напрягатель широкой фасции бедра, 18 - подвздошно-поясничная мышца, 19 - гребенчатая мышца, 20 - длинная приводящая мышца, 21 - тонкая мышца, 22 - прямая мышца бедра, 23 - портняжная мышца, 24 - латеральная широкая мышца бедра, медиальная широкая мышца бедра, 25 - передняя большеберцовая мышца, 26 - мышца, отводящая большой палец стопы, 27 - сухожилие длинного разгибателя пальца, 28 - пяточное (ахиллово) сухожилие, 29 - длинный сгибатель пальцев стопы, 30 - камбаловидная мышца, 31 - икроножная мышца, 32 - короткая ладонная мышца, 33 - длинная ладонная мышца, 34 - апоневроз наружной косой мышцы живота, 35 - прямая мышца живота, 36 - наружная косая мышца живота, 37 - передняя зубчатая мышца, 38 - широчайшая мышца спины, 39 - большая грудная мышца, 40 - грудино-подъязычная мышца, 41 - грудино-ключично-сосцевидная мышца, 42 - подкожная мышца шеи, 43 - мышца, опускающая нижнюю губу



Мышцы спины. Спина занимает заднюю поверхность туловища от наружного затылочного выступа и верхней выйной линии наверху до крестцово-подвздошных сочленений, задних отделов гребней подвздошных костей и копчика внизу. Спереди область спины ограничена задними подмышечными линиями. Мышцы спины располагаются послойно. Различают поверхностные и глубокие мышцы.

Поверхностные мышцы. Это *трапецевидная, широчайшая спины, большая и малая ромбовидные, поднимающая лопатку, верхняя и нижняя задние ромбовидные.* Они прикрепляются к лопатке, ключице, плечевой кости и осуществляют их движение. Последние две прикрепляются к ребрам, участвуют в акте вдоха.

Глубокие мышцы. К глубоким относятся *ременная мышца шеи и головы, мышца, выпрямляющая позвоночник,* которые особо развиты у человека в связи с прямохождением, а также *поперечно-остистая, межостистые и межпоперечные.* Эти мышцы разгибают позвоночник и удерживают тело человека в вертикальном положении. Четыре *подзатылочные мышцы* (большая и малая прямые, верхняя и нижняя косые) осуществляют движения головы.

Мышцы шеи. Область шеи наверху ограничена линией, идущей по нижнему краю тела и ветви нижней челюсти до височно-нижнечелюстного сустава и вершины сосцевидного отростка височной кости, верхней выйной линии, наружному затылочному выступу, внизу - яремной вырезкой грудины,

/

РИС. 94. Поверхностные мышцы (задняя поверхность):

- 1 - височная мышца, 2 - затылочное брюшко затылочно-лобной мышцы,
- 3 - грудино-ключично-сосцевидная мышца, 4 - трапецевидная мышца,
- 5 - дельтовидная мышца, 6 - большая круглая мышца, 7 - длинная головка трехглавой мышцы меча, 8 - медиальная головка трехглавой мышцы плеча, 9 - плечевая мышца, 10 - широчайшая мышца спины, 11 - локтевой сгибатель запястья,
- 12 - поверхностный сгибатель пальцев, 13 - локтевой разгибатель запястья,
- 14 - разгибатель мизинца, 15 - разгибатель пальцев, 16 - средняя ягодичная мышца,
- 17 - большая ягодичная мышца, 18 - подвздошно-большеберцовый тракт широкой фасции бедра, 19 - длинная головка двуглавой мышцы бедра, 20 - полусухожильная мышца, 21 - полуперепончатая мышца, 22 - икроножная мышца, 23 - камбаловидная мышца, 24 - длинная малоберцовая мышца, 25 - короткая малоберцовая мышца, 26 - пяточное (ахиллово) сухожилие, 27 - тонкая мышца, 28 - мышца, отводящая мизинец, 29 - разгибатель пальцев, 30 - разгибатель мизинца, 31 - тыльные межкостные мышцы, 32 - наружная косая мышца живота, 33 - локтевая мышца, 34 - большая ромбовидная мышца, 35 - латеральная головка трехглавой мышцы плеча, 36 - подостная мышца

верхними краями ключицы и далее линией, соединяющей последние с остистым отростком VII шейного позвонка. Шея разделена позвоночником на два отдела: меньший задний (мышцы этого отдела, относящиеся к мышцам спины, описаны выше) и передний - собственно область шеи. Движения шеи чаще всего комбинированные, их совершает большое количество мышц, которые делятся на две большие группы: мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, и глубокие.

Мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, делятся на три группы: поверхностные, надподъязычные и подподъязычные. Последние две группы осуществляют движения подъязычной кости.

К поверхностным мышцам относятся *подкожная мышца шеи*, которая у человека сильно редуцирована и является остатком мышцы, окутывающей все тело многих млекопитающих, и *грудино-ключично-сосцевидная*, наиболее развитая у человека в связи с прямохождением. При двустороннем сокращении они запрокидывают голову, при одностороннем - наклоняют ее.

Надподъязычные мышцы расположены между нижней челюстью и подъязычной костью. Это *двубрюшная*, *шилоподъязычная*, *челюстно-подъязычная* и *подбородочно-подъязычная*. Они поднимают подъязычную кость.

Подподъязычные мышцы расположены под кожей впереди гортани, трахеи и щитовидной железы. Это *грудино-подъязычная*, *грудино щитовидная*, *длпаточно-подъязычная* и *щитоподъязычная*. Они осуществляют движения гортани и опускают подъязычную кость.

Глубокие мышцы расположены на шейном отделе позвоночника (спереди и сбоку). К ним относятся *лестничные*, которые поднимают I и II ребра, *длинные мышцы головы и шеи*, участвующие в движении головы и шеи.

Мышцы груди. Область груди, расположенная на передней поверхности туловища, вверху ограничена яремной вырезкой грудины и верхними краями ключиц, внизу - линией, проходящей через основание мечевидного отростка, реберные дуги по направлению к XII грудному позвонку, с боков задними подмышечными линиями. Мышцы груди также располагаются послойно.

Поверхностные мышцы (*большая и малая грудные*, *подключичная* и *передняя зубчатая*) прикрепляются к

лопатке, ключице и плечевой кости, они осуществляют их движения.

К глубоким мышцам груди относятся *наружные и внутренние межреберные, подреберные, поднимающие ребра и поперечные*. Они расположены целиком на груди и осуществляют движения ребер. В усиленном вдохе участвуют также диафрагма, лестничные, грудино-ключично-сосцевидная, большие и малые грудные и другие мышцы; в усиленном выдохе - подреберные, поперечная груди, мышцы живота.

Мышцы живота. Область живота ограничена сверху линией, проходящей через основание мечевидного отростка и реберные дуги, снизу - подвздошными гребнями, паховыми складками, спереди - верхними ветвями лобковых костей между лобковыми бугорками, с боков - задними подмышечными линиями. Под диафрагмой расположена брюшная полость, в которой залегают брюшные органы. Передняя боковая стенка брюшной полости образована тремя широкими мышцами живота, их сухожильными растяжениями и прямыми мышцами живота, задняя - поясничным отделом позвоночника, большой поясничной и квадратной мышцей поясницы, нижняя - подвздошными костями, мышцами диафрагмы таза и мочеполовой диафрагмы. Выделяют собственно *брюшную полость и полость таза*. Стенками последней служат сзади передняя поверхность крестца с грушевидными мышцами, спереди и с боков - тазовые кости с внутренними запирающими мышцами, снизу - диафрагма таза и мочеполовая диафрагма. Брюшная полость выстлана изнутри париетальным листком брюшины, который переходит на внутренности (брюшина описана ниже).

В связи с прямохождением брюшная стенка человека не несет тяжести внутренностей. Она лишена костного скелета, мощные мышцы, образующие брюшной пресс, компенсируют отсутствие скелета. Мышцы живота расположены послойно. Различают три группы: мышцы боковых стенок (*наружная и внутренняя косые, поперечные*), мышцы передней стенки (*прямая, пирамидальная*) и мышцы задней стенки (*квадратная мышца поясницы*). Мышцы живота - брюшной пресс - предохраняют внутренности, оказывают на них давление и удерживают в определенном положении, а также участвуют в движениях позвоночника и ребер.

Мышцы боковых стенок переходят в обширные *апоневрозы*. В результате перекреста волокон апоневрозов обеих сторон образуется *белая линия живота*, расположенная по его средней линии от мечевидного отростка грудины до лобкового симфиза. Почти на середине ее находится пупочное кольцо. Нижний край апоневроза наружной косой мышцы перекидывается между верхней передней подвздошной остью и лобковым бугорком, подворачиваясь внутрь в виде желоба. Этот край называется *паховой (Пупартовой) связкой*.

Щелевидный парный паховый канал длиной 4-5 см расположен в паховой области в толще мышц живота, направлен косо книзу и медиально, у мужчин через него проходит семенной канатик, у женщин - круглая связка матки.

Диафрагма служит верхней стенкой брюшной полости, она участвует в акте дыхания и вместе с мышцами живота - в осуществлении функции брюшного пресса. Диафрагма, которая имеется только у млекопитающих, представляет собой тонкую мышцу, изогнутую в виде купола, обращенного в грудную полость (рис. 95). Правая часть купола расположена несколько выше, чем левая. Мышечные пучки, конвергируя от периферии к середине диафрагмы, переходят в ее сухожильный центр. Через диафрагму проходят аорта, пищевод, симпатические стволы, вены, нервы и т. д.

Дно малого таза (нижняя стенка брюшной полости) сформировано двумя группами мышц, образующих диафрагмы таза и мочеполовую. Диафрагма таза образована мощной *мышцей, поднимающей задний проход*. Мышца каждой стороны треугольной формы состоит из множества пучков, начинающихся на внутренней поверхности таза. Обе мышцы спускаются вниз наподобие воронки, окружают конечный отдел прямой кишки и прикрепляются к копчику. Мышца формирует дно полости таза и укрепляет его, а также часть стенки мочевого пузыря, влагалища, мышца поднимает задний проход; у женщин, кроме того, суживает влагалище. В поверхностном слое лежит *наружный сфинктер заднего прохода*, расположенный непосредственно под кожей.

В мочеполовой диафрагме различают глубокое и поверхностное пространство промежности. В первом находятся парная *глубокая поперечная мышца промежности*, укрепляющая диафрагму, и *сфинктер мочеиспускательного канала*, являющийся, по существу, частью предыдущей мышцы. В поверх-

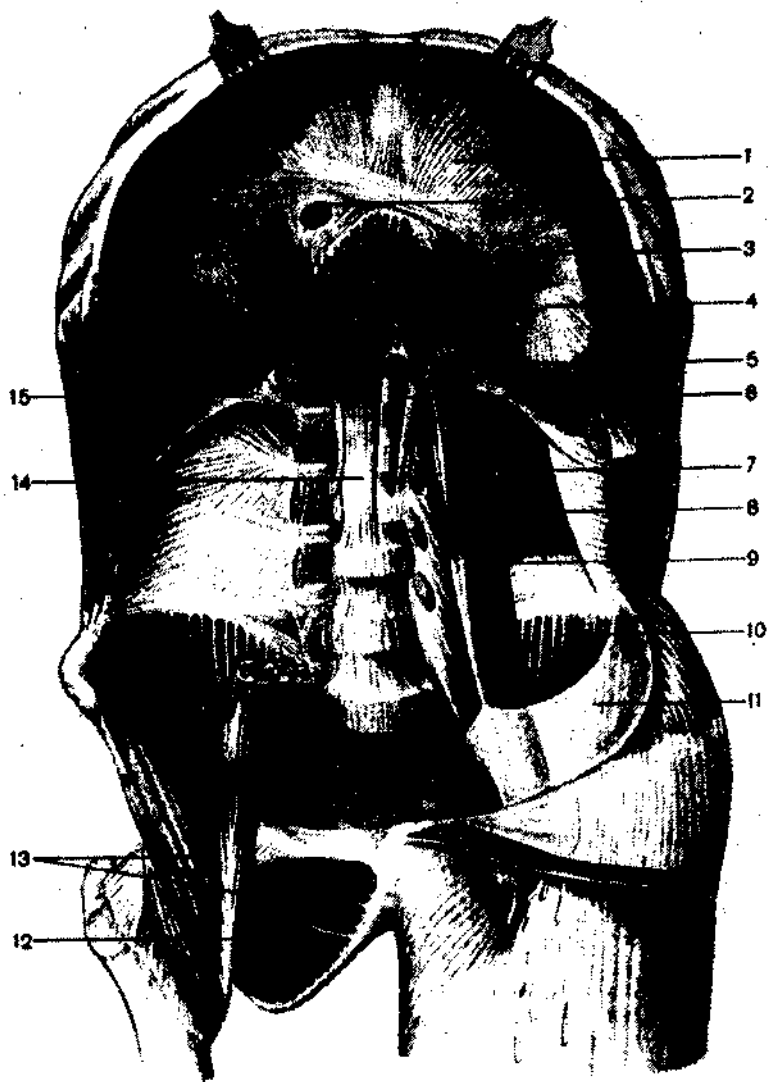


Рис. 95. Диафрагма и мышцы задней стенки живота:

- 1 - сухожильный центр, 2 - отверстие нижней полой вены, 3 - пищеводное отверстие,
 4 - медиальная дугообразная связка, 5 - аортальное отверстие, 6 - левая ножка
 диафрагмы, 7 - квадратная мышца поясницы, 8 - малая поясничная мышца,
 9 - большая поясничная мышца, 10 - подвздошная мышца, 11 - подвздошная фасция,
 12 - наружная запирающая мышца, 13 - подвздошно-поясничная мышца,
 14 - правая ножка диафрагмы, 15 - латеральная дугообразная связка

ностном пространстве лежат парная *луковичногубчатая мышца*, которая окружает у мужчин луковицу полового члена и его губчатое тело, у женщин - наружное отверстие влагалища; *седалищно-пещеристая мышца*, способствующая эрекции полового члена или клитора; *поперечная мышца промежности*. Мышцы обеих диафрагм окутаны фасциальными листками. Большинство мышц промежности вплетаются в сухожильный центр, который образован пучками плотной волокнистой соединительной ткани.

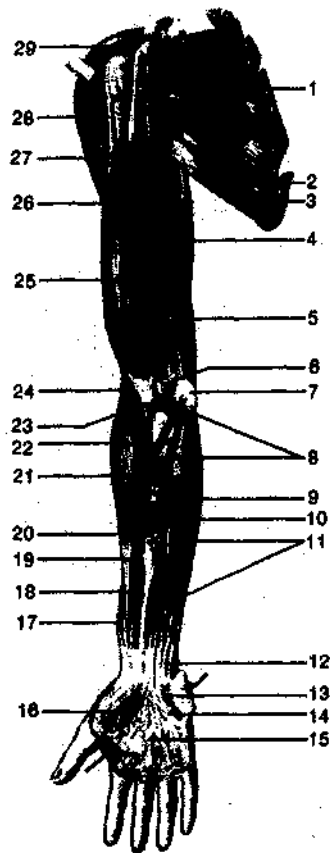
Мышцы верхней конечности. Рука как орган труда выполняет многочисленные и разнообразные движения, которые осуществляет большое количество мышц. Многие из них начинаются на ребрах, груди и позвоночнике и прикрепляются к костям пояса верхней конечности и плечевой кости. Они описаны выше. Мышцы верхней конечности подразделяются на мышцы плечевого пояса и мышцы свободной верхней конечности (рис. 96, 97).

Мышцы плечевого пояса со всех сторон окружают плечевой сустав. Поверхностный слой образован *дельтовидной мышцей*, глубокий - *над- и подостной, большой и малой круглыми, подлопаточной и клювовидно-плечевой мышцами*.

Мышцы свободной верхней конечности. Мышцы плеча делятся на две группы: *передние* являются сгибателями (*двуглавая и лучевая*), *задние* - разгибатели (*трехглавая и локтевая*). Мышцы предплечья также делятся на две группы: переднюю и заднюю. К первой относятся *семь сгибателей кисти и пальцев: плечелучевая, лучевой и локтевой сгибатели запястья, длинная ладонная* (часто отсутствует), *поверхностный и глубокий сгибатели пальцев, длинный сгибатель большого пальца* и два *пронатора: круглый и квадратный*. Сгибатели пальцев осуществляют чрезвычайно тонкие и высокодифференцированные движения, которые свойственны лишь человеку разумному. Благодаря специальным упражнениям можно достигнуть необычайной точности и сложности движений. Во вторую группу входит *девять разгибателей кисти и пальцев: длинный и короткий лучевые разгибатели запястья, локтевой разгибатель запястья, разгибатель пальцев, разгибатели мизинцев и указательного пальца, длинный и короткий разгибатели большого пальца, длинная мышца, отводящая большой палец*, и один *супинатор*. Все они располагаются в несколько слоев.

**Рис. 96. Мышцы верхней конечности.
Вид спереди:**

- 1 – подлопаточная мышца,
- 2 – большая круглая мышца,
- 3 – широчайшая мышца спины,
- 4 – длинная головка трехглавой мышцы плеча,
- 5 – медиальная головка трехглавой мышцы плеча,
- 6 – локтевая ямка,
- 7 – медиальный надмыщелок плечевой кости,
- 8 – крупный пронатор,
- 9 – локтевой сгибатель запястья,
- 10 – длинная ладонная мышца,
- 11 – поверхностный сгибатель пальцев,
- 12 – часть фасции предплечья,
- 13 – короткая ладонная мышца,
- 14 – возвышение мизинца,
- 15 – ладонный апоневроз,
- 16 – возвышение большого пальца,
- 17 – сухожилие длинной мышцы, отводящей большой палец кисти,
- 18 – длинный сгибатель большого пальца кисти,
- 19 – поверхностный сгибатель пальцев,
- 20 – лучевой сгибатель запястья,
- 21 – плечелучевая мышца,
- 22 – апоневроз двуглавой мышцы плеча,
- 23 – сухожилие двуглавой мышцы плеча,
- 24 – плечевая мышца,
- 25 – двуглавая мышца плеча,
- 26 – клювовидно-плечевая мышца,
- 27 – короткая головка двуглавой мышцы плеча,
- 28 – длинная головка двуглавой мышцы плеча,
- 29 – дельтовидная мышца



Мышцы кисти. В жизнедеятельности каждого человека кисть в целом, и особенно пальцы, имеют первостепенное значение, так как именно они непосредственно выполняют движения и соприкасаются с предметами. Все эти движения осуществляются большим количеством мышц предплечья и кисти. Последние (18) располагаются только на ладонной поверхности, на тыльной лишь проходят сухожилия описанных выше разгибателей, лежащих на предплечье. Мышцы кисти делятся на три группы: *мышца возвышения большого пальца* (короткая отводящая, короткий сгибатель, приводящая и противопоставляющая большой палец); *возвышения V пальца* {короткая ладонная, отводящая, короткий сгиба-

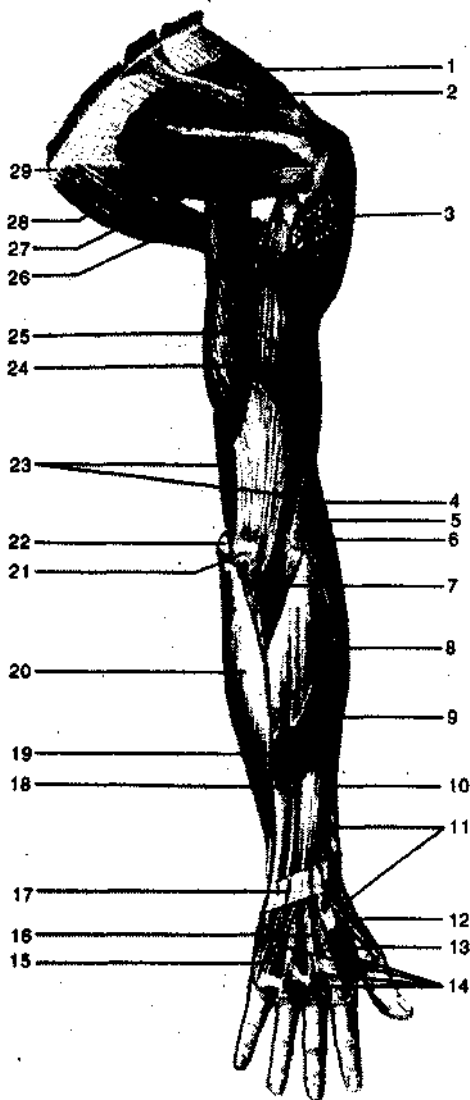


Рис. 97. Мышцы верхней конечности. Вид сзади:

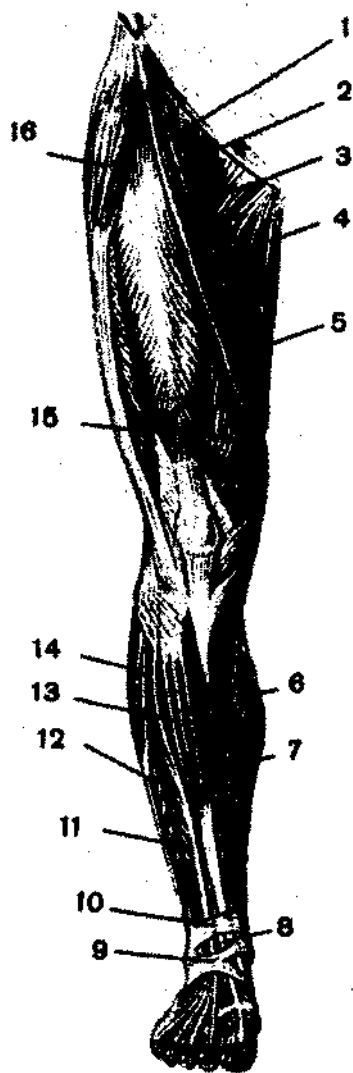
- 1 - надостная мышца,
- 2 - ость лопатки (частично удалена),
- 3 - дельтовидная мышца (частично удалена),
- 4 - плечелучевая мышца,
- 5 - длинный лучевой разгибатель запястья,
- 6 - латеральный надмыщелок,
- 7 - локтевая мышца,
- 8 - короткий лучевой разгибатель запястья,
- 9 - разгибатель пальцев,
- 10 - длинная мышца, отводящая большой палец кисти,
- 11 - короткий разгибатель большого пальца кисти,
- 12 - сухожилие длинного разгибателя большого пальца кисти,
- 13 - первая тыльная межкостная мышца,
- 14 - сухожилия разгибателя пальцев,
- 15 - сухожилие разгибателя мизинца,
- 16 - сухожилие разгибателя указательного пальца,
- 17 - удерживатель разгибателей,
- 1в - локтевой разгибатель запястья,
- 19 - разгибатель мизинца,
- 20 - локтевой сгибатель запястья,
- 21 - локтевой отросток,
- 22 - медиальный надмыщелок,
- 23 - трехглавая мышца плеча,
- 24 - латеральная головка трехглавой мышцы плеча,
- 25 - длинная головка трехглавой мышцы плеча,
- 26 - большая круглая мышца,
- 27 - малая круглая мышца,
- 28 - подостная мышца,
- 29 - нижний угол лопатки

тель и противопоставляющая мизинец); средняя группа (четыре червеобразные, три ладонные и четыре тыльные межкостные). Мышцы большого пальца наиболее развиты у человека разумного по сравнению с другими приматами, так как они изначально приспособлены для трудовых процессов.

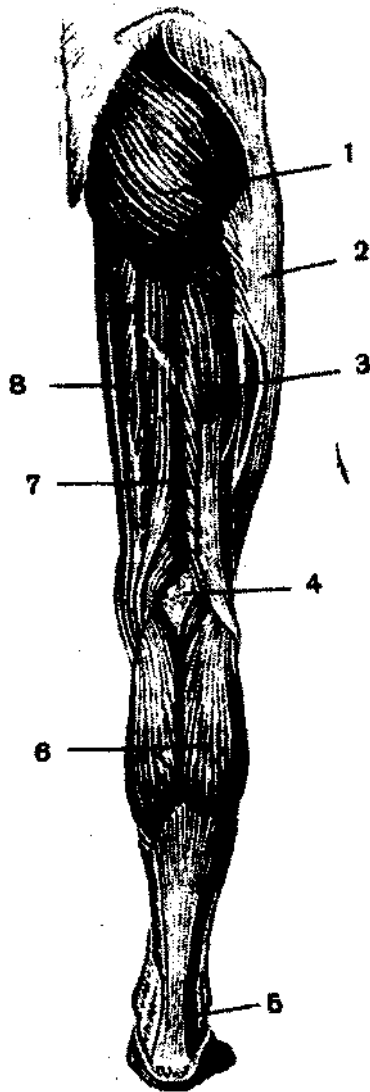
Мышцы нижней конечности. Нижняя конечность человека, являясь органом опоры и передвижения, имеет наиболее мощную мускулатуру, на долю которой приходится более 50% всей массы мышц (рис. 98, 99). Согласно делению конечности на сегменты, различают мышцы таза и свободной нижней конечности (бедро, голени и стопы). Из всех мышц нижней конечности у человека наиболее развиты большая ягодичная, выполняющая функции разгибателя бедра и поддержания тела в вертикальном положении, четырехглавая мышца бедра, разгибающая голень и поддерживающая тело в вертикальном положении, и камбаловидная, которая, и это особенно важно (!), осуществляет подошвенное сгибание стопы, начальные этапы движения (предотвращает наклон тела вперед).

Мышцы таза окружают со всех сторон тазобедренный сустав. Все они начинаются от костей таза и прикрепляются к верхней трети бедренной кости. Мышцы таза делятся на две группы: внутреннюю, которая расположена в полости таза (*подвздошная, большая и малая поясничные, грушевидная, внутренняя запирательная*), и наружную, расположенную на боковой поверхности таза и в области ягодицы (*большая, средняя и малая ягодичные, квадратная бедра, напрягатель широкой фасции, наружная запирательная и две близнецные*). Мышцы наружной группы лежат в несколько слоев. Они очень хорошо развиты у человека в связи с прямохождением (особенно большая ягодичная). Ягодичные мышцы регулируют равновесие тела при стоянии и ходьбе, у новорожденных и грудных детей они развиты слабо. По мере того как дети начинают ходить, развиваются ягодичные мышцы.

Мышцы свободной нижней конечности. Мышцы бедра развиты очень хорошо в связи с прямохождением. Они не только участвуют в передвижении тела, но и удерживают тело в вертикальном положении. Мышцы бедра делятся на три группы: *передняя (разгибатели) - четырехглавая и портняжная; задняя (сгибатели) - полусухозильная, полуперепончатая, двуглавая; медиальная (приводящие) - гребенчатая, тонкая, длинная, короткая и большая приводящие*. В связи с прямохождением сгибание и разгибание в коленном суставе у человека облегчено, поэтому мышцы-сгибатели (задняя группа) развиты слабее, а четырехглавая лучше, чем у человекообразных обезьян.



Мышцы голени также участвуют в прямохождении и удержании тела в вертикальном положении. Подобно предплечью, утолщенные мышечные части лежат в проксимальном отделе, по направлению к стопе они переходят в сухожилия. На голени отсутствуют вращатели. Мышцы голени де-



**Рис. 99. Мышцы
правой нижней конечности.
Вид сзади:**

- 1 – большая ягодичная мышца,
- 2 – подошвенно-большеберцовый тракт,
- 3 – двуглавая мышца бедра,
- 4 – подколенная ямка,
- 5 – пяточное (ахиллово) сухожилие,
- 6 – икроножная мышца,
- 7 – полусухожильная мышца,
- 8 – полуперепончатая мышца

лется на три группы: *переднюю* (тыльное сгибание стопы и разгибание пальцев) - *передняя большеберцовая, длинный разгибатель пальцев, длинный разгибатель большого пальца*; *заднюю* (подошвенное сгибание стопы и пальцев) - *трехглавая, подошвенная, подколенная, длинные сгибатели паль-*

цев и большого пальца стопы и задняя большеберцовая; латеральную (пронация и латеральное сгибание стопы) - две малоберцовые: короткая и длинная. На задней поверхности коленного сустава мышцы двуглавая и полуперепончатая (сверху) и обе головки икроножной (снизу) ограничивают подколенную ямку, имеющую форму ромба, в которой проходят сосуды и нервы.

В связи с прямохождением человеку постоянно приходится преодолевать силу тяжести, которая стремится согнуть нижние конечности в голеностопном суставе так, чтобы тело упало вперед. Поэтому у человека имеется большое количество мышц, осуществляющих подошвенное сгибание стопы (8), а малоберцовые мышцы являются сгибателями. Этому способствует также развитие наружной лодыжки у человека и наличие мощного ахиллова сухожилия.

Мышцы стопы. Движения пальцев стопы незначительны. Их осуществляют, помимо мышц голени, *собственные мышцы, расположенные на тыле стопы (короткие разгибатели пальцев и большого пальца)* и на подошве, последние преобладают. *Подошвенные мышцы* укрепляют свод стопы. Они делятся на три группы: *медиальную*, которая осуществляет движения большого пальца (*отводящая, приводящая и короткий сгибатель*); *латеральную*, приводящую в движение мизинец (*отводящая и короткий сгибатель*); *среднюю (четыре червеобразные, короткий сгибатель пальцев, квадратная мышца подошвы, семь межкостных - три подошвенные и четыре тыльные)*. Фасция подошвы резко утолщается и образует *подошвенный апоневроз*, идущий от пяточного бугра к основаниям пальцев, от которого идут две перегородки вглубь, разделяющие описанные группы мышц.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите типы мышечных волокон.
2. Назовите типы двигательных единиц, дайте их характеристику.
3. Какие основные части имеет мышца?
4. Что относится к вспомогательным аппаратам мышц?
5. Какие существуют виды рычагов?

6. Что такое центр тяжести и где он расположен у человека?
7. Назовите основные группы скелетных мышц человека.
8. На какие группы подразделяются мышцы головы?
9. Укажите особенности анатомии мимических мышц, отличающие их от другой скелетной мускулатуры.
10. На какие группы подразделяются мышцы шеи по происхождению и по глубине расположения?
11. На какие группы подразделяются мышцы спины по происхождению и по глубине расположения?
12. Какие мышцы выпрямляют позвоночник?
13. Назовите мышцы, участвующие в акте дыхания.
14. Назовите мышцы, образующие брюшной пресс. Какова его функция?
15. Опишите мочеполовую диафрагму и диафрагму таза.
16. На какие группы подразделяются мышцы верхней конечности по месту расположения, функции и развитию?
17. Перечислите движения, которые выполняют отдельные звенья верхней конечности. Назовите мышцы, выполняющие каждое движение.
18. Назовите группы мышц нижней конечности.
19. Назовите основные мышцы, участвующие в поддержании вертикального положения человека.

РАБОТОСПОСОБНОСТЬ, РАБОТА, УТОМЛЕНИЕ И ОТДЫХ

Работа - это осуществление клеткой, органом, системой органов или организмом свойственных им функций. Человек разумный выполняет, как правило, общественно полезную работу. Научно-технический прогресс изменил характер работы человека. На смену тяжелому физическому труду пришел труд умственный. «Большинство современных рабочих выполняют задачи, требующие распознавания образов, быстрого получения и переработки информации, а также способности разрабатывать планы и принимать решения», - пишет известный физиолог труда Г. Ульмер (1997). И это накладывает серьезный отпечаток на здоровье человека.

Работоспособность - это способность человека выполнять максимально возможное количество работы на протяжении

определенного (заданного) времени и с определенной эффективностью. Работоспособность, подобно работе, подразделяется на умственную и физическую. Исходя из приведенного выше определения, *умственная работоспособность* - это способность выполнять определенное количество работы, требующей значительной активации нервно-психической сферы; *физическая работоспособность* - это способность выполнять максимально возможное количество физической работы за счет активации опорно-двигательного аппарата. Естественно, физическая работоспособность зависит и от состояния нервной системы, иннервирующий опорно-двигательный аппарат.

Большое количество факторов влияет на работоспособность человека. Это, в первую очередь, состояние его здоровья, уровень тренированности, опыт, физическое и психическое состояние, склонность к данной работе (т. е. талант), мотивация к труду и эмоции, состояние окружающей среды; организация труда. Важную роль играет оптимальная организация рабочего места, которая позволяет поддержать необходимое положение тела и его сегментов для выполнения работы.

Выполнение работы требует затрат энергии. Общая потребность в энергии - это сумма основного и рабочего обмена. **Основной обмен** - количество энергии, затрачиваемое организмом в условиях полного покоя для поддержания жизни. У мужчин эта величина в среднем составляет 1 ккал на 1 кг массы тела в 1 ч (4,2 кДж). У женщин 0,9 ккал (3,8 кДж). **Рабочий обмен** - это затрата энергии для выполнения внешней работы. Общая потребность в энергии при умственном труде равна 2500-3200 ккал (10 475-13 410 кДж), при механизированном труде или легкой немеханизированной работе - 3200-3500 ккал (13 410-14 665 кДж), при частично механизированном труде или немеханизированном труде умеренной тяжести - 3500-4500 ккал (14 665-18 855 кДж), при тяжелом немеханизированном физическом труде - 4500-5000 ккал (18 855-20 950 кДж).

Умственная работа - это мышление. Умственная работа включает прием и переработку информации, ее сравнение с информацией, хранящейся в памяти, преобразование информации, определение проблем и путей их решения, формирование цели.

Умственная работа тесно связана с членораздельной речью, так как человек имеет дело не с конкретными предмета-

ми, явлениями или живыми организмами, а с определяющими их символами или понятиями.

Умственная работа включает мыслительный и эмоциональный компоненты. Мыслительный компонент связан с интеллектуальными способностями человека, он требует обдумывания, концентрации внимания. Эмоциональный компонент включает самооценку человека как субъекта умственного труда, оценку значимости цели и средств. Эмоциональный компонент проявляется четкими реакциями вегетативной нервной системы и изменениями настроения человека, вызывая возникновение многочисленных эмоций.

Эмоциональные нагрузки, нервно-психическая перегрузка вызывает стимуляцию симпатической части вегетативной нервной системы, что проявляется увеличением частоты пульса, минутного объема сердца и дыхания, потоотделением. Физическая работа связана с деятельностью опорно-двигательного аппарата, основную роль в этом выполняют скелетные мышцы.

Если благодаря сокращению мышцы меняется положение части тела, то преодолевается сила сопротивления, т. е. выполняется *преодолевающая работа*. Работа, при которой сила мышцы уступает действию силы тяжести и удерживаемого груза, называется *уступающей*. В этом случае мышца функционирует, однако она не укорачивается, а удлиняется, например, когда невозможно поднять или удержать на весу тело, имеющее большую массу. При большем усилии мышц приходится опустить это тело на какую-нибудь поверхность.

Удерживающая работа выполняется, если благодаря сокращению мышц тело или груз удерживается в определенном положении без перемещения в пространстве, когда, например, человек держит груз, не двигаясь. При этом мышцы сокращаются изометрически без изменения их длины. Сила сокращения мышц уравнивает массу тела и груза.

Когда мышцы, сокращаясь, перемещают тело или его части в пространстве, они выполняют преодолевающую или уступающую работу, которая является *динамической*. *Статической* является удерживающая работа, при которой не происходит движений всего тела или его части.

При статической работе мышцы сокращаются изометрически, при этом расстояние не преодолевается, но работа осуществляется.

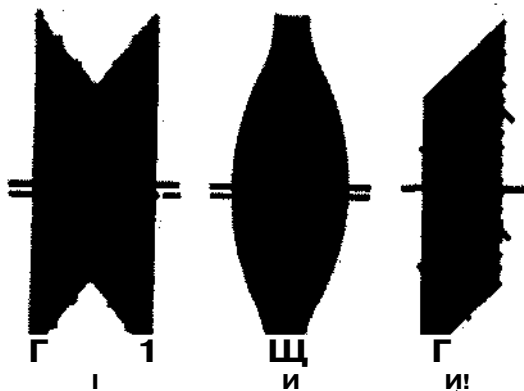


Рис. 100. Схема анатомического (сплошная линия) и физиологического (прерывистая линия) поперечников мышц различной формы:
 I - лентовидная мышца, II - веретенообразная мышца, III - одноперистая мышца

Анатомический и физиологический поперечники характеризуют величину или функцию той или иной мышцы. **Анатомический поперечник** - это площадь перпендикулярного длинной оси поперечного сечения мышцы в определенном ее участке. **Физиологический поперечник** - это сумма площадей поперечных сечений всех мышечных волокон, образующих мышцу (рис. 100). Первый показатель характеризует величину мышцы, второй - ее силу.

Абсолютная сила мышц вычисляется путем деления массы максимального груза (кг), который может поднять мышца, на площадь ее физиологического поперечника (см^2). Этот показатель у человека для разных мышц составляет от 6,24 до 16,8 $\text{кг}/\text{см}^2$. Так, например, абсолютная сила икроножной мышцы 5,9 $\text{кг}/\text{см}^2$, трехглавой мышцы плеча 16,8 $\text{кг}/\text{см}^2$, двухглавой мышцы плеча 11,4 $\text{кг}/\text{см}^2$. Напряжение, развиваемое при сокращении одним мышечным волокном, колеблется в пределах 0,1-0,2 г.

Размах сокращения (амплитуда) зависит от длины мышечных волокон. В веретенообразных и лентовидных мышцах волокна длиннее, а анатомический и физиологический поперечники совпадают. Поэтому сила этих мышц не очень большая, а амплитуда сокращения велика. В перистых мышцах физиологический поперечник значительно больше анатомического и соответственно их сила больше. В связи с тем что мышеч-

ны волокна этих мышцкороткие, амплитуда их сокращения невелика.

Одним из показателей эффективности физической работы является **коэффициент полезного действия**, который показывает, какая часть затраченной энергии превращается в энергию, осуществляющую полезную внешнюю работу.

$$\text{КПД (\%)} = \frac{\text{энергия, затрачиваемая на внешнюю работу}}{\text{вырабатываемая энергия}} \times 100$$

КПД изолированной мышцы может достигнуть 35 %. КПД в целом организма при различных видах мышечной деятельности варьирует в пределах от 3 до 25 %.

При частом повторении одной и той же работы развивается **рабочий динамический стереотип** - система рефлекторных действий, которые формируются при постоянном повторений одних и тех же раздражителей. Рефлекторные реакции становятся автоматическими, поэтому работа становится более энергетически экономичной и менее утомительной, не требует постоянного внимания и сосредоточения.

Физическая нагрузка вызывает реакцию всех органов и систем. В активно сокращающейся мышце увеличивается кровоток более чем в 20 раз, усиливается обмен веществ. При умеренной физической нагрузке обмен веществ в мышце осуществляется аэробно, во время тяжелой работы часть энергии освобождается анаэробно. В результате в мышцах образуется и накапливается молочная кислота. При накоплении значительных количеств молочной кислоты в мышечных волокнах развивается мышечное утомление.

При физической работе возрастают частота сердечных сокращений, ударный объем сердца, артериальное давление, потребление организмом кислорода. При легкой и умеренной физической работе с постоянной нагрузкой в течение 5-10 мин частота сердечных сокращений увеличивается, после чего достигает постоянного уровня, или **стационарного состояния**, которое не приводит к утомлению человека в течение нескольких часов. Через 3-5 мин после завершения такой работы частота сердечных сокращений нормализуется. При тяжелой работе не наступает стационарное состояние, развивается утомление, частота сердечных сокращений увеличивается, а после прекращения тяжелой работы период

восстановления нормальной частоты сердечных сокращений несколько часов. У каждого человека есть свой, индивидуальный **предел утомительной работы**. Он разделяет два уровня работоспособности. Работа, которую человек может выполнять в течение 8 ч без развития признаков мышечного утомления, считается легкой, она ниже предела.

Выше него находится область максимальной работоспособности, выполнение которой существенно ограничено по времени. Максимальная работоспособность снижается по мере увеличения длительности работы. Тренировка повышает работоспособность человека.

Как же определить предел утомительной динамической работы? Одним из важных показателей является частота пульса, которая сохраняется постоянно во время работы, не увеличиваясь в связи с утомлением. У нетренированных людей в возрасте от 20 до 30 лет она не превышает 130 ударов в 1 мин, менее чем через 5 минут после прекращения работы частота пульса становится менее 100.

Восстановление - это процесс постепенного возвращения функций организма к исходному состоянию после прекращения работы. По мере восстановления степень утомления уменьшается, а работоспособность увеличивается. Если человек выполняет работу, лежащую выше пределов его утомления, необходимо периодически отдыхать. Лучше много кратковременных перерывов для отдыха, чем один-два длинных.

Даже в состоянии полного покоя скелетная мышца сохраняет свою эластичность и определенную степень напряжения. Это называется **мышечным тонусом**. Мышечный тонус не сопровождается утомлением.

Утомление — это физиологическое состояние человека, наступающее вследствие напряженной или длительной работы, которое выражается во временном снижении работоспособности. Различают мышечное (физическое) и центральное (нервно-психическое) утомление. При тяжелой работе они сочетаются. Утомление характеризуется уменьшением силы и выносливости мышц, нарушением координации движений, увеличением энергозатрат для выполнения одной и той же работы, нарушением памяти, скорости переработки информации, сосредоточения и т. д. Утомление субъективно ощущается че-

ловеком в виде **усталости**, которая, кроме того, обусловлена потребностью во сне. Усталость вызывает у человека желание прекратить работу или уменьшить нагрузки. Утомление при тяжелой физической работе связано с накоплением в мышечных волокнах некоторых продуктов обмена (например, молочной кислоты). Отдых, особенно активный, приводит к восстановлению работоспособности мышцы. Это связано с удалением молочной кислоты и возобновлением запасов энергии в мышце. **Нервно-психическое (центральное) утомление** вызвано длительной напряженной умственной работой, однообразной монотонной работой, шумом, плохими условиями труда, эмоциональными факторами, заболеваниями.

Если же, несмотря на утомление, работа продолжается, возникает истощение. Напомним, что тяжелые физические и нервно-психические нагрузки вызывают стресс (вернее, дистресс). Различают острое и хроническое истощение. Первое представляет собой резкое снижение работоспособности во время тяжелой работы, второе возникает вследствие длительной напряженной или слишком часто повторяемой тяжелой работы. Острое и хроническое истощение часто возникает у профессиональных спортсменов, при спортивных соревнованиях и тренировках.

Отдых — это состояние покоя или особый, специально организованный вид деятельности, которые снимают утомление и способствуют восстановлению работоспособности. И. М. Сеченов во второй половине XIX в. установил, что работа одних групп мышц конечностей способствует устранению утомления других мышечных групп, вызванного их работой. Это положение легло в основу определения двух типов отдыха: активного и пассивного. **Активный отдых** — это отдых, во время которого человек выполняет другой вид работы, отличный от обычного выполняемого труда. Восстановление при активном отдыхе происходит быстрее и эффективнее, чем при пассивном отдыхе, когда организм находится в условиях относительного покоя. Так, например, интенсивную умственную деятельность следует сменить физической активностью. И, наоборот, интенсивную физическую — умственной.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Что такое работа и работоспособность?
2. Какие виды работы вы знаете? Охарактеризуйте
ственную и физическую работу.
3. Что такое рабочий динамический стереотип?
4. Что такое утомление и как оно проявляется?
5. Что такое отдых? Какие виды отдыха вы знаете? Он»
шите каждый из них.
6. Охарактеризуйте процесс восстановления.

ВНУТРЕННИЕ ОРГАНЫ

В полостях тела человека расположены внутренние органы, или внутренности. К ним относятся пищеварительная, дыхательная, мочевыделительная и половая системы. Большинство органов этих систем имеет трубчатое строение и построены по единому плану. Стенки трубчатых органов на всем протяжении состоят из четырех слоев (рис. 101): внутренней слизистой оболочки, подслизистой основы, мышечной и наружной оболочек.

Подвижная складчатая слизистая оболочка состоит из трех пластинок: эпителия, собственной и мышечной пласти-

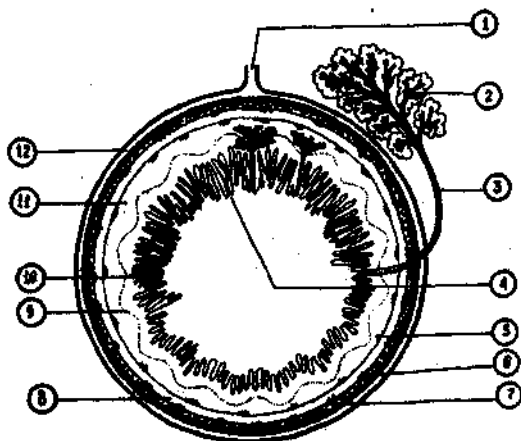


Рис. 101. Строение пищеварительной трубки (поперечное сечение):

- 1 – брыжейка, 2 – сложная железа, 3 – проток железы, 4 – эпителий слизистой оболочки, 5 – подслизистое нервное сплетение (Мейсснера), 6 – межмышечное нервное сплетение (Ауэрбаха), 7 – продольный слой мышечной оболочки, 8 – круговой слой мышечной оболочки, 9 – собственная пластинка основы, 10 – одиночный лимфоидный узелок, 11 – подслизистая основа, 12 – серозная оболочка

нок. *Слизистая оболочка* покрыта слоем слизи, которая защищает ее от действия многочисленных ферментов. Слизь вырабатывается одноклеточными и многоклеточными железами, в изобилии имеющимися на протяжении всей трубки. Эпителий на большом протяжении - однослойный цилиндрический, но там, где происходит постоянная травматизация, он - многослойный плоский неороговевающий (ротовая и носовая полости, глотка, пищевод, заднепроходной канал, влагалище). Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой располагаются скопления лимфоидной ткани, выполняющие защитную функцию, нервные элементы и сосуды (артериальные, венозные, лимфатические). Мышечная пластинка слизистой оболочки состоит из гладких мышечных клеток.

Подслизистая основа образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой располагаются скопления лимфоидной ткани, подслизистое нервное сплетение, кровеносные и лимфатические сосуды.

Мышечная оболочка чаще всего состоит из двух слоев: внутреннего кругового и наружного продольного, разделенных прослойкой рыхлой неоформленной соединительной ткани, в которой расположены межмышечное нервное сплетение, кровеносные и лимфатические сосуды. В большей части внутренних органов мышцы гладкие. Лишь стенка ряда органов (глотки, верхней трети пищевода, наружный сфинктер заднего прохода, мышцы гортани, наружный сфинктер мочевого пузыря) образованы поперечнополосатой мышечной тканью, которая сокращается произвольно. Благодаря сокращению мышц осуществляются движения внутренних органов, например пищевые массы перемещаются по желудочно-кишечному тракту, а моча - по мочевыводящим путям.

Наружная адвентициальная оболочка образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, которая покрывает внутренние органы. Серозная оболочка (висцеральные листки брюшины или плевры) окутывает большую часть органов пищеварительной системы (например, желудок, кишечник, кроме части прямой кишки) и легкие.

Внутренние органы на всем протяжении обильно снабжены железами, которые являются производными эпителия. Железы вырабатывают ферменты, необходимые для пищеварения, биологически активные вещества и слизь, которая защи-

щает слизистую оболочку от травм и действия ферментов. Слизистая оболочка снабжена огромным количеством одноклеточных желез (бокаловидные клетки, вырабатывающие слизь), расположенных внутри эпителиального пласта, а также множеством многоклеточных желез, расположенных как в самой слизистой оболочке, так и за пределами трубчатых органов.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Сложная и многогранная жизнь человека связана с расходом веществ и энергии, поэтому человек (как и другие животные) нуждается в постоянном введении в организм веществ, которые обеспечивают его энергетические и пластические потребности,

Поиски пищи - основная забота человека как индивидуума и всего вида «человек разумный» от его возникновения и до наших дней. И сегодня, в эпоху научно-технической революции она остается актуальной и очень далека от решения. В конце XX в. на земном шаре голодает более миллиарда человек. И в то же время вопросы рационального питания, профилактики ожирения и других заболеваний, связанных с неправильным питанием, являются одной из десяти основных проблем ООН.

Потребность в пищевых веществах - одна из основных потребностей человека, которая зависит в первую очередь от энергетических затрат организма. Эта потребность меняется в зависимости от предшествующего питания. При избыточном поступлении пищевых веществ происходит их депонирование в организме, при недостаточном - их мобилизация из депо и перестройка уровня функционирования различных систем.

Пищеварительная система осуществляет механическую и химическую обработку пищи, расщепление пищевых веществ до мономеров, всасывание переработанных и выделение переработанных ингредиентов. Вместе с тем органы пищеварения выполняют важнейшую защитную функцию, предупреждая проникновение во внутреннюю среду организма чужеродных веществ. Голод и жажда, наряду с половым влечением, усталостью и некоторыми другими, относятся к об-

У-

м.

\$1

pH

||

•:

^

Я

!;

|

|

щим ощущениям, которые вызваны стимулами внутренней среды организма. Эти ощущения приводят к возникновению мотиваций, направленных на их устранение. Так, дефицит пищи или воды вызывает раздражение различных рецепторов, в результате чего человек ощущает голод или жажду, возникает мотивация к поиску пищи или воды и устранению их дефицита в процессе еды или питья. Иными словами^ удовлетворение мотиваций устраняет причину, вызвавшую общее ощущение голода или жажды. Следует подчеркнуть, что эти мотивации врожденные.

- Голод и аппетит.* Потребление человеком пищи зависит
- от его энергетических затрат в данный конкретный промежуток времени, климатических условий и калорийности пищи. Это кратковременная регуляция потребления пищи, которая накладывается на долговременную регуляцию, направленную на возмещение нехватки пищи в предшествующее время. Человек, который длительно голодал, возвращаясь в нормальные условия, ест значительно больше. Выжившие узники нацистских концлагерей описывают, как они после освобождения набрасывались на пищу и ели ее, не переставая, с радостью и благодарностью, хотя это и было смертельно опасно. По мере восстановления массы тела потребность в пище медленно снижается. Дефицит пищи вызывает сокращения стенки пустого желудка и снижение уровня глюкозы в крови. Эти изменения возбуждают рецепторы стенки желудка, гипоталамуса, печени, желудка, тонкой кишки и др. Сигналы поступают в мозг, вызывая общее ощущение голода. Этот механизм лежит в основе кратковременной регуляции потребления пищи. Изменения жирового обмена и снижение теплопродукции, возбуждая внутренние терморепторы и липорецепторы, служит для долгосрочной регуляции потребления пищи. К сожалению, человек - одно из немногих животных, который ест и не испытывая голода. Человек начинает ощущать насыщение во время еды, еще до того, как происходит всасывание. Это связано со стимуляцией рецепторов полости носа, рта, глотки, пищевода, желудка во время еды, затем в связи с всасыванием пищевых веществ возбуждаются центральные глюко-, термо- и липорецепторы. Информация обрабатывается главным образом в гипоталамусе, в результате чего и возникает ощущение насыщения. Именно в гипоталамусе находятся «центры голода и насыщения», связанные с лимбической системой.

Аппетит также относится к общим ощущениям. Причем аппетит не всегда связан с голодом, он может возникать и самостоятельно, но может быть составляющей голода. «В процессе эволюции аппетит формируется не как реакция на уже возникшее истощение, но как механизм, задолго предупреждающий такое истощение» (А. М. Уголев. В. Г. Кассиль, 1961). Различают два вида аппетита: общий и избирательный. Первый представляет собой эмоциональную реакцию на пищу вообще, второй - на определенные виды пищи.

Жажда. Напомним, что 70-75% нашего тела составляет вода, причем содержание ее весьма стабильно, а колебания у здорового человека в нормальных условиях происходят в пределах $\pm 22\%$ массы тела. Потеря воды более 0,5% массы тела приводит к жажде. Человек теряет воду с мочой, потом, выдыхаемым воздухом. Это приводит к уменьшению объема клеток, что в сочетании с уменьшением объема внеклеточной жидкости вызывает ощущение жажды, которая сопровождается сухостью во рту. Информация о внутриклеточном содержании солей при потере воды воспринимается специальными рецепторами (осморекцепторами) гипоталамуса. Сухость во рту вызывает раздражение соответствующих рецепторов слизистой оболочки полости рта и глотки, от которых нервные импульсы также передаются в гипоталамус. Подобно чувству насыщения, ощущение утоления жажды происходит до всасывания воды и нормализации ее внутри- и внеклеточного содержания.

Пищеварительная система состоит из пищеварительной трубки, длина которой у взрослого человека достигает 8-10 м, и ряда расположенных вне ее стенок крупных желез (рис. 102). Трубка образует множество изгибов, петель, поэтому расстояние по прямой от рта до заднепроходного отверстия составляет 70-90 см.

В переднем отделе пищеварительной системы (ротовая полость, пищевод, желудок) происходит механическое измельчение пищи, пища пережевывается, частично обрабатывается химически, всасывается вода, алкоголь и некоторые другие вещества и передвигается в *средний отдел* - тонкую кишку, где пища подвергается химической обработке, в результате чего образуются простые соединения (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды), которые всасываются

в кровь и лимфу. В заднем отделе (толстая кишка) формируются каловые массы, непереваренные и непригодны всасыванию вещества удаляются наружу, интенсивно всасывается вода, с участием бактерий происходит частичное переваривание некоторых видов клетчатки. Толстая кишка обладает и выделительной функцией.

В эпителии желудочно-кишечного тракта на всем его протяжении разбросано огромное количество эндокринных клеток^{*} объединяющихся в *гастроэнтеропанкреатическую*:~*эндокринную систему*, которые вырабатывают гормоны и биологически активные вещества.

Полость рта подразделяется на два отдела: преддверие рта и собственно полость рта. Преддверие рта ограничено губами, и щеками снаружи, зубами и деснами изнутри. Узкая *ротовая щель* человека ограничена *губами*, представляющими собой волокна круговой мышцы рта, покрытые снаружи кожей, выстланные изнутри слизистой оболочкой. Одним из отличительных признаков верхней губы человека является желобок, расположенный посередине верхней губы - *фильтр*. В толще *щек* находится щечная мышца (мышца трубочей). Слизистая оболочка сращена с альвеолярными дугами челюстей, образуя *десны*, покрывающие шейки *зубов* и тем самым охраняющие их. В преддверии рта открывается множество мелких слюнных желез, а также протоки околоушных желез. *Собственно ротовая полость* ограничена сверху *нёбом*, которое разделяется на твердое и мягкое. *Твердое нёбо* образовано *нёбными отростками* верхних челюстей и четырехугольными горизонтальными пластинками обеих *нёбных костей*, которые соединяются между собой. Задний отдел - *мягкое нёбо* - *нёбная занавеска* - заканчивается удлинённым язычком. *Нёбная занавеска* переходит по бокам в две пары дужек (задняя - *нёбно-глоточная*, передняя - *нёбно-язычная*), между которыми располагается *нёбная миндалина*. Дном полости рта является *диафрагма рта*, образованная парной челюстно-подъязычной мышцей. Полость рта сообщается с полостью глотки через *зев*, ограниченный мягким *нёбом*, *нёбными складками* и *корнем языка*.

У новорожденных и детей первых трех месяцев жизни полость рта чрезвычайно мала, а костное *нёбо* широкое и сплющенное. У детей щеки выпуклые за счет жирового тела, которое с возрастом сплющивается и отодвигается назад.

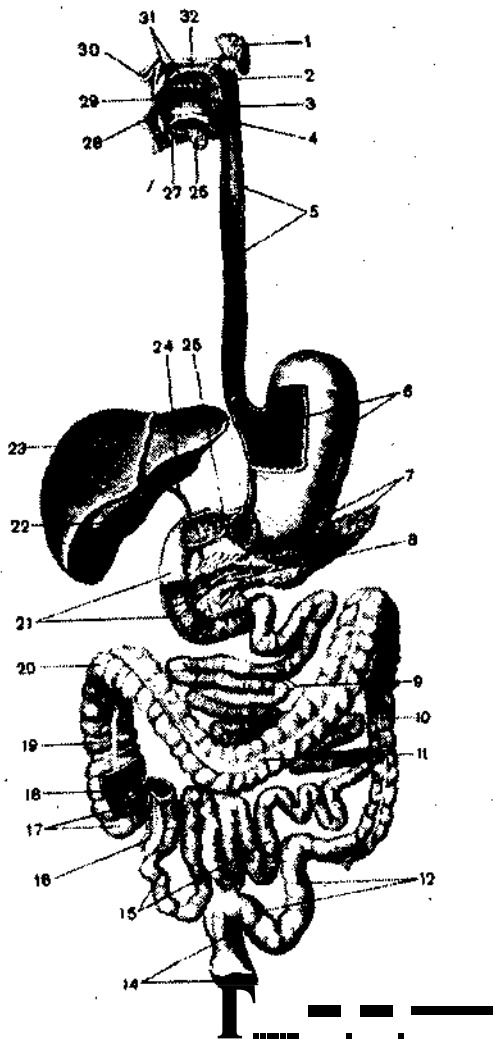


Рис. 102. Строение пищеварительной системы:

1 - твердое небо 2 - мягкое небо 3 - глотка, 4 - язык, 5 - пищевод, 6 - желудок,

Язык человека образован поперечнополосатой мышечной тканью и покрыт слизистой оболочкой. Язык выполняет множество разнообразных функций: участвует в процессе жевания, членораздельной речи, является органом вкуса. Чрезвычайно важна роль языка при сосании молока матери новорожденным и грудным ребенком. Губы ребенка захватывают сосок, фиксируя его; мягкое нёбо, поднимаясь, закрывает зев, язык действует как поршень* отодвигаясь назад, он создает отрицательное давление вместе с опускающейся нижней челюстью. Затем челюсть поднимается, а альвеолярные дуги сдавливают сосок, молоко заглатывается. Поэтому язык новорожденного и грудного ребенка относительно большой, толстый, широкий и занимает всю полость рта, в то же время он малоподвижен.

Уже древние греки понимали важную роль языка для человека. Интересна характеристика языка, данная легендарным философом и баснописцем Эзопом: «Есть ли что на свете лучше и прекраснее, чем язык? Разве не языком держится вся философия и вся ученость? Без языка нельзя сделать... порядок в государстве, законы, постановления - все это существует лишь благодаря языку. Всей нашей жизни основа -

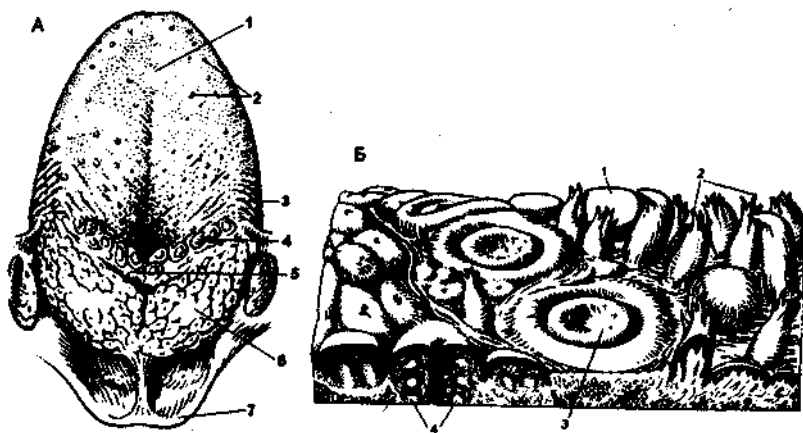


Рис. 103. Схема строения языка:

- А: 1 - срединная бороздка языка, 2 - грибовидные сосочки, 3 - листовидные сосочки, 4 - желобовидные сосочки, 5 - пограничная бороздка, 6 - язычная миндалина, 7 - надгортанник; Б: 1 - грибовидные сосочки, 2 - нитевидные сосочки, 3 - желобовидные сосочки, 4 - лимфоидные узелки

язык; нет ничего лучше на свете... Что же на свете хуже языка? Язык несет нам раздоры, заговоры, обманы, побоища, зависть, распри, войну; разве может быть что-то еще хуже, еще презреннее, чем язык».

Слизистая оболочка языка покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием. Передний отдел спинки языка усеян множеством сосочков, являющихся выростами собственной пластинки слизистой оболочки, покрытых эпителием (рис. 103). У человека четыре вида сосочков: нитевидные, грибовидные, желобовидные (окруженные валом) и листовидные. Больше всего на языке *нитевидных сосочков*, которые придают языку бархатистый вид. Это высокие, узкие выросты длиной 0,3 мм. Нитевидные сосочки имеют специализированные нервные окончания, которые воспринимают ощущения прикосновения.

Количество *грибовидных сосочков* меньше, они закругленные, выступают над поверхностью языка, длина их 0,7-0,8 мм, диаметр 0,4-1,0 мм, основание сужено, по форме своей сосочки напоминают гриб.. *Сосочки, окруженные валом, или желобовидные* (их 7-12), диаметром 2-3 мм образуют фигуру в виде римской цифры V, обращенной назад острием, на границе между спинкой и корнем языка. По форме они напоминают грибовидные, однако верхняя поверхность их уплощена, а вокруг сосочка идет узкий глубокий желоб, заполненный слюной, в него открываются протоки желез. Желоб снаружи обнесен валиком слизистой оболочки. На поверхности грибовидных и боковых поверхностях желобовидных сосочков в толще эпителия располагаются *вкусовые почки* - комплекс специализированных рецепторных вкусовых клеток, образующих орган вкуса. *Листовидные сосочки*, хорошо развитые у новорожденных и грудных детей, расположены по краям языка в виде поперечно-вертикальных складок или листиков, по 4-5 с каждой стороны, длиной 2-5 мм каждый. На листовидных сосочках огромное количество вкусовых почек. У взрослых людей листовидные сосочки отсутствуют. На слизистой оболочке корня языка сосочков нет. Переходя на нижнюю поверхность языка, слизистая оболочка образует его уздечку.

Язык - мышечный орган. Мышцы языка подразделяются на две группы: 1) *наружные*, начинающиеся на костях и

оканчивающиеся в языке, осуществляют движения языка | сохраняют его тонус; 2) *собственные мышцы языка*, не связанные с костями, состоят из пучков продольных, поперечных и вертикальных волокон, переплетающихся между собой и с наружными мышцами. При сокращении этих мышц изменяется форма языка.

Зубы. У большинства млекопитающих, в том числе и члвовека, последовательно сменяются два типа зубов: молочный» и постоянные. У взрослого человека 32 постоянных зуба. Основная функция зубов - механическое измельчение пищи, различают три типа зубов: *резцы*, служащие для захватывания и откусывания пищи; *клыки*, которые дробят, разрывают пищу; *коренные*, которые растирают, перемалывают пищу.

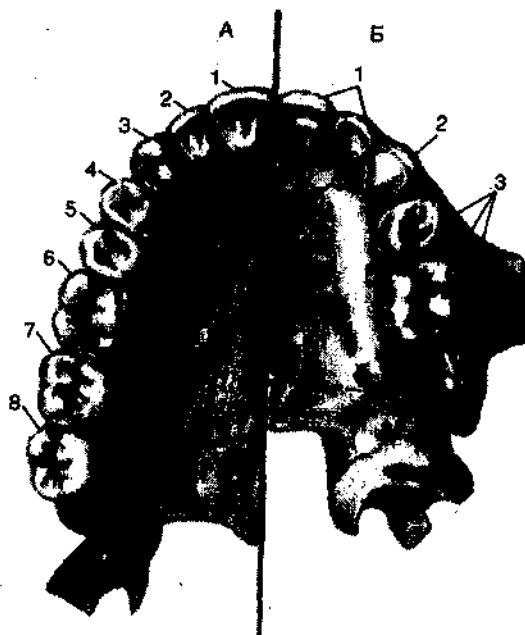


Рис. 104. Зубы верхней челюсти:

А - постоянные зубы: 1 - медиальный резец, 2 - латеральный резец, 3 - клык, 4 - I малый коренной зуб, 5 - II малый коренной зуб, 6 - I большой коренной зуб, 7 - II большой коренной зуб, 8 - III большой коренной зуб; Б - молочные зубы ребенка 4 лет: 1 - резцы, 2 - клык, 3 - коренные зубы

Форма зубов и их функция тесно связаны между собой. Кроме указанных функций, у человека зубы участвуют в членораздельной речи, придавая своеобразную «окраску» отдельным звукам. Зубы играют важную формообразующую роль. Напомним, что форма, рельеф и структура костей зависит от деятельности прикрепляющихся к ним мышц. Здоровые зубы обеспечивают нормальное функционирование всего жевательного аппарата, это предотвращает развитие возрастных изменений костей лицевого черепа. На каждой верхней и половине нижней челюсти, начиная от средней вертикальной линии вправо и влево, расположены два резца, < три больших коренных зу

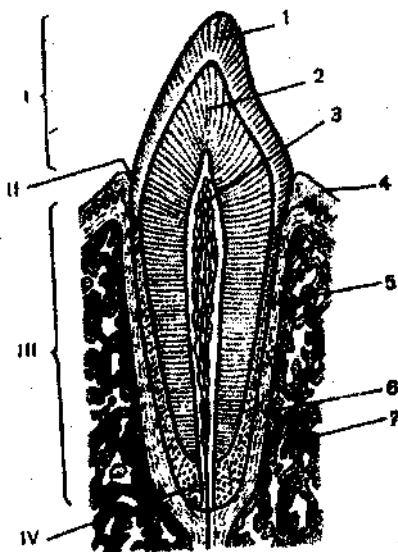


Рис. 105. Строение зуба:

- 1 – эмаль, 2 – дентин, 3 – пульпа зуба,
4 – десна, 5 – цемент, 6 – периодонт,
7 – кость; I – коронка зуба, II – шейка зуба,
III – корень зуба, IV – канал корня зуба

дин клык, два малых коренных и ба (рис. 104).

Каждый зуб состоит из трех частей (рис. 105). **Коронка** – это более массивный отдел зуба, выступающий над уровнем входа в альвеолу, несколько суженная **шейка** находится на границе между корнем и коронкой, в этом месте с зубом соприкасается слизистая оболочка десен. Каждый зуб имеет один, два или три корня, расположенный в зубной альвеоле, оканчивается в альвеоле, оканчивается в маленьком отверстии, через которое в полость зуба входят сосуды и нервы. Внутри зуба имеется полость, заполненная зубной пульпой, богатой сосудами и нервами. Зубы укреплены в челюсти. Корни зубов плотно срастаются с поверхностью зубных ячеек посредством **периодонта** – пучка волокон, которые проникают с одной стороны в кость альвеолы, с другой – в цемент корня зуба. Зуб построен главным образом из дентина, который в области

Таблица I

Средние сроки прорезывания зубов

Зуб	Молочные	Постоянные
Внутренний резец	6-8 мес.	7-7,5 лет
Наружный резец	7-9 мес.	8-8,5 лет
Клык	15-20 мес.	11-11,5 лет
Первый малый коренной	-	10-10,5 лет
Второй малый коренной	-	11-11,5 лет
Первый большой коренной	12-15 мес.	7-7,5 лет
Второй большой коренной	20-24 мес.	12-12,5 лет
Третий большой коренной	-	18-25 лети позднее

корня покрыт цементом, а в области коронки - эмалью. Будучи весьма прочными, зубы сохраняются в течение сотен тысяч лет, что играет важную роль для палеонтологии и антропологии.

Прорезывание молочных зубов начинается на шестом-седьмом месяце жизни ребенка и заканчивается к трем годам жизни. У ребенка 20 молочных зубов. На каждой верхней и половине нижней челюсти ребенка расположены два резца, один клык, и два больших коренных зуба. С 6-7 лет начинается смена молочных зубов постоянными. Сроки прорезывания молочных и постоянных зубов представлены в табл. 17.

Железы рта. В слизистой оболочке, подслизистой основе, толще мышц, а также между слизистой оболочкой и надкостницей твердого нёба находится множество мелких слюнных желез. В ротовую полость открываются протоки трех пар больших слюнных желез: околоушных, подчелюстных и подъязычных и множества мелких, выделяющих белковый секрет (околоушные и железы языка, расположенные в области желобовидных сосочков); слизь (нёбные и задние язычные); или смешанный секрет (губные, щечные, передние язычные, подъязычные, поднижнечелюстные).

Самая крупная *околоушная железа* (масса 20-30 г) расположена на боковой поверхности лица спереди и ниже ушной раковины. Выводной околоушный проток (стеннонов) открывается в преддверии рта на вершине сосочка, расположенного на уровне второго верхнего большого коренного зуба.

Поднижнечелюстная железа (масса 13-16 г) располагается в поднижнечелюстном треугольнике поверхностно, ее выводной проток, (вартонов) открывается на сосочке сбоку от уздечки языка. Самая маленькая *подъязычная железа* - (масса около 5 г) расположена на верхней поверхности диафрагмы рта. Ее главный - большой подъязычный проток, открывается одним общим отверстием с протоком поднижнечелюстной железы или рядом с ним.

Слюнные железы выделяют в сутки от **500,0** мл до 2 л *слюны*, состоящей преимущественно из воды (до 99,5%), солей, ферментов (амилазы и глюкозйдазы), слизи, электролитов, а также бактерицидного вещества лизоцима и иммуноглобулинов. Наличие крупных слюнных желез характерно только для млекопитающих (и человека). Основная функция слюны - смачивание и частичная переработка пищи. У новорожденных детей слюнные железы развиты слабо, их быстрый рост происходит в период от 4 мес. до 2 лет.

В полости рта пища измельчается, увлажняется и смешивается со слюной. Очень важно тщательное пережевывание пищи. Жевание у здорового человека - это рефлекторный акт, который регулируется корой больших полушарий головного мозга. Жевание осуществляется благодаря координированной деятельности челюстей, зубов, жевательных и мимических мышц, языка, щек, нёба, дна полости рта.

Слюна смачивает пищу, а слизь, содержащаяся в слюне, облегчает глотание. Уже в полости рта начинается расщепление углеводов. Слюна растворяет молекулы вкусовых веществ, которые попадают во вкусовые почки в растворенном виде. Кроме того, благодаря содержанию лизоцима слюна дезинфицирует полость рта. Слюноотделение является рефлекторным актом, слюноотделение увеличивается уже при виде пищи, в ответ на запах пищи и при мыслях о еде. В начале XX в. **И. П. Павлов** обнаружил, что, как только пища попадает в рот собаки, начинает рефлекторно вырабатываться слюна. Когда собака просто видит пищу, то также автоматически начинается слюноотделение, но в этом случае рефлекс значительно менее постоянен и зависит от дополнительных факторов, таких как голод или переедание. Если сочетать пищу с звуковым или зрительным сигналом, то после нескольких повторений слюна начинает вырабатываться в ответ на

сигнал даже без пищи. Павлов назвал это явление *условным рефлексом*. Таким образом, один только вид или запах пищи действуют как сигнал для образования слюны. «Любое явление во внешнем мире может быть превращено во временный сигнал объекта, стимулирующий слюнные железы, - писал Павлов, - если стимуляция этим объектом слизистой оболочки ротовой полости будет связана повторно... с воздействием определенного внешнего явления на другие чувствительные поверхности тела». Открытие И.П. Павловым условного рефлекса привело к созданию новой отрасли науки - физиологии высшей нервной деятельности. В основе условного рефлекса лежит формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней среды. Эти временные связи тормозятся при отмене подкрепления.

Глотка представляет собой воронкообразный канал длиной у взрослого человека 11-12 см. Верхняя стенка глотки сращена с основанием черепа; на границе между VI и VII шейными позвонками она, суживаясь, переходит в пищевод. Полость глотки делится на три части: верхнюю - носовую, среднюю - ротовую и нижнюю - гортанную. На боковых стенках глотки с обеих сторон расположены глоточные отверстия слуховой (евстахиевой) трубы, которая соединяет глотку с полостью среднего уха и способствует сохранению в нем постоянной величины атмосферного давления.

Поперечнополосатые мышцы глотки располагаются в двух направлениях - продольном (подниматели) и поперечном, циркулярном (сжиматели). В полости глотки имеется важный защитный аппарат - *лимфоэпителиальное кольцо*, названное по имени Н. И. Пирогова, который впервые обратил на него внимание. Сюда входят нёбные, язычная, глоточная и трубные миндалины (см. Органы кроветворения и иммунной системы).

Глотание - рефлекторный акт, который начинается в тот момент, когда пищевой комок соприкасается с нёбом, корнем языка или задней стенкой глотки. При глотании продольные мышцы глотки, сокращаясь, поднимают ее, а циркулярные сокращаются сверху вниз, тем самым продвигая пищу в направлении к пищеводу. В акте глотания участвует также нёбная занавеска и мышцы языка. *В глотке человека происхо-*

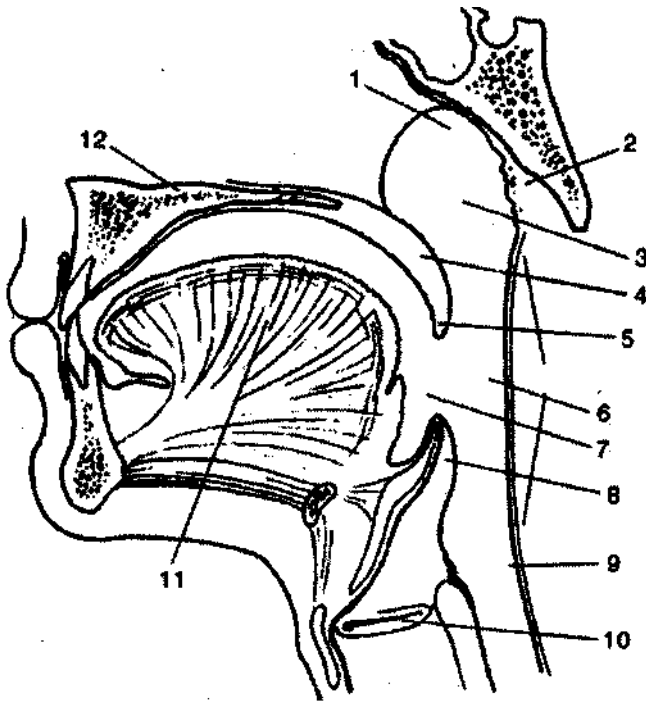


Рис. 106. Схема строения глотки:

- 1 - свод глотки, 2 - глоточная (аденоидная) миндалина, 3 - носовая часть глотки,
 4 - мягкое нёбо (нёбная занавеска), 5 - нёбный язычок, 6 - ротовая часть глотки,
 7 - зев, 8 - надгортанник, 9 - гортанная часть глотки, 10 - желудочек гортани,
 11 - язык, 12 - твердое нёбо

бит перекрест дыхательного и пищеварительного путей.
 При глотании мягкое нёбо обособляет носоглотку, гортань поднимается, надгортанник опускается и прикрывает вход в нее, язык отодвигается назад, пища поступает в пищевод. При дыхании корень языка прижимается к нёбу, закрывая выход из полости рта, а надгортанник поднимается, открывая вход в гортань, куда устремляется струя воздуха (рис. 106).

Пищевод человека - цилиндрическая трубка длиной у взрослого человека 22-30 см, сплюснутая спереди назад, которая в спокойном состоянии имеет щелевидный просвет. Пищевод начинается на уровне границы между VI и VII шейными позвонками и оканчивается на уровне XI грудного позвонка. В пищеводе различают три части: шейную, грудную и

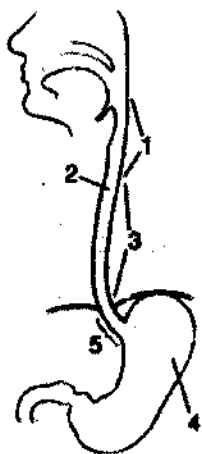


Рис. 107. Пищевод и желудок (схема):

- 1 – шейная часть,
- 2 – пищевод,
- 3 – грудная часть,
- 4 – тело желудка,
- 5 – брюшная часть

брюшную, последняя – самая короткая (1 – 1,5 см) находится под диафрагмой, через пищеводное отверстие которой пищевод проходит в брюшную полость (рис. 107). Окруженный рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью пищевод подвижен. Мышечная оболочка верхней трети пищевода образована поперечнополосатыми мышечными волокнами, в средней они постепенно замещаются гладкими, в нижней полностью состоят из гладких мышечных волокон. Мышечная оболочка обуславливает движения пищевода и его постоянный тонус. Мышечные волокна располагаются в два слоя: внутренний кольцевой и наружный продольный. Мышцы пищевода, последовательно сокращаясь сверху вниз, проталкивают пищевой комок в желудок. При этом плотная пища проходит по пищеводу за 3–9 с, жидкая – за 1–2 с.

Желудок, расположенный в левом под-реберье и надчревной области, напоминает реторту или грушу, однако форма его постоянно изменяется в зависимости от количества съеденной пищи, положения тела и т. д. Вход в желудок – его кардиальная часть, слева от нее желудок расширяется, образуя дно, которое переходит в тело. Левый выпуклый край желудка формирует большую кривизну, правый, вогнутый, – малую кривизну. Выход из желудка называется привратником (пилорус), он снабжен кольцевой мышцей – сфинктером. Суженная часть желудка, примыкающая к привратнику, называется пилорической (рис. 108). Емкость желудка взрослого человека варьирует в зависимости от принятой пищи и жидкости от 1,5 до 4 л.

Слизистая оболочка желудка покрыта однослойным цилиндрическим железистым эпителием, выделяющим слизь, которая располагается в виде нескольких слоев, лежащих друг за другом, и выполняет защитную функцию. Многочисленные (около 40 млн) желудочные железы залегают в собственной пластинке слизистой оболочки почти вплотную друг к другу. Различают три группы желез: преобладают собственные (фундальные), у человека их около 35 млн, длина каж-

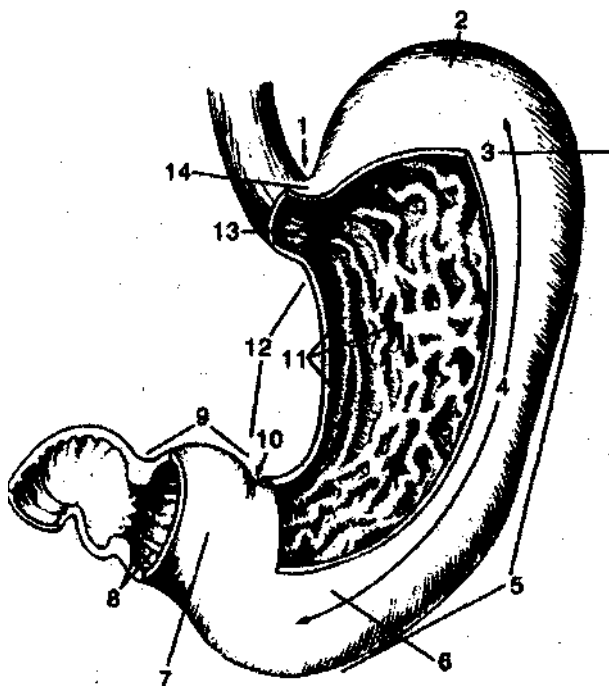


Рис. 108. Желудок (вскрыта его передняя стенка):

- 1 - кардиальная вырезка, 2 - дно желудка, 3 - передняя стенка, 4 - тело желудка, 5 - большая кривизна желудка, 6 - желудок, 7 - привратниковая пещера, 8 - канал привратника, 9 - привратниковая (пилорическая) часть, 10 - угловая вырезка, 11 - канал желудка, 12 - малая кривизна желудка. 13 - кардиальное отверстие, 14 - кардиальная часть

дой около 0,65 мм, диаметр 30-50 мкм; пилорические (около 3,5 млн) и кардиалыше. В собственных железах выделяют четыре типа клеток: главные вырабатывают пепсиноген и реннин; париетальные (обкладочные) - компоненты соляной кислоты и внутренний антианемический фактор; слизистые (добавочные и шеечные) - слизь; эндокринные - серотонин, эндорфины и другие биологически активные вещества (рис. 109). В пилорических железах имеется большое количество эндокринных клеток, вырабатывающих серотонин, эндорфины, соматостатин, гастрин (последний стимулирует секрецию соляной кислоты париетальными клетками) и другие биологически активные вещества.

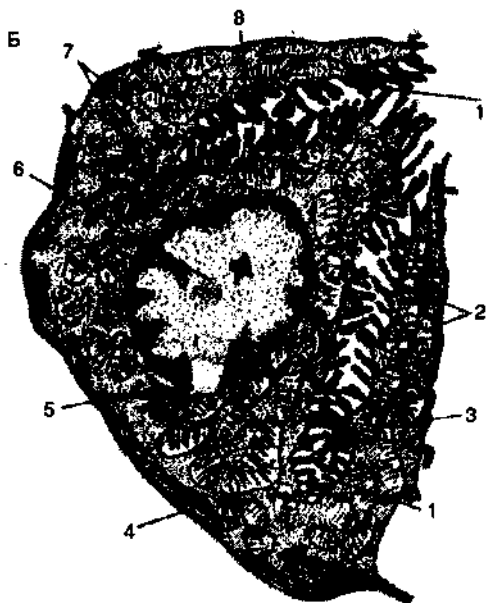
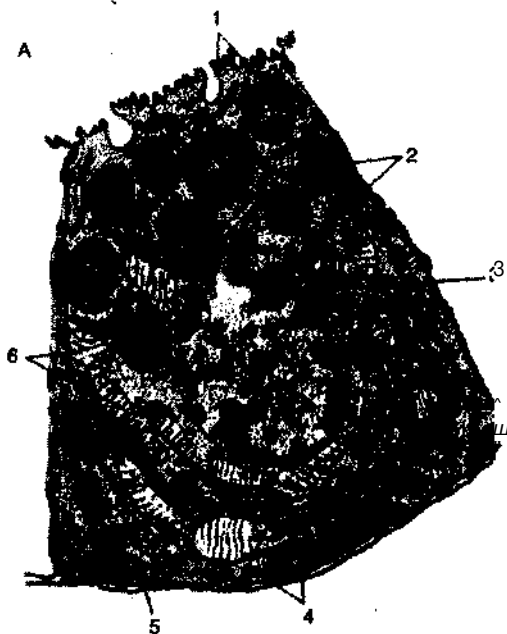


Рис. 109. Строение собственной (фундальной) железы желудка:

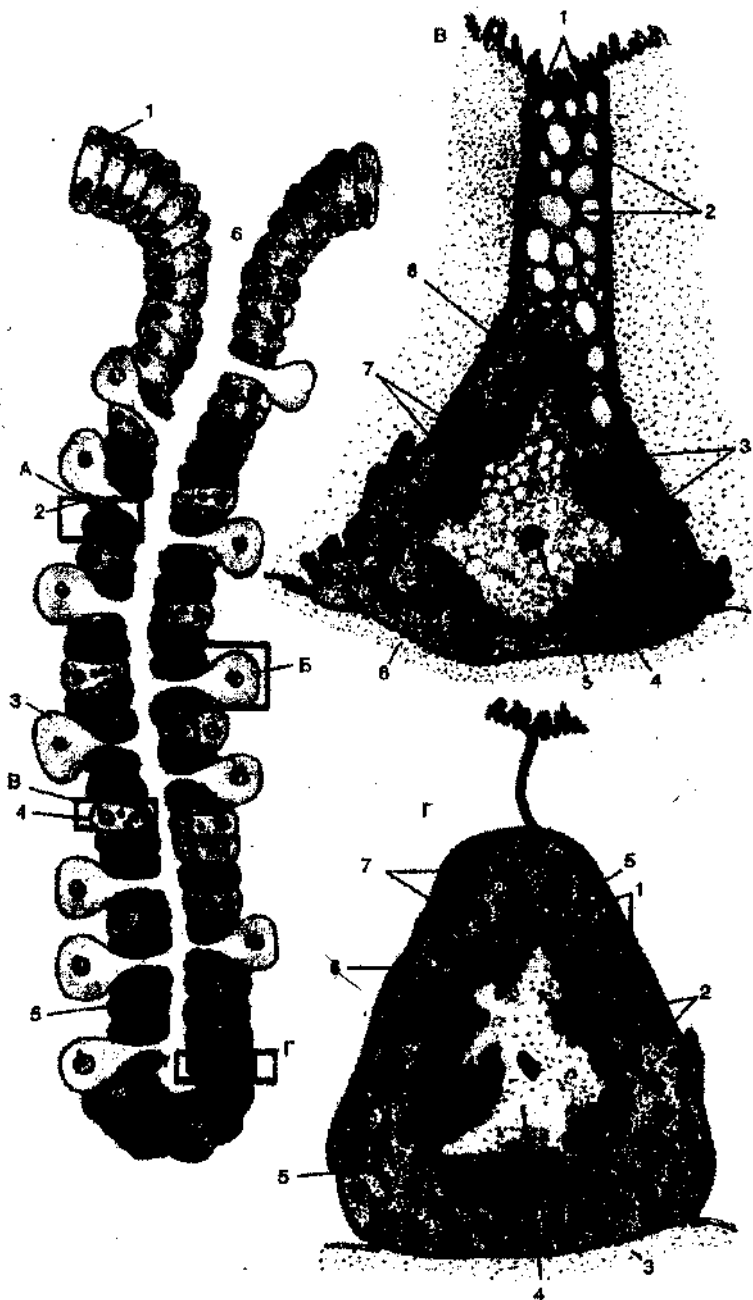
1 - эпителий слизистой оболочки, 2 - главная клетка, 3 - париетальная клетка (обкладочная), 4 - добавочная железистая (слизистая) клетка, 5 - эндокринная клетка, 6 - желудочная ямка, 7 - просвет железы;

А - ультрамикроскопическое строение главной клетки собственной железы желудка: 1 - клеточные микроворсинки, 2 - гранулы зимогена, 3-внутриклеточный сетчатый аппарат (аппарат Гольджи), 4 - шероховатый эндоплазматический ретикулум, 5-базальная мембрана, 6 - митохондрии;

Б - ультрамикроскопическое строение париетальной (обкладочной) клетки собственной железы желудка: 1 - внутриклеточные секреторные каналцы, 2 - митохондрии, 3-десмосома, 4 - базальная мембрана, 5 - аппарат Гольджи, 6 - ядро, 7 - гладкий эндоплазматический ретикулум, 8- клеточные микроворсинки;

В - ультрамикроскопическое строение слизистой (добавочной) клетки собственной железы желудка: 1 - клеточные микроворсинки, 2 - слизистые гранулы, 3 - митохондрии, 4 - ядро, 3- ядрышко, 6 - базальная мембрана, 7 - шероховатый эндоплазматический ретикулум, 8 - аппарат Гольджи;

Г - ультрамикроскопическое строение желудочного эндокриноцита собственной железы дна желудка: 1 - эндоплазматическая сеть, 2 - митохондрии, 3 - базальная мембрана, 4 - ядро, 5 - аппарат Гольджи, 6 - десмосома, 7 - аргентаффиновые гранулы



Желудок растет очень быстрыми темпами. Так, если масса внутренних органов увеличивается от рождения до полового созревания примерно в 12 раз, тело в целом в 20 и более раз, то желудок в 24 раза. Объем желудка новорожденного ребенка составляет 30-35 см³, через две недели уже 90 см³, в 3 года - 575-680 см³, у взрослого он равен 1200-1600 см³, т. е. превосходит в 50 раз первоначальную величину. Желудочные железы у новорожденного ребенка развиты слабо, количество их составляет 120-123 на 1 мм², (у взрослого 260-270 на 1 мм²), всего около 500 000 желез. Их количество быстро увеличивается. В двухмесячном возрасте их насчитывается около 1,8 млн, в двухлетнем - 8 млн, в шестилетнем - 10 млн, в 15-летнем - 18 млн, а у взрослого - около 40 млн.

Мышечная оболочка сформирована гладкой мышечной тканью, образующей три слоя: наружный - продольный, средний - циркулярный, внутренний - косой. Циркулярный слой наиболее развит в пилорическом отделе, где образует упомянутый сжиматель привратника (толщиной 3-5 мм), при сокращении которого закрывается выход из желудка. Деятельность мышц желудка у живого человека обуславливает его моторику, поддерживает тонус, почти стабильное давление в просвете желудка и осуществляет перемешивание и опорожнение.

Однокамерный желудок служит резервуаром для проглоченной пищи, в котором пища интенсивно перемешивается и передвигается, и, что самое важное, благодаря выделению желудочного сока (в состав которого входят пепсин, реннин, липаза, соляная кислота и слизь) осуществляется частичная химическая переработка пищи. Кроме того, желудок выполняет выделительную, эндокринную и всасывательную функции (всасываются сахара, спирт, вода, соли), в стенке желудка образуется внутренний антианемический фактор, который способствует поглощению поступающего с пищей витамина В₁₂, что предотвращает развитие анемии.

В желудке продолжается расщепление углеводов амилазой слюны, осуществляется частичное расщепление белковых молекул, в том числе и коллагена, а также жиров молока. У детей до 60% жира молока расщепляется в желудке.

Железы желудка выделяют за сутки 1,5-2,5 л кислого желудочного сока (рН = 0,8-1,5), в котором содержится около 99% воды, соляная кислота (0,3-0,5%), ферменты, слизь,

соли и другие вещества. Под влиянием соляной кислоты пепсиноген превращается в активный пепсин. Соляная кислота образуется уже в полости желудка из выделяемых клетками желез ионов H^+ и Cl^- . Слизь предохраняет слизистую оболочку желудка от ее повреждения соляной кислотой и пепсином.

Количество желудочного сока, его состав, кислотность, содержание ферментов зависят от количества, качества и консистенции пищи. Пища, смешанная с желудочным соком, называется химусом. Желудочный сок начинает вырабатываться условно-рефлекторно. Как только пища попадает в рот, возбуждаются рецепторы органов вкуса и обоняния, благодаря этому усиливается выделение желудочного сока (безусловный рефлекс). При попадании пищи в желудок выделение желудочного сока усиливается. Белковая пища является наиболее эффективным возбудителем желудочной секреции, максимум достигается во время второго часа. Самым слабым возбудителем желудочной секреции является углеводная пища (в том числе хлеб). Жиры вначале тормозят, а затем возбуждают желудочную секрецию. Переваривающая активность желудочного сока наиболее высокая в ответ на поступление белковой пищи, она ниже - при жировой и самая низкая - при углеводной. Стресс и сильные эмоции усиливают желудочную секрецию; страх и депрессии угнетают ее. После приема смешанной пищи вначале эвакуация происходит быстро, а затем постепенно замедляется. Эвакуация пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку происходит отдельными порциями и обусловлена главным образом сокращениями мышечной оболочки желудка, а пилорический жом препятствует ее обратному забрасыванию в желудок. Пища находится в желудке различное время. Скорость эвакуации связана с количеством, составом и степенью измельчения пищи в ротовой полости. Так, плохо пережеванная пища дольше задерживается в желудке, чем кашицеобразная или жидкая. Эвакуация содержимого желудка начинается, когда содержимое желудка становится жидким (или полужидким). Быстрее всего удаляются из желудка углеводы (через 1,5-2 ч), медленнее белки, дольше всего задерживаются в желудке жиры (4 ч и более).

Тонкая кишка человека подразделяется на двенадцатиперстную длиной 25-30 см, тощую длиной 2-2,5 м и подвздошную длиной 2,5-3,5 м кишки. Тощая кишка короче, а под-

вздошная длиннее. Диаметр тонкой кишки не превышает 5 см. Тонкая кишка образует множество петель, слизистая оболочка - многочисленные круговые складки, благодаря чему увеличивается всасывательная поверхность слизистой оболочки, размер и количество складок уменьшается по направлению к толстой кишке. У дистального конца подвздошной кишки складки исчезают. Поверхность слизистой оболочки усеяна кишечными ворсинками и криптами. *Ворсинки* являются выростами собственной пластинки слизистой оболочки. В центре ворсинки проходит лимфатический капилляр, слепо начинающийся на ее вершине. В каждую ворсинку входит по 1-2 артериолы, которые распадаются на капиллярные сети, расположенные вблизи эпителиальных клеток. Из капилляров кровь собирается в венулу, проходящую вдоль оси ворсинки (рис. 110).

Поверхность ворсинок покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, в котором имеются клетки трех видов: выде-

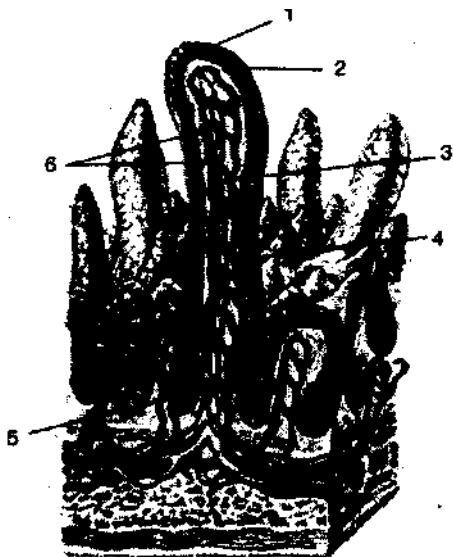


Рис. 110. Строение ворсинки тонкой кишки:

- 1 - кишечные эпителиоциты (с исчерченной каемкой), 2 - бокаловидная клетка,
- 3 - центральный лимфатический сосуд,
- 4 - артериола, 5 - венула,
- 6 - кровеносные капилляры

видные, кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой и небольшое количество эндокринных клеток. Больше всего кишечных эпителиоцитов с исчерченной каемкой, на их обращенной в просвет кишечника (апикальной) поверхности имеется каемка, образованная огромным количеством микроворсинок (1500-3000 на поверхности каждой клетки), которые увеличивают еще в 30-40 раз всасывающую поверхность.

Кишечные крипты (крипты Либеркюна) - углубления собственной пластинки слизистой оболочки в виде трубо-

чек (длиной 0,25-0,5 мм, диаметром до 0,07 мм), устья которых открываются в просветах между ворсинками. Количество их достигает 80-100 на 1 мм². Крипты выстланы эпителиальными клетками пяти видов. Это кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой, бокаловидные, эндокринные, бескаемчатые и клетки Панета. Клетки первых трех типов аналогичны клеткам ворсинок. Эндокринные клетки вырабатывают серотонин и кишечные гормоны (например, секретин, холёцистокинин и др.). На дне крипт располагаются клетки Панета, которые по современным воззрениям вырабатывают лизоцим и фермент эрепсин, участвующий в расщеплении дипептидов. Мелкие цилиндрические бескаемчатые клетки, расположенные на дне крипт между клетками Панета, активно делятся митотически и являются источником восстановления эпителия ворсинок и крипт.

В собственной пластинке слизистой оболочки имеется множество одиночных лимфоидных узелков диаметром 0,5-3 мм, а также скопления лимфоидных узелков, называемые пейеровыми бляшками. Они расположены в основном в подвздошной кишке. Лимфоидная ткань лучше выражена у детей. Количество одиночных узелков и их агрегатов с возрастом уменьшается. У взрослых число пейеровых бляшек достигает 30-40, у стариков их еще меньше. Лимфоидная ткань, расположенная в стенке кишки, выполняет защитную и кроветворную функции.

Мышечная оболочка тонкой кишки, состоящая из более мощного внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев, осуществляет маятникообразные и перистальтические движения кишки и обеспечивает постоянное тоническое сокращение ее мускулатуры.

Двенадцатиперстная кишка имеет форму подковы, огибающей головку поджелудочной железы. Слизистая оболочка двенадцатиперстной кишки образует множество широких и коротких ворсинок (22-40 на 1 мм²). Слизистая оболочка формирует, кроме круговых, и одну продольную складку, которая заканчивается большим двенадцатиперстным сосочком (фатеров), на вершине которого открываются общий желчный проток и главный проток поджелудочной железы. В подслизистой основе встречаются сложные разветвленные трубчатые железы, которые вырабатывают секрет, участвующий в переваривании белков и углеводов, слизь, а также

многочисленные гормоны и биологически активные вещества.

Печень - самая крупная железа человека. Масса печени взрослого человека составляет около $1/36$ массы тела (1,5-2 кг), у новорожденного ребенка - $1/20$ (около 135 г), и она занимает большую часть брюшной полости. Печень участвует в обмене белков, углеводов, жиров, витаминов и т. д. Среди многочисленных функций печени весьма важны защитная, обезвреживающая, желчеобразовательная и др. В утробном периоде печень является важным кроветворным органом.

Печень расположена справа под диафрагмой, лишь небольшая часть ее заходит у взрослого человека влево от средней линии. Край печени острый, передне-верхняя (диафрагмальная) поверхность выпуклая соответственно вогнутости диафрагмы.

Печень покрыта соединительнотканной оболочкой (глиссонова капсула). Прослойки соединительной ткани внутри печени[^] разделяют ее перенхиму на шестиугольные дольки призматической формы, около 1,5 мм в диаметре (классические дольки).

Сложной и многогранной функции печени соответствует характер ее сосудистой системы, строение и функция клеток, образующих печеночную ткань. Печень, в отличие от всех других органов, получает кровь из двух источников: артериальную - из печеночной артерии и венозную - из воротной вены (рис. 111). И та, и другая кровь проходит через синусоидальные кровеносные капилляры, по которым кровь течет очень медленно. Воротная вена собирает кровь от желудка, тонкой кишки, поджелудочной железы, селезенки и большого сальника. Войдя в ворота печени, оба сосуда (печеночная артерия и воротная вена) разделяются на долевые, сегментарные и т. д., вплоть до междольковых вен и артерий, которые проходят в междольковых соединительнотканых прослойках вдоль боковых поверхностей классических печеночных долек, между ними вместе с желчными протоками и лимфатическими сосудами, образуя так называемые триады. От междольковых сосудов под прямым углом отходят вокругдольковые, которые окружают дольку наподобие кольца. От них начинаются синусоидальные капилляры, которые на периферии долек соединяются между собой, образуя один капилляр, следующий к центру дольки, где вливаются в центральную

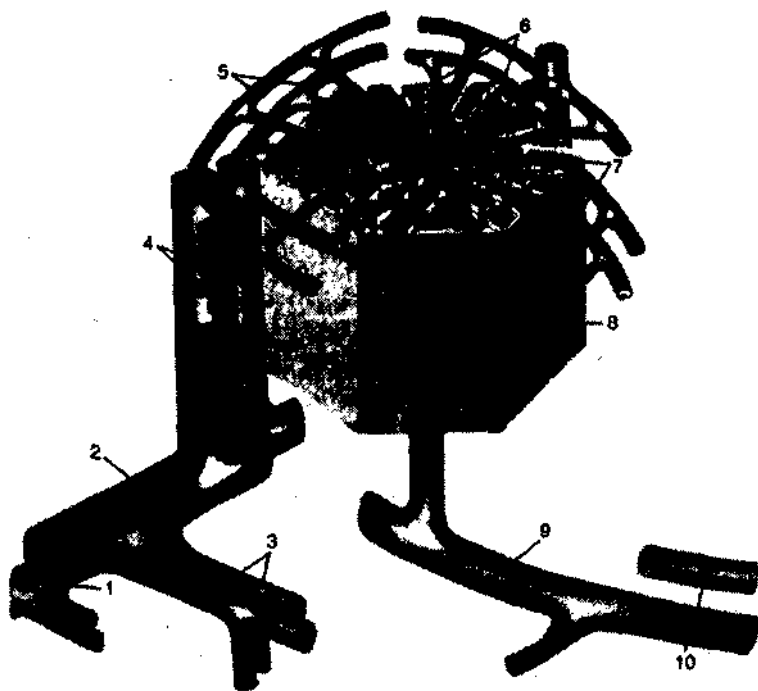


Рис. 111. Кровоснабжение печени (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

1 - воротная вена, 2 - печеночная артерия, 3 - сегментарные вена и артерия, 4 - междольковые вена и артерия, 5 - вокругдольковые вены и артерия, в - внутريدольковые синусоидные капилляры, 7 - центральная вена, 8 - классическая печеночная долька, 9 - поддольковая (собирающая) вена, 10 - печеночные вены

вену дольки. Последняя, в свою очередь, впадает в поддольковую вену. Поддольковые вены являются начальными сосудами системы печеночных вен, которые, укрупняясь, собираются в три-четыре печеночные вены, впадающие в нижнюю полую вену. Через 1 г печеночной ткани в минуту проходит около 0,85 мл крови, в течение часа вся кровь человека несколько раз проходит через синусоидальные капилляры печени. Это дало основание старым анатомам назвать печень «самой нагруженной гаванью во всей реке жизни».

Кровеносные капилляры имеют собственную стенку, образованную двумя типами клеток: эндотелиальными клетками и расположенными между ними звездчатыми клетками Купфера, имеющими длинные отростки, свободно свисающие

в просвет капилляра. Эти клетки, относящиеся к системе макрофагов, обладают выраженной фагоцитарной активностью. Желчные капилляры не имеют собственной стенки, плазматические мембраны соседних печеночных клеток образуют стенку желчного капилляра. Иными словами, желчные капилляры, по существу, являются расширенными зонами межклеточных щелей. В то же время в местах перехода межклеточных щелей в желчные капилляры участки плазматических мембран клеток утолщены, благодаря этому желчные капилляры не сообщаются с другими межклеточными щелями и у здорового человека*желчь не проникает в кровь. Желчные капилляры начинаются слепо вблизи центральной вены и направляются к периферии дольки, где переходят в междольковые желчные протоки. У ворот печени путем слияния правой и левой ветвей, приносящих желчь из соответствующих долей печени, образуется общий печеночный проток.

Печеночные клетки (гепатоциты) богаты митохондриями (до 1000 и более в одной клетке), элементами зернистой и незернистой цитоплазматической сети и комплекса Гольджи, рибосомами и особенно отложениями гликогена. Клетки располагаются в виде тяжей (печеночные трабекулы) между капиллярами двумя рядами так, чтобы плазматическая мембрана каждой из них обязательно контактировала одной своей стороной с просветом желчного капилляра, другой соприкасалась со стенкой кровеносного капилляра (рис. 112). Для этого трабекулы не могут одновременно в двух направлениях состоять более чем из двух клеток, это возможно лишь в одном направлении: только в толщину или в ширину. Такое строение способствует осуществлению секреции гепатоцитов а двух направлениях: в желчные протоки - желчь, в кровеносные капилляры - глюкозу, мочевины, белки, жиры, витамины и т. д.

Желчь вырабатывается постоянно ^ однако есть основание считать, что в печени существует суточный ритм: ночью преобладает синтез гликогена, днем - желчи. В течение суток у человека образуется от 500,0 до 1000,0 мл желчи, ее рН = 7,8 - 8,6; содержание воды достигает 95-98%. В желчи имеются соли желчных кислот, билирубин, холестерин, жирные кислоты, лецитин, минеральные элементы. Однако в связи с ритмом питания, нет необходимости в постоянном поступлении желчи в двенадцатиперстную киш-



Рис. 112. Строение печеночной балки (по В. Г. Елисееву и др., 1970):

- 1 - гепатоцит, 2 - печеночная балка, 3- гемокapилляр (синусоидный сосуд),
- 4 - вокругсинусоидное пространство (Диссе), 5 - центральная вена,
- 6 - вокругсинусоидный липоцит, 7 - желчный капилляр,
- 8 - звездчатый ретикулоэндотелиоцит, 9 - эндотелиальная клетка,
- 10 - вокругдольковый желчный проток, 11 - вокругдольковая артерия,
- 12 - вокругдольковая вена

ку. Этот процесс регулируется гуморальными и нервно-рефлекторными механизмами.

Желчный пузырь, являющийся резервуаром для хранения желчи, представляет собой удлинённый мешок, длиной 8-12 см, шириной 4-5 см, с расширенным дном, напоминающим по своей форме грушу емкостью около 40 см³. Складчатая слизистая оболочка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием, поверхность которого покрыта исчерченной каемкой из микроворсинок, интенсивно всасывающим воду,

поэтому пузырная желчь сгущается в три-пять раз по сравнению с желчью из общего печеночного протока. *Пузырный проток*, соединяясь с *общим печеночным*, образует *общий желчный проток*, который направляется вниз, прободает нисходящую часть двенадцатиперстной кишки, сливаясь с протоком поджелудочной железы, и открывается на вершине большого сосочка двенадцатиперстной кишки. Пучки мышечных волокон окружают конец общего желчного протока в толще стенки кишки, образуя сфинктер Одди, который препятствует затеканию содержимого двенадцатиперстной кишки в желчный и панкреатический протоки. Выше него, над местом слияния протока поджелудочной железы с общим желчным располагается еще один сфинктер общего желчного протока (Бойдена), который регулирует собственно приток желчи в кишку или желчный пузырь-

Одно из наиболее распространенных заболеваний желчных путей - желчнокаменная болезнь. Камни образуются у тех людей, у которых желчь перенасыщена холестерином, выпадающим в осадок в виде кристаллов. Около 90% желчных камней состоит из холестерина.

Поджелудочная железа - вторая по величине железа пищеварительного тракта (масса 60-100 г, длина 15-22 см), перекидывается в поперечном направлении через тело первого поясничного позвонка. Ее широкая головка располагается внутри подковы двенадцатиперстной кишки и незаметно переходит в тело, которое заканчивается суженным хвостом, достигающим ворот селезенки.

Поджелудочная железа по существу состоит из двух желез. *Экзокринная часть* вырабатывает у человека в течение суток 1500-2000 мл водянистого панкреатического сока (рН = 8 - 8,5), содержащего ферменты трипсин и химотрипсин, участвующие в переваривании белков; амилазу, гликозидазу и галактозидазу, переваривающие углеводы; липолитическую субстанцию, липазу, участвующие в переваривании жиров; ферменты, расщепляющие нуклеиновые кислоты. Экзокринная часть поджелудочной железы представляет собой сложную альвеолярно-трубчатую железу, разделенную очень тонкими перегородками на дольки, в которых тесно лежат ацинусы, образованные одним слоем железистых ацинозных клеток, богатых элементами зернистой цитоплазматической сети и гранулами, содержащими ферменты. Глав-

ный пдюток поджелудочной железы (вирсуигов) проходит слева направо через железу и открывается на вершине большого сосочка двенадцатиперстной кишки после слияния с общим желчным протоком.

Эндокринная часть, продуцирующая гормоны, регулирующие углеводный и жировой обмен (инсулин, глюкагон), соматостатин и др., образована группами клеток, которые располагаются в виде островков диаметром 0,1-0,3 мм в толще железистых долек (островки Лангерганса). Количество островков у взрослого человека колеблется от 200 тыс. до 1800 тыс. (см.: «Эндокринный аппарат»).

Поджелудочная железа новорожденного ребенка очень мала, она весит около 2-3 г. У новорожденных и детей раннего возраста железа отличается большим абсолютным и относительным количеством панкреатических островков.

Функция тонкой кишки. Благодаря движениям тонкой кишки кислый химус, поступающий из желудка, перемешивается с щелочными соками поджелудочной железы, печени и кишечных желез, причем кишечное содержимое постоянно контактирует со слизистой оболочкой тонкой кишки. В течение суток у человека выделяется до 2,5 л кишечного сока. Его многочисленные ферменты, расщепляющие белки, жиры, углеводы, происходят из разрушенных спущенных эпителиальных клеток слизистой оболочки кишечника. В результате непрерывного процесса регенерации клетки восстанавливаются.

В тонкой кишке продолжается химическая переработка пищи и всасывание продуктов расщепления, а также механическое перемешивание и продвижение ее в направлении толстой кишки. Эндокринные клетки вырабатывают различные гормоны и биологически активные вещества. У человека всасывающая поверхность тонкой кишки, благодаря наличию складок слизистой оболочки, ворсинок и микроворсинок клеток кишечного эпителия, достигает 200 м².

Во время пищеварения секреция желчи и ее выделение в просвет кишечника резко увеличивается; вне его финктер Одди закрыт, и желчь накапливается в желчном пузыре, где она концентрируется. Уже через 3-12 мин после начала еды рефлекторно усиливается секреция желчи. Особенно интенсивно выделяется желчь при поедании смешанной пищи, большое количество выделяется в ответ на потребление жира,

молока, мяса, яичных желтков. Из желчного пузыря желчь выделяется в двенадцатиперстную кишку благодаря сокращению мышц желчного пузыря и расслаблению сфинктера общего желчного протока. Желчь нейтрализует кислую реакцию химуса, инактивирует пепсин, компоненты желчи эмульгируют жиры, содержащиеся в пищевых продуктах, тем самым облегчая действие ферментов, расщепляющих жиры, и стимулируют всасывание продуктов переработки жиров.

Секреция сока поджелудочной железы начинается рефлекторно уже при мыслях о пище, взгляде на нее, обстановке еды. Поступление пищи в ротовую полость, раздражение рецепторов органа вкуса и обоняния, поступление пищи в желудок и раздражение его рецепторов рефлекторно усиливает секрецию сока поджелудочной железы, которая достигает максимума при поступлении химуса в двенадцатиперстную кишку. Белковая и углеводная пища увеличивает секрецию сока поджелудочной железы в первые два часа с максимумом во время второго часа после еды, причем секреция длится от 4-5 ч (белковая пища) до 9-10 ч (хлеб); при приеме жирной пищи (включая молоко) секреция длится около 5 ч (максимум в течение третьего часа).

В тонкой кишке происходит переваривание пищи и всасывание ее компонентов. При этом в полости кишки под влиянием ферментов кишечного и панкреатического соков, желчи происходит лишь расщепление молекул пищевых веществ до отдельных фрагментов. Окончательное расщепление происходит благодаря *мембранному пищеварению*, которое осуществляется на поверхности микроворсинок клеток кишечного эпителия. В них обнаружено большое количество активных ферментов, участвующих в расщеплении и всасывании пищевых продуктов. А. М. Уголев (1967) открыл пристеночное пищеварение, которое, в отличие от полостного, происходящего в просвете кишки, совершается на поверхности микроворсинок. Последние вырабатывают ряд собственных пищеварительных ферментов и адсорбируют на своей поверхности некоторые ферменты из просвета кишечника и пищевые вещества, которые наиболее интенсивно расщепляются и всасываются. *В результате расщепления белков образуются аминокислоты, жиров - глицерин и жирные кислоты, углеводов - моносахариды.* При распаде пищевых веществ утрачиваются многие их свойства, в том числе и вредные.

Таким образом предотвращается попадание в организм чужеродного белка.

Ритмичные сокращения ворсинок способствуют всасыванию веществ, которое осуществляется по направлению от наружной поверхности эпителиальных клеток (обращенной в просвет кишки) к внутренней (обращенной к кровеносным и лимфатическим капиллярам). Аминокислоты и моносахариды всасываются в кровь; вода, минеральные соли, витамины, жирные кислоты и глицерин - в лимфу. Активному пищеварению и всасыванию способствует высокий кровоток в тонкой кишке, который во время еды составляет 400 мл/мин, а на высоте пищеварения - 750-800 мл/мин.

Еще в начале XX в. И. П. Павлов показал, что в каждом отделе пищеварительной системы вырабатываются различные ферменты, которые участвуют в расщеплении белков, жиров и углеводов. Он изучил их взаимодействие и регуляцию выделения, совместную деятельность органов пищеварения и влияние одного отдела на другой. В 1904 г. Павлов был награжден Нобелевской премией по физиологии и медицине «за работу по физиологии пищеварения, благодаря которой было сформировано более ясное понимание жизненно важных аспектов этого вопроса».

Толстая кишка подразделяется на слепую с червеобразным отростком, восходящую ободочную, поперечную ободочную, нисходящую ободочную, сигмовидную ободочную и прямую. Длина толстой кишки колеблется от 1,5 до 2 м, диаметр слепой кишки достигает 7-8 см, он постепенно уменьшается до 4 см в нисходящей ободочной кишке.

Уже по своему внешнему виду толстая кишка отличается от тонкой диаметром, наличием отростков брюшины, заполненных жиром; типичных вздутий (гаустр) и трех продольных мышечных лент (тений), образованных наружным продольным слоем мускулатуры, который на толстой кишке не создает сплошного покрытия. Ленты идут от основания червеобразного отростка до начала прямой кишки. В толстой кишке отсутствуют пейеровы бляшки. Слизистая оболочка толстой кишки лишена ворсинок, но в ней много складок полулунной формы и значительно большее число крипт, чем в тонкой, они крупнее и шире.

Тонкая кишка впадает в стенку толстой кишки, ниже впадения слепая кишка образует мешок. Подвздошная кишка

как бы вдаётся своим концом внутрь толстой, где имеется сложное анатомическое устройство - *илеоцекальный клапан*, снабженный мышечным сфинктером и двумя губами. Этот клапан замыкает выход из тонкой кишки, периодически он открывается, пропуская содержимое небольшими порциями в толстую кишку; кроме того, он препятствует обратному затеканию содержимого толстой кишки в тонкую.

Слепая кишка расположена в правой подвздошной ямке, ее длина и ширина примерно равны (7-8 см); от задней стенки слепой кишки отходит червеобразный отросток длиной 6-8 см, размеры его непостоянны и варьируют в широких пределах.

Слепая кишка непосредственно переходит в *восходящую ободочную кишку* длиной 14-18 см, которая направляется вверх. У нижней поверхности печени, изогнувшись примерно под прямым углом, она переходит в *поперечноободочную* длиной 25-30 см, которая пересекает брюшную полость справа налево. В левой части брюшной полости у нижнего конца селезенки ободочная кишка вновь изгибается, поворачивает вниз и переходит в *нисходящую ободочную* длиной около 10 см. В левой подвздошной ямке она образует петлю - *сигмовидную ободочную кишку* и опускается в малый таз, где загибается и, направляясь вниз и влево, переходит на уровне мыса крестца в *прямую кишку*, которая тянется до заднего прохода. Верхний тазовый отдел прямой кишки длиной 12-15 см расположен в полости таза; книзу кишка расширяется, образуя ампулу, диаметр которой при наполнении может увеличиваться до 30-40 см. Конечный отдел длиной 2,5-4 см, который направляется назад и вниз, называется *заднепроходным каналом*. Он проходит сквозь тазовое дно и заканчивается *задним проходом*.

Слизистая оболочка прямой кишки образует множество непостоянных продольных и поперечных складок. Продольные мышечные волокна расположены на прямой кишке сплошным слоем, который, утолщаясь в области заднепроходного канала, образует *внутренний сфинктер заднего прохода*, состоящий из гладких мышечных волокон. Непосредственно под кожей лежит кольцеобразный *наружный, сфинктер* (поперечнополосатая мышечная ткань). Оба сфинктера, в обычном состоянии замыкающие задний проход, открываются при акте дефекации. Прямая кишка до начала акта дефекации не содержит кала. Резервуаром кала является тазовый отдел толстой кишки.

В любом возрасте длина толстой кишки равна длине тела. Длина кишечника новорожденного ребенка 340-460 см, в течение первого года жизни увеличивается на 50%. Соотношение между длиной кишечника и тела у новорожденного составляет 8,3 : 1, на первом году жизни - 6,6 : 1, в 16 лет - 7,6 : 1, у взрослого - 5,4 : 1. Соотношение между толстой и тонкой кишкой у новорожденного составляет 1 : 5, оно не изменяется у грудного ребенка, у взрослого достигает 1:4.

В микрофлоре толстой кишки преобладают анаэробные палочки (90%), остальные аэробные: кишечная палочка, молочнокислые бактерии и др. Микроорганизмы, населяющие толстую кишку, играют важную роль в жизнедеятельности человека. Они участвуют в сбраживании углеводов, гнилостном разложении белков, расщеплении желчных пигментов. Особенно важно равновесие между процессами брожения и гниения: в результате брожения в кишечнике создается кислая среда, препятствующая избыточному гниению. Нормальная кишечная микрофлора способствует выработке организмом естественных защитных факторов; подавляет жизнедеятельность патогенных микробов; синтезирует некоторые витамины (К, Е, В₆, В₁₂); расщепляет небольшое количество клетчатки.

Из тонкой кишки через илео-цекальный клапан в толстую поступает 0,5-1 л химуса, который подвергается воздействию бактерий, населяющих толстую кишку. Здесь частично расщепляется растительная клетчатка; разрушаются многие вещества, в результате чего образуются токсические соединения, обезвреживающиеся в печени; всасывается большое количество воды, минеральных веществ, водорастворимых витаминов и, в конечном итоге, образуется кал. За сутки при правильном питании взрослый человек выделяет 150-200 г кала, состоящего из 75-80% воды и 20-25% сухого остатка, в котором содержатся клетчатка и другие неперевариваемые вещества, бактерии, нерастворимые соли кальция и железа, небольшое количество жира, продукты брожения и гниения. Кроме того, у здорового человека в течение суток образуется и выводится 300-350 см³ газа.

Благодаря движениям толстой кишки каловые массы перемещаются в направлении прямой, ее заполнение, повышение давления до 40-50 мм рт. ст. и растяжение вызывает позыв к дефекации, которая осуществляется благодаря сокращению мышечной оболочки прямой кишки, произвольному

расслаблению внутреннего сфинктера и произвольному расслаблению наружного сфинктера заднего прохода. Контроль над центром дефекации со стороны коры головного мозга устанавливается у ребенка примерно с двух лет.

ПОЛОСТЬ ЖИВОТА. БРЮШИНА И БРЮШИННАЯ ПОЛОСТЬ

Брюшная полость ограничена сверху диафрагмой, внизу продолжается в полость таза, выход из которой закрыт диафрагмой таза. Задняя стенка брюшной полости образована поясничным отделом позвоночника и мышцами (квадратные мышцы поясницы и подвздошно-поясничные мышцы), передняя и боковые - мышцами живота. Изнутри брюшная полость выстлана внутрибрюшной фасцией, к которой прилежат жировая ткань и брюшина. Пространство, ограниченное спереди брюшиной и внутрибрюшной фасцией, называется *эпибрюшинным*. В нем располагаются некоторые органы (почки, надпочечники, поджелудочная железа и другие) и жировая клетчатка, значительные количества которой находятся на задней брюшной стенке возле расположенных там внутренних органов.

Серозная оболочка, которая выстилает брюшную полость, покрывает расположенные в ней внутренние органы и ограничивает полость брюшины - брюшинную полость (сауная реШопел), называется брюшиной (регИопешп). Брюшина образована соединительнотканной собственной пластинкой серозной оболочки, богатой эластическими и коллагеновыми волокнами, кровеносными и лимфатическими сосудами и нервами и покрытой однослойным плоским эпителием (мезотелием).

В брюшине различают два листка: один - *париетальная брюшина* - выстилает стенки брюшной полости, другой - *висцеральная брюшина* - покрывает органы. Общая площадь брюшины у взрослого человека 1,6-1,75 м. Оба листка брюшины переходят непрерывно со стенок брюшной полости на органы и с органов на стенки брюшной полости, ограничивая брюшинную полость (рис. 113), которая представляет собой узкую щель. В ней находится небольшое количество серозной

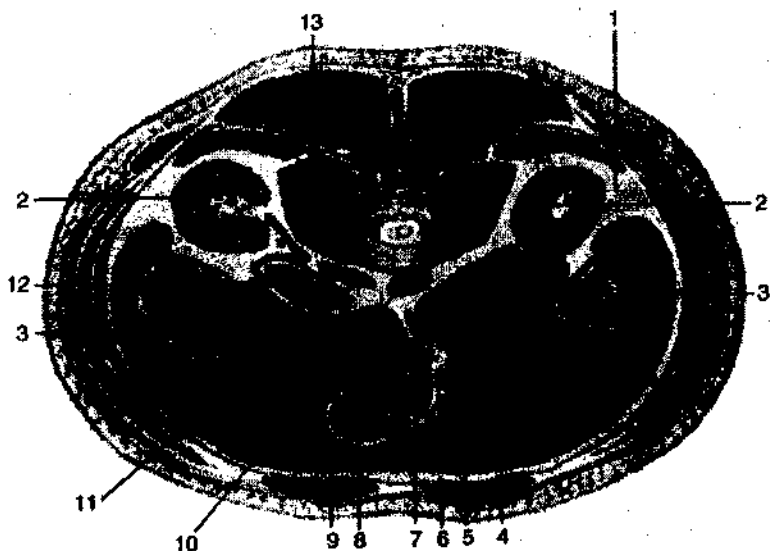


Рис. 113. Горизонтальный (поперечный) распил туловища между телами II и III поясничных позвонков (по Р. Д. Синельникову):

1 - забрюшинное пространство, 2 - почка, 3 - ободочная кишка, 4 - брюшинная полость, 5 - париетальная брюшина, 6 - прямая мышца живота, 7 - брыжейка тонкой кишки, 8 - тонкая кишка, 9 - висцеральная брюшина, 10 - аорта, 11 - нижняя полая вена, 12 - двенадцатиперстная кишка, 13 — поясничная мышца

жидкости, которая пропотевает из кровеносных капилляров и смачивает брюшину, что облегчает движение органов и предотвращает их трение.

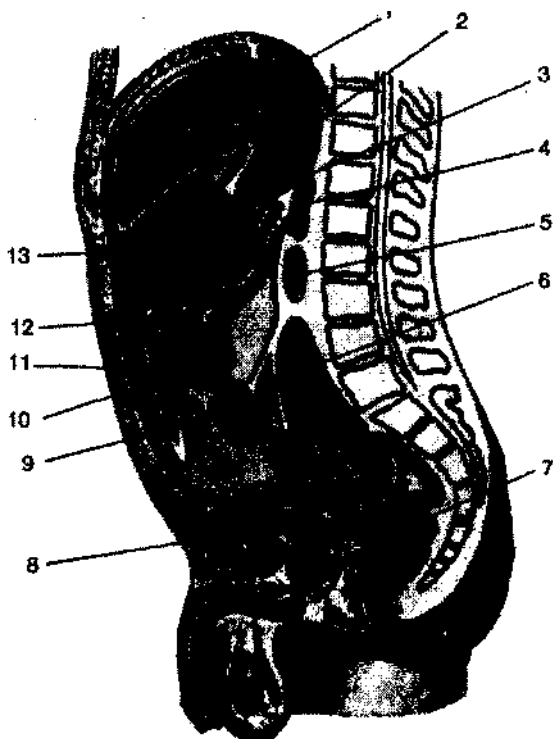
У женщин полость брюшины открытая - она сообщается с внешней средой через маточные трубы, полость матки и влагалище. У мужчин полость брюшины замкнута.

Париетальная брюшина покрывает переднюю стенку брюшной полости, сверху переходит на нижнюю поверхность диафрагмы, а затем на заднюю и боковые стенки брюшной полости и на внутренние органы, а внизу - на стенки и органы полости таза.

На задней стенке брюшной полости брюшина покрывает органы, лежащие ретроперитонеально (забрюшинно), и переходит на другие органы, лежащие мезо- и интраперитонеально.

Органы, покрытые брюшиной только с одной стороны (поджелудочная железа, большая часть двенадцатиперстной кишки, почки, надпочечники, ненаполненный мочевой пузырь, аорта, нижняя полая вена, другие сосуды, нервы и лимфатические узлы), лежат вне брюшины, забрюшинно (*ретро* или *экстраперитонеально*). Другие органы покрыты брюшиной только с трех сторон и называются *мезоперитонеально* лежащими органами (восходящая и нисходящая ободочные кишки, средняя часть прямой кишки, наполненный мочевой пузырь, матка). Третья группа органов покрыта брюшиной со всех сторон и занимает *внутрибрюшинное, интраперитонеальное* положение (желудок, тонкая кишка, слепая кишка с червеобразным отростком, который имеет собственную брыжейку, поперечная и сигмовидная ободочные кишки, начальный отдел прямой кишки, селезенка, печень). Два листка брюшины, которые идут от париетальной брюшины, покрывающей заднюю брюшную стенку, к интроперитонеально расположенному органу, образуют его брыжейку (например, брыжейки тонкой, поперечной ободочной, сигмовидной ободочной кишок). Между воротами печени* с одной стороны, малой кривизной желудка и верхней частью двенадцатиперстной кишки - с другой, образуется дубликатура (два листка) брюшины - *малый сальник*. Окутав желудок, оба листка брюшины спереди и сзади вновь сходятся у его большой кривизны и спускаются вниз впереди поперечной ободочной кишки и петель тонкой кишки. Дойдя до уровня пупка, а иногда и ниже, эти два листка брюшины загибаются сзади и поднимаются вверх позади нисходящих листов, а также впереди поперечной ободочной и петель тонкой кишки. Эта длинная складка, свисающая впереди поперечной ободочной кишки и петель тонкой кишки в виде фартука и образованная четырьмя листками брюшины, называется *большим сальником*. Между листками сальника находится жировая клетчатка.

В *полости малого таза брюшина* покрывает верхний и частично средний отделы прямой кишки, мочевые и половые органы. У мужчин брюшина переходит с передней поверхности прямой кишки на заднюю и верхнюю стенки мочевого пузыря и продолжается в париетальную брюшину, выстилающую сзади переднюю брюшную стенку (рис. 114). Между



Риб. 114. Срединный (сагиттальный) разрез туловища (схема).
Отношение внутренних органов к брюшине:

1 - печень, 2 - печеночно-желудочная связка, 3 - сальниковая сумка, 4 - поджелудочная железа, 5 - двенадцатиперстная кишка, 6 - брыжейка тонкой кишки, 7 - прямая кишка, 8 - мочевой пузырь, 9 - тонкая кишка, 10 - поперечная ободочная кишка, 11 - полость большого сальника, 12 - брыжейка поперечной ободочной кишки, 13 - желудок

мочевым пузырем и прямой кишкой образуется *прямокишечно-пузырное углубление*.

У женщин брюшина с передней поверхности прямой кишки переходит на заднюю стенку верхней части влагалища, поднимается вверх, покрывая сзади, а затем спереди матку, и переходит на мочевой пузырь. Между маткой и прямой кишкой образуется *прямокишечно-маточное углубление (дугласово пространство)*, ограниченное по бокам прямокишечно-маточными складками. Между маткой и мочевым пузырем образуется *пузырно-маточное углубление*.

Брюшина новорожденного ребенка значительно тоньше, чем у взрослого человека, подбрюшинная жировая клетчатка развита слабо. Большой сальник тонкий, короткий, складки и ямки выражены слабо, по мере увеличения возраста ребенка они углубляются.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие оболочки выделяют у стенок полых внутренних органов? Назовите их отличительные особенности.
2. Какие части выделяют у зуба? Чем отличаются друг от друга различные виды зубов?
3. Назовите сроки прорезывания молочных и постоянных зубов.
4. Какие сосочки имеются на поверхности языка? Какие из них содержат вкусовые почки?
5. Назовите большие слюнные железы.
6. Чем обусловлены голод» аппетит и жажда? Дайте характеристику каждого из этих ощущений.
7. Опишите процессы пищеварения, происходящие в полости рта.
8. Дайте характеристики желез желудка. Каков состав желудочного сока и как он влияет на пищу?
9. На уровне каких позвонков располагаются входное и выходное отверстия желудка?
10. Назовите длину и толщину тонкой и толстой кишок у взрослых людей и у детей.
11. Какие анатомические образования можно увидеть на поверхности слизистой оболочки тонкой кишки на всем ее протяжении?
12. Чем отличается по своему строению толстая кишка от тонкой?
13. Какие капилляры расположены между трабекулами печеночной дольки, какие - внутри трабекулы между двумя рядами печеночных клеток?
14. Назовите размеры и объем желчного пузыря.
15. Опишите строение ворсинок и крипт.
16. Каковы функции тонкой кишки?

17. Назовите функции толстой кишки.
18. Опишите полостное и пристеночное пищеварение.
19. Как осуществляется всасывание продуктов пищеварения?
20. Охарактеризуйте брюшинную полость.
21. Что такое брюшина?
22. Какие органы расположены экстра-, мезо- и интраперитонеально?
23. Что представляет собой большой сальник?
24. Каков ход париетальной брюшины в малом тазу у мужчины и женщины?

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Дыхание - это процесс вентиляции легких и газообмена, сопровождающийся поглощением кислорода и выделением углекислого газа. Дыхательная система выполняет важнейшую функцию - газообмен, без которого невозможна жизнь, ибо превращение энергии в организме происходит в результате окислительного распада питательных веществ с участием кислорода. Удаление углекислого газа - одного из конечных продуктов дыхательного обмена - еще одна важнейшая функция газообмена. Перенос кислорода в организме включает следующие этапы: легочное (внешнее) дыхание - поступление кислорода в альвеолы (*легочная вентиляция*) и диффузия кислорода из альвеол в кровь капилляров малого круга; транспорт кислорода кровеносной системой; тканевое дыхание - диффузия кислорода из капилляров в ткани.

Удаление и выведение углекислого газа происходит в обратном порядке.

Полость носа, носовая часть глотки, гортань, трахея, бронхи различных калибров, включая бронхиолы, являются воздухоносными путями. В них воздух согревается, очищается от различных частиц и увлажняется. Альвеолярные ходы и альвеолы являются собственно респираторными отделами, в которых и происходит газообмен (рис. 115). У человека один из органов дыхательной системы - гортань - выполняет две функции: воздухоносную и голосообразовательную.

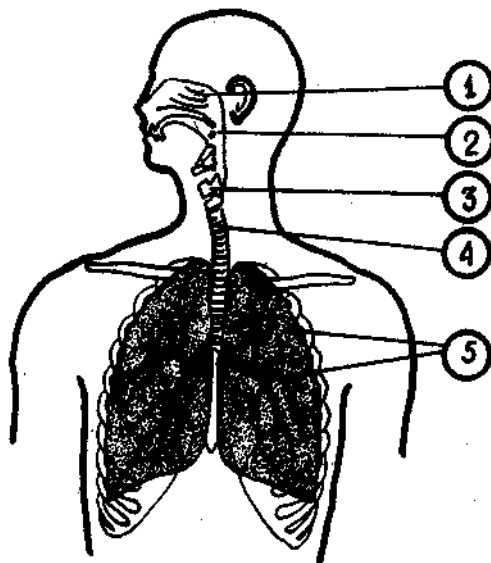


Рис. 115. Дыхательная система:

1 - полость носа, 2 - глотка, 3 - гортань, 4 - трахея, 5 - бронхиальное дерево и легкие

Нормальное дыхание происходит через полость носа, где расположен орган обоняния, который анализирует качество вдыхаемого воздуха. Полость носа выстлана изнутри слизистой оболочкой, которую можно разделить на две резко отличающиеся друг от друга по строению и функции части: дыхательную и обонятельную. *Обонятельная область*, занимающая верхние носовые раковины и соответствующие ей части перегородки и задний отдел верхней стенки полости носа, покрыта цилиндрическим эпителием, в состав которого входят специальные обонятельные нейросенсорные биполярные клетки, воспринимающие запахи. *Дыхательная область* покрыта цилиндрическим реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток, вырабатывающих слизь. Эпителий покрыт слизью, которая благодаря движению ресничек передвигается в направлении носоглотки, куда и удаляется слизь. В полость носа выделяется секрет многочисленных желез, которые в течение суток вырабатывают около 500 мл жидкости. Слизь не только обволакивает частицы, но и увлажняет вдыхаемый воздух. Слизистая оболочка носа выполняет еще одну функцию - она согревает

ет воздух. Собственная пластинка слизистой оболочки и подслизистая основа очень богаты артериями и венами. Три носовые раковины увеличивают общую поверхность полости носа. В области средней и нижней носовых раковин имеется пещеристая ткань, содержащая множество тонких вен, которые в обычных условиях находятся в спавшемся состоянии, при наполнении их кровью слизистая оболочка набухает. Воздух из полости носа поступает через хоаны в носовую, затем ротовую части глотки и в гортань. Строение глотки описано выше.

Гортань. Сложное строение гортани связано именно с голосообразованием. Устройство остальных воздухоносных путей гораздо более простое. Человеческая гортань - самый прекрасный музыкальный инструмент - расположена на уровне IV-VI шейных позвонков и связана с подъязычной костью. Вверху гортань переходит в полость глотки, внизу - в трахею. Снаружи ее положение заметно по выступу, называемому «кадыком» («адамово яблоко»), более развитому у мужчин и образованному соединением обеих пластинок щитовидного хряща.

Имеются значительные возрастные в половые особенности гортани. Рост и функция гортани связаны с развитием половых желез. У детей гортань расположена выше, чем у взрослых (нормальное положение устанавливается к 13-14 годам жизни), у стариков еще ниже; у женщин несколько выше, чем у мужчин, причем гортань мужчины в среднем на 1/3 больше женской. У новорожденного ребенка гортань относительно велика. В течение первых 4-5 лет жизни ребенка она растет несколько медленнее трахеи. После шести лет рост гортани замедляется, но перед наступлением половой зрелости у мальчиков рост ее быстро ускоряется и размеры стремительно увеличиваются. В это время изменяется голос мальчиков.

Скелет гортани образован несколькими подвижно соединенными между собой гиалиновыми и эластическими хрящами (рис. 116). Самый крупный из гортанных хрящей - гиалиновый *щитовидный*, в котором различают две четырехугольные пластинки, соединяющиеся между собой (упомянутый выступ гортани - «адамово яблоко») под прямым (или почти прямым) углом у мужчин и тупым углом (около 120°) у женщин. От задних краев отходят две пары рогов - верхние и нижние. Наиболее важны в функциональном отношении ги-

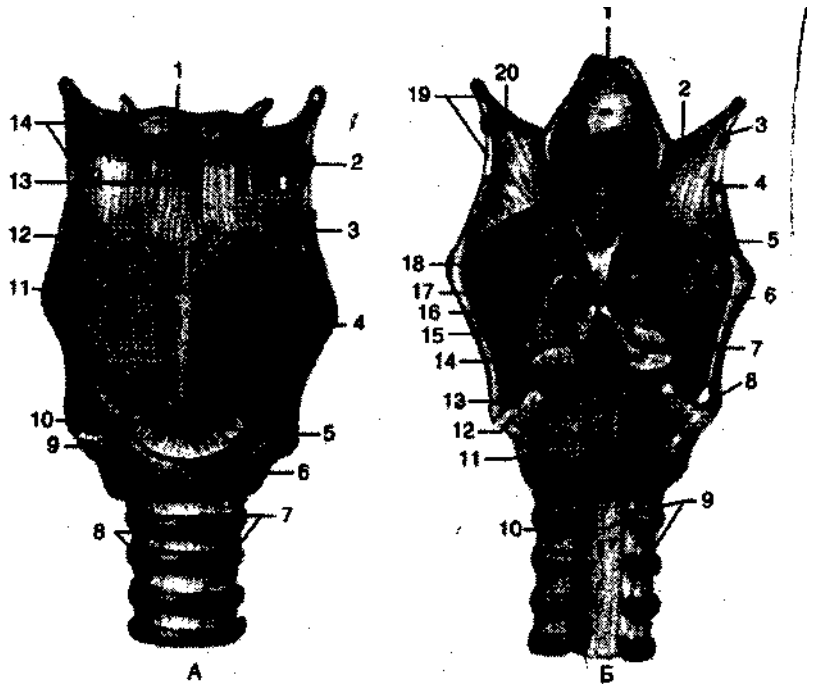


Рис. 116. Хрящи, связки и суставы гортани:

- А - вид спереди: 1 - тело подъязычной кости, 2 - зерновидный хрящ, 3 - верхний рог щитовидного хряща, 4 - пластинка щитовидного хряща, 5 - нижний рог щитовидного хряща, 6 - дуга перстневидного хряща, 7 - хрящи трахеи, 8 - кольцевые связки, 9 - перстнещитовидный сустав, 10 - перстнещитовидная связка, 11 - верхняя щитовидная вырезка, 12 - щитоподъязычная мембрана, 13 - срединная щитоподъязычная связка, 14 - латеральная щитоподъязычная связка;
- Б - вид сзади: 1 - надгортанник, 2 - большой рог подъязычной кости, 3 - зерновидный хрящ, 4 - верхний рог щитовидного хряща, 5 - пластинка щитовидного хряща, 6 - черпаловидный хрящ, 7 - правый перстнечерпаловидный сустав, 8 - правый перстнещитовидный сустав, 9 - хрящи трахеи, 10 - перепончатая стенка, 11 - пластинка перстневидного хряща, 12 - левый перстнещитовидный сустав, 13 - нижний рог щитовидного хряща, 14 - левый перстнечерпаловидный сустав, 15 - мышечный отросток черпаловидного хряща, 16 - голосовой отросток черпаловидного хряща, 17 - щитонадгортанная связка, 18 - рожковидный хрящ, 19 - латеральная щитоподъязычная связка, 20 - щитоподъязычная мембрана

алиновые *черпаловидные хрящи*, от основания которых вперед отходит голосовой отросток, состоящий из эластического хряща; назад и кнаружи - мышечный отросток. К последнему прикрепляются мышцы,двигающие черпаловидный хрящ в перстнечерпаловидном суставе. При этом изменяется положение голосового отростка, к которому прикрепляются го-

лосовые связки. Сверху гортань покрыта *надгортанником*, состоящим из эластического хряща. Надгортанник расположен впереди входа в гортань и прикреплен к щитовидному хрящу с помощью щитонадгортанной связки. В основании гортани лежит гиалиновый *перстневидный хрящ*, его дуга обращена вперед, а пластинка - назад. Соединительнотканная связка соединяет нижний край хряща с первым хрящом трахеи.

Хрящи соединяются между собой посредством связок и суставов. Важнейший из них - *перстнечерпаловидный сустав* расположен между основанием черпаловидного хряща и соответствующей поверхностью перстневидного. Черпаловидный хрящ в этом суставе вращается вокруг вертикальной оси, а также немного в стороны. *Перстнещитовидный сустав* образован суставными поверхностями нижних рогов щитовидного хряща и соответствующими площадками перстневидного. Правый и левый суставы объединяются в один комбинированный, в котором щитовидный хрящ наклоняется вперед, удаляясь своей вырезкой от пластинки перстневидного и черпаловидных хрящей, или выпрямляется, приближаясь к последним.

Полость гортани выстлана слизистой оболочкой, покрытой реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток, кроме голосовых связок, покрытых многослойным плоским неороговевающим эпителием. Передняя и верхняя части задней поверхности надгортанника также покрыты многослойным плоским неороговевающим эпителием, большая часть задней - реснитчатым эпителием.

Под слизистой оболочкой гортани лежит фиброзно-эластическая мембрана. Часть ее, расположенная между щитовидным, черпаловидным и перстневидным хрящами, называется *эластическим конусом*. От внутренней поверхности угла щитовидного хряща к голосовым отросткам черпаловидных хрящей идут более плотные края конуса, образующие *голосовые связки*, состоящие главным образом из эластических волокон. Голосовые складки образованы слизистой оболочкой, голосовой мышцей и описанной голосовой связкой.

Колебания голосовых связок при прохождении через них выдыхаемого воздуха и создают звук, который в зависимости от натяжения связок и ширины голосовой щели может меняться. Человек сознательно регулирует этот процесс. Несмотря на сходство в строении гортани человека и человекообраз-

ных обезьян, они не в состоянии этого делать, поэтому и не могут издавать музыкальных звуков. Лишь гиббоны способны воспроизводить звуки, напоминающие музыкальные. Следует подчеркнуть, что в гортани происходит лишь голосообразование. В членораздельной же речи принимают участие околоносовые пазухи, губы, язык, мягкое нёбо, мимические мышцы.

Изменение положения хрящей гортани, натяжение голосовых связок, ширина голосовой щели регулируется работой поперечнополосатых *мышц гортани*, которые регулируют ширину голосовой щели. Основная роль в этом принадлежит мышцам, начинающимся на перстневидном хряще и прикрепляющимся к мышечным отросткам черпал ОБИДНЫХ.

Трахея, связанная с гортанью перстнетрахеальной связкой, начинается на уровне верхнего края VII шейного и заканчивается на уровне верхнего края V грудного позвонка, где и разделяется на два бронха, образуя бифуркацию. В просвете трахеи на месте бифуркации имеется полулунный выступ - киль (рис. 117). Начало трахеи у грудных детей лежит высоко, на уровне IV-V шейных позвонков, у взрослых - на уровне VI, у стариков опускается до VII шейного позвонка. У женщин начало трахеи лежит несколько выше, чем у мужчин. При глотании или движениях головы положение верхнего конца трахеи изменяется.

Стенка трахеи состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы, волокнисто-мышечно-хрящевой и адвентициальной оболочек. *Слизистая оболочка* трахеи выстлана реснитчатым псевдомногослойным эпителием, содержащим большое количество бокаловидных клеток. *Волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка* трахеи образована 16-20 гиалиновыми хрящами, каждый из которых представляет собой дугу, открытую кзади, занимающую приблизительно две трети окружности трахеи. Хрящи, покрытые надхрящницей, соединены между собой кольцевыми связками. Отсутствие хрящей на задней стенке весьма важно, благодаря этому пищевой комок, проходящий по пищеводу, лежащему непосредственно позади трахеи, не испытывает сопротивления с ее стороны. Вместе с тем трахея благодаря наличию в ее стенке хрящей, связанных плотной фиброзной тканью перепончатой части, очень упруга и эластична. Трахея противостоит значительному давлению извне, сохраняя просвет постоянно открытым и может

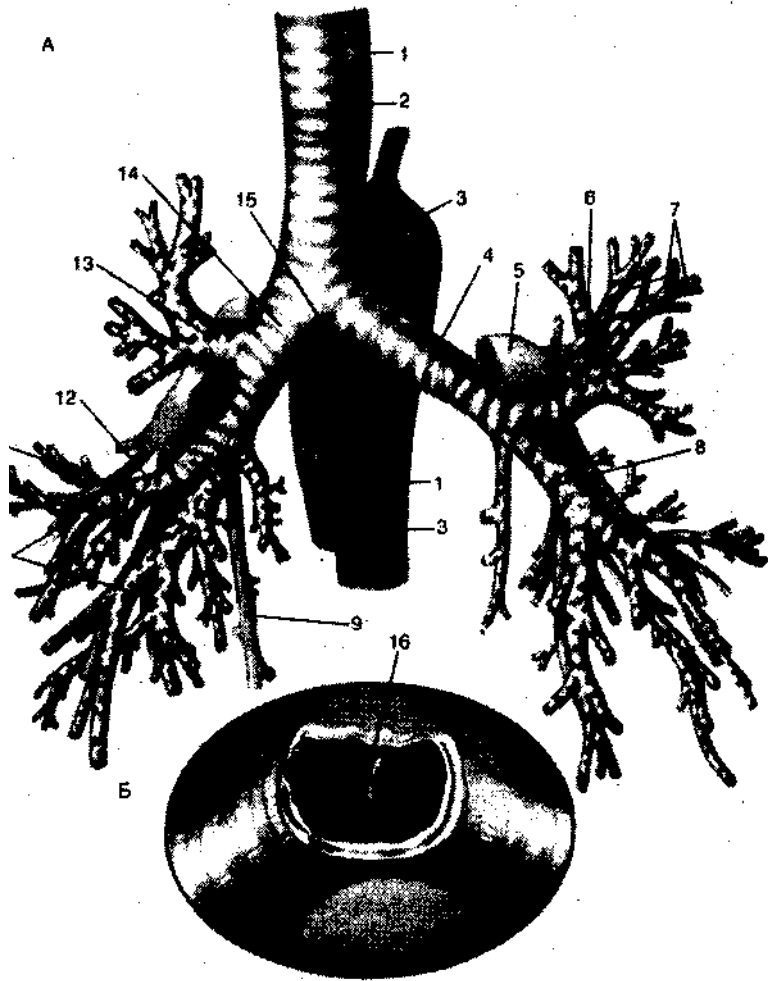


Рис. 117. Трахея и бронхи:

А - вид спереди: 1 - пищевод, 2 - трахея, 3 - аорта, 4 - левый главный бронх, 5 - левая легочная артерия, 6 - левый верхний долевой бронх, 7 - сегментарные бронхи верхней доли левого легкого, 8 - левый нижний долевой бронх, 9 - непарная вена, 10 - сегментарные бронхи нижней и средней долей правого легкого, 11 - правый нижний долевой бронх, 12 - правый средний долевой бронх, 13 - правый верхний долевой бронх, 14 - правый главный бронх, 15 - бифуркация трахеи;
 Б - область бифуркации трахеи; трахея удалена, виден киль трахеи (16)

растягиваться, изменяя свои продольные и поперечные размеры. Трахея растет равномерно вместе с туловищем, однако наиболее интенсивно в течение первого года жизни и в период полового созревания.

Бронхи. «Бронхиальное дерево» состоит из ветвящихся бронхов, просвет которых постепенно уменьшается. Главные бронхи обладают выраженной упругостью, которая, как и способность к сопротивлению, с возрастом увеличивается, у детей же хрящи тонкие, мягкие, эластичные и обладают малой упругостью.

Главные бронхи не делятся дихотомически, от них отходят *вторичные*, или *долевые*, бронхи. От правого - три: верхний, средний и нижний долевые, от левого - два: верхний и нижний Долевые, делящиеся на более мелкие *третичные*, или *сегментарные*, бронхи (справа - 10, слева - 9), которые уже разделяются дихотомически. При этом *площадь сечения вышележащего бронха меньше, чем сумма площадей сечений его ветвей*. Главные бронхи являются бронхами первого порядка, долевые - второго, а сегментарные - бронхами третьего порядка. В дальнейшем бронхи делятся на *субсегментарные* (первой, второй, третьей генерации - всего 9-10), *междольковые*, *внутридольковые* (рис. 118).

Бронхи выстланы цилиндрическим реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток. В собственной пластинке слизистой оболочки имеются непрерывные полоски эластической ткани, разветвляющиеся по мере ветвления бронхов. Строение главных бронхов во многом напоминает строение трахеи. Гиалиновые хрящи бронхов представляют собой дуги, открытые кзади, где концы их соединяются перепончатой частью. Хрящи соединяются между собой кольцевыми связками, аналогичными трахеальным. По мере уменьшения калибра бронха хрящи постепенно меняют форму, образуя в начале полукольца, затем хрящевые пластинки неодинаковой величины, которые совершенно исчезают в бронхиолах диаметром около 1 мм. В стенке главных бронхов мышечная ткань располагается так же, как и в трахее. В стенке внутрилегочных бронхов имеется круговой слой гладких мышечных волокон, располагающихся между слизистой оболочкой и хрящами. В мелких бронхах (диаметром до 1-2 мм) постепенно исчезают хрящевые пластинки и железы, а мышечная пластинка слизистой оболочки становится относительно более толстой.

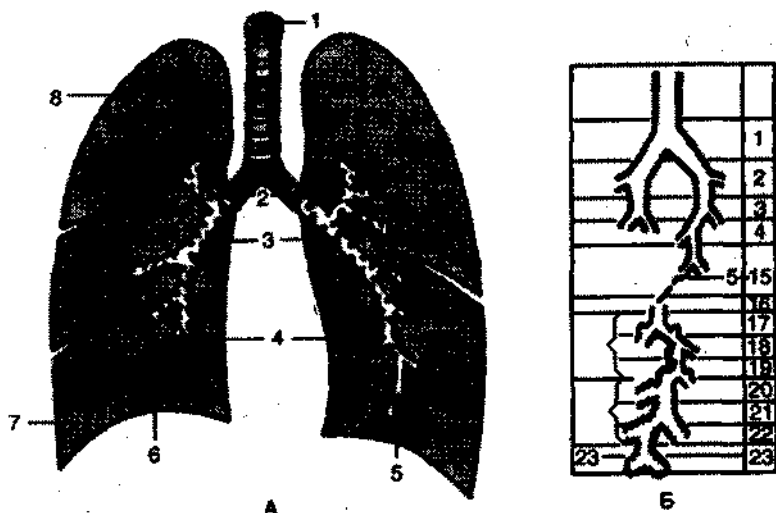


Рис. 118. Ветвление бронхов в правом и левом легких (А, Б):

- А:** 1 - трахея, 2 - главные бронхи, 3 - долевые бронхи, 4 - сегментарные бронхи, 5 - долька, 6 - ацинус, 7 - нижняя доля правого легкого, 8 - сегмент;
- Б:** 1, 2. - главные бронхи, 3, 4 - долевые и сегментарные бронхи, 5-15 - ветви сегментарных бронхов, дольковый бронх и его разветвления (не показаны), 16 - конечная бронхиола, 17-19 - дыхательные бронхиолы (три порядка ветвлений), 20-22 - альвеолярные ходы (три порядка ветвлений), 23 - альвеолярные мешочки

Диаметр самых мелких разветвлений воздухопроводящих путей - *бронхиол* - от 0,5 до 1 мм. Имеется около 20 их генераций, последняя - *терминальные бронхиолы* - делится на 14-16 *дыхательных (респираторных)* бронхиол каждая. В стенках бронхиол в отличие от бронхов отсутствуют хрящи. Слизистая оболочка бронхиол выстлана однослойным реснитчатым эпителием, между клетками которого располагаются отдельные клетки Клара, которые, по современным данным, являются источником восстановления эпителия концевых бронхиол.

Легкие по форме напоминают конус с закругленной верхушкой, выступающей над первым ребром. Консистенция легкого мягкая, упругая, напоминает губку; благодаря содержащемуся воздуху легкие и их кусочки плавают в воде. Цвет легких у детей, особенно раннего возраста, бледно-розовый, у взрослых ткань постепенно темнеет, появляются черные пятна ближе к поверхности за счет частиц угля, которые от-

кладываются в соединительнотканной основе легкого. На медиальной (средостенной) поверхности каждого легкого расположены *ворота легкого*, через которые проходят бронх, сосуды и нервы, окруженные соединительной тканью, образующие корень легкого. Каждое легкое разделяется глубокими щелями на доли: правое - на три, левое - на две. *Доли легких* - это отдельные, до известной степени изолированные, обособленные анатомически и физиологически участки легкого с вентилирующим их бронхом и собственной сосудисто-нервной системой. Каждому сегментарному бронху соответствует бронхолегочный сегмент. *Сегмент* - участок легочной ткани, до известной степени изолированный в анатомическом и физиологическом отношении, имеющий свою сосудисто-нервную систему и вентилируемый сегментарным бронхом. Сегменты образованы легочными дольками (в одном сегменте достигает примерно 80 долек), разделенными междольковыми соединительнотканными перегородками. *Долька* представляет собой участок легочной ткани, вентилируемый претерминальной (дольковой) бронхиолой, сопровождаемой конечными ветвлениями легочных артериол и венул, лимфатических сосудов и нервов. В верхушку каждой дольки входит *претерминальная дольковая бронхиола*, которая разветвляется на 3-7 мельчайших *концевых (терминальных) бронхиол* диаметром около 0,5-0,15 мм каждая.

Функциональной единицей легкого является *ацинус* (рис. 119). *Это система разветвлений одной концевой бронхиолы, делящейся на 14-16 дыхательных (респираторных) бронхиол первого порядка, которые дихотомически делятся на респираторные бронхиолы второго порядка. Последние, в свою очередь, также дихотомически разветвляются на респираторные бронхиолы третьего порядка, образующие 2-3 генерации альвеолярных ходов (до 1500), несущих на себе до 20 000 альвеолярных мешочков и альвеол* (О. Вейбель). В одной легочной дольке насчитывается около 50 ацинусов. Стенки терминальных и дыхательных бронхиол окружены густой сетью эластичных волокон и связаны с эластическими волокнами легочной паренхимы. Между спиральными пучками эластических волокон имеются пучки гладких мышечных клеток. Благодаря этому при вдохе бронхиолы не спадаются. Уже на стенках дыхательных бронхиол имеются бухтообразные выпячивания - альвеолы. Диаметр альвеолярных ходов

около 100 мкм. Вход в каждую альвеолу альвеолярного хода окружен пучками гладких мышечных клеток. Следует особо подчеркнуть, что альвеолы, альвеолярные мешочки и ходы являются не морфологическими структурами, а пространствами, содержащими воздух.

Альвеолы напоминают пузырьки неправильной формы, они разделяются межальвеолярными перегородками

толщиной $x-v$ мкм. а каждой перегородке, обычно являющейся одновременно стенкой двух (иногда и более) альвеол, расположена густая сеть кровеносных капилляров, эластических, ретикулярных и коллагеновых волокон и клеток соединительной ткани. Форма альвеол многоугольная, вход в альвеолу округлый. Количество альвеол в обоих легких человека достигает 600-700 млн, а общая их поверхность колеблется в пределах от 40 м^2 при выдохе до 120 м^2 при вдохе. Диаметр альвеол новорожденного ребенка в среднем равен 150 мкм, взрослого - 280 мкм, в старости объем альвеол увеличивается за счет исчезновения некоторых межальвеолярных перегородок. Их диаметр достигает 300-350 мкм.

Альвеолы выстланы изнутри клетками двух типов: респираторными (дыхательными, чешуйчатыми) альвеолоцитами и большими (гранулярными) альвеолоцитами (рис. 120). Преобладают *дыхательные альвеолоциты*, которые выстилают около 87,5% поверхности альвеол. Это уплощенные клетки толщиной 0,1-0,2 мкм. Лишь в области залегания ядра, которое выбухает в просвет альвеолы, они утолщены. Такое строение в наибольшей степени способствует газообмену. *Большие (гранулярные) альвеолоциты* - крупные округлые клетки с большим округлым ядром, лежащие на базальной мембране и выступающие в просвет альвеолы. В каждой клетке находится от 2 до 10 окруженных мембраной слоистых округлых осмиофильных пластинчатых телец, богатых фосфолипидами. Тельца, выделяющиеся из больших альвеоло-



р.с. 119. Строение ацинуса легкого:

1 - терминальная бронхиола,

^ ^ Г - ^ тм ^ >

бронхиола 2-го порядка,
4 п я в х а л л ь X ^ Н Х И о л а

5 - альвеолярные ходы,
6 п а л в /! ^ л р н ь л м Гочки
ь в л ь

цитов, по современным воззрениям вырабатывают основную часть сурфактанта - вещества липопротеиновой природы, выстилающего изнутри альвеолы в виде пленки. *Основная функция сурфактанта - поддержание поверхностного натяжения альвеолы, ее способности к раздуванию при вдохе и противодействие спадению при выдохе.* Особенно важна роль сурфактанта при первом вдохе у новорожденного ребенка. Сурфактант препятствует пропотеванию жидкости в просвет альвеол и обладает бактерицидностью. Обычно большие альвеолоциты располагаются группами по две-три клетки. Счи-

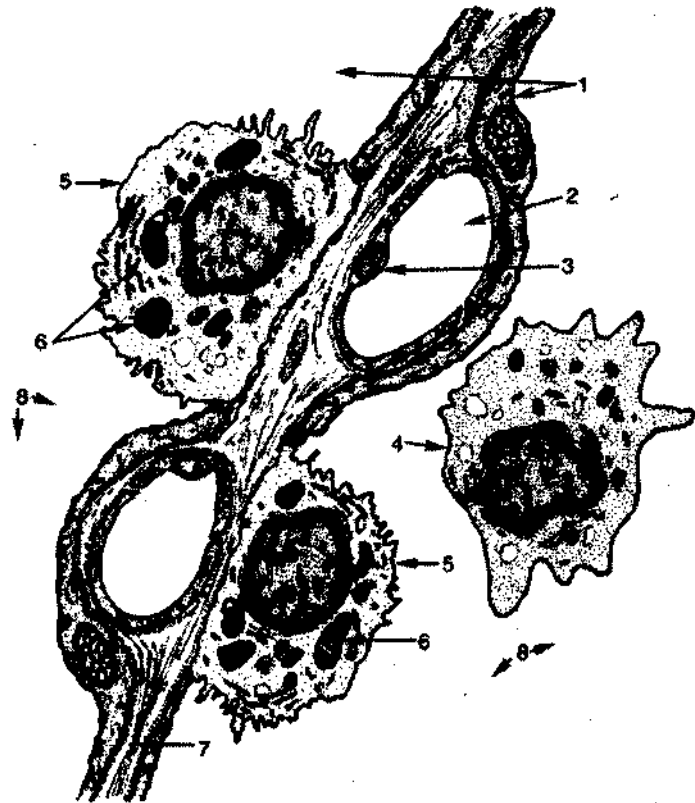


Рис. 120. Строение межальвеолярной перегородки:

- 1 - поверхностный альвеолоцит, 2 - просвет кровеносного капилляра,
- 3 - эндотелиальная клетка, 4 - альвеолярный макрофаг, 5 - большой альвеолоцит,
- 6 - осмиофильные тельца, 7 - эластическое волокно, 8 - просвет альвеол

тается, что большие альвеолоциты являются также источником восстановления клеточной выстилки альвеол. В выстилке альвеол обнаруживается еще один вид клеток - *альвеолярные макрофаги*, имеющие моноцитарное происхождение, относящиеся к фагоцитарной системе и активно фагоцитирующие частицы и сурфактант. Макрофаги могут мигрировать в просвет альвеол и в ткань межальвеолярных перегородок.

Воздушно-кровеный барьер (аэрогематический), через который происходит газообмен, очень тонкий (в среднем 0,2-0,5 мкм). Он образован тонкой (90-95 нм) цитоплазмой, дыхательных альвеолоцитов, базальной мембраной, на которой они лежат, сливающейся с базальной мембраной кровеносных капилляров (толщина общей мембраны 90-100 нм), и цитоплазмой эндотелиоцитов (толщиной 20-30 нм), образующих стенку капилляра. Каждый капилляр граничит с одной или несколькими альвеолами.

Плевра. Подобно брюшине, плевра состоит из двух листков: париетального и висцерального. Висцеральный листок плотно срастается с легочной тканью, покрывает легкое со всех сторон, заходит в щели между его долями. Париетальная (пристеночная) плевра представляет собой сплошной листок, который срастается с внутренней поверхностью грудной полости и средостением, образуя замкнутый мешок, содержащий легкое, покрытое висцеральной плеврой.

Полость плевры - узкая замкнутая щель между париетальной и висцеральной плеврой, в которой находится небольшое количество серозной жидкости, увлажняющей листки, тем самым облегчая их движение при дыхании. В тех участках, где реберная плевра переходит в диафрагмальную и медиастинальную, образуются плевральные синусы: реберно-диафрагмальный, диафрагмо-медиастиальный и реберно-медиастиальный.

Средостение. Между правой и левой плевральными полостями располагается комплекс органов, называемых средостением. Спереди оно ограничено грудиной, сзади - грудным отделом позвоночного столба, верхней границей является верхняя апертура грудной клетки, нижней - диафрагма. В средостении располагаются сердце, аорта, легочные артерии и вены, вилочковая железа, пищевод, трахея, главные бронхи, кровеносные и лимфатические сосуды, лимфатические узлы, симпатические стволы, нервы и др.

ФУНКЦИЯ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Легочное дыхание осуществляется путем чередования вдоха, во время которого атмосферный воздух, насыщенный кислородом, поступает в альвеолы, и выдоха, при котором воздух, обогащенный углекислым газом, удаляется в окружающую среду.

Вдох осуществляется благодаря сокращению наружных межреберных мышц и диафрагмы. Это главные мышцы. Кроме них, участвуют и другие мышцы (грудино-ключично-сосцевидная, большая и малая грудные, и лестничные). В акте *выдоха* участвуют внутренние межреберные мышцы и диафрагма (главные), а также мышцы брюшного пресса. Мышцы воздействуют на реберно-позвоночные суставы, поднимая и опуская ребра. Диафрагма уплощается во время вдоха и поднимается во время выдоха (куполы выдаются в грудную клетку). В зависимости от преобладания при дыхании поднятия ребер или уплощения диафрагмы различают грудной (реберный) и брюшной (диафрагмальный) тип дыхания. Первый тип преобладает у мужчин, второй у женщин. Однако с возрастом в связи с уменьшением подвижности грудной клетки увеличивается роль брюшного дыхания. Брюшное дыхание преобладает у работников физического труда, певцов. У беременных женщин по мере увеличения срока беременности возрастает роль грудного дыхания.

Дыхательные движения передаются от грудной клетки к легким через плевральную полость, в которой давление меняется. Так, перед вдохом давление в плевральной полости 756 мм рт. ст., а во время выдоха оно увеличивается до 758 мм рт. ст. Иными словами, давление в плевральной полости отрицательное (атмосферное давление 760 мм рт. ст.). Вместе с тем при нормальном вдохе давление снижается до 758 мм рт. ст., а при выдохе повышается до 762 мм рт. ст.

Легочная вентиляция меняется в зависимости от функционального состояния организма. Интенсивность легочной вентиляции определяется глубиной вдоха и частотой дыхательных движений. Для суждения о морфофункциональном состоянии дыхательной системы определяют ряд показателей. Одним из наиболее информативных показателей легочной вентиляции служит минутный объем воздуха (МОВ), который оценивается по объему воздуха, вдыхаемого или выдыхаемо-

го за одну минуту. У взрослого здорового человека частота дыхания в покое составляет 12-16 в 1 мин, МОВ - 6-10 л • мин⁻¹, при работе он возрастает до 30-100 л • мин⁻¹. В течение жизни человек делает около 700 млн вдохов и выдыхает 300-350 млн л воздуха.

Дыхательный объем - количество воздуха, которое человек вдыхает и выдыхает при спокойном дыхании.

Резервный объем вдоха - количество воздуха, которое человек может дополнительно вдохнуть после нормального вдоха.

Резервный объем выдоха - количество воздуха, которое человек может дополнительно выдохнуть после спокойного выдоха.

Остаточный объем - количество воздуха, остающееся в легких после максимального выдоха.

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) - наибольшее количество воздуха, которое можно выдохнуть после максимального вдоха; ЖЕЛ складывается из дыхательного объема и резервных объемов вдоха и выдоха. ЖЕЛ - один из важнейших показателей, позволяющих судить о подвижности легких и грудной клетки. ЖЕЛ зависит от возраста, пола, физической активности, размеров тела и т. д. После 40 лет ЖЕЛ уменьшается тем больше, чем меньше физическая активность человека. Как правило, у женщин ЖЕЛ на 20-25% меньше, чем у мужчин. Так, например, у «среднего» взрослого здорового мужчины в возрасте 20-30 лет ЖЕЛ составляет 4,8 л, у женщины - 3,6 л; в возрасте 50-60 лет соответственно 3,8 и 3,0 л.

У молодого мужчины ЖЕЛ в норме можно определить по формуле: ЖЕЛ (л) = рост (м) - 2,5; у женщины ЖЕЛ (л) = рост (м) - 2,0.

Резерв вдоха - максимальное количество воздуха, которое можно вдохнуть после спокойного выдоха.

Функциональная остаточная емкость - количество воздуха, остающееся в легких после спокойного выдоха.

Общая емкость легких - количество воздуха, содержащееся в легких на высоте максимального вдоха. Общая емкость легких равна сумме ЖЕЛ и остаточного объема.

Легочные объемы можно измерить с помощью спирометра. Наиболее распространен водный спирометр, который представляет собой цилиндр, помещенный дном кверху в резервуар с водой. Воздух, попавший в этот цилиндр, не сообщает-

ся с внешней средой, а сам цилиндр уравнивается противовесом. Исследуемый берет в рот широкую трубку с загубником, которая соединена с пространством внутри цилиндра. Во время выдоха объем воздуха в цилиндре увеличивается, и он всплывает; при вдохе же цилиндр погружается. Эти перемещения могут быть измерены при помощи калиброванной шкалы или зарегистрированы посредством писчика на барабане кимографа (в последнем случае получают так называемую *спирограмму*). В настоящее время существует множество модификаций спирометра.

В табл. 18 представлены парциальное давление и концентрация газов в различных средах организма.

Альвеолярный воздух - это воздух, находящийся в альвеолах, он отличается от атмосферного по концентрации содержащихся в нем газов. В покое поглощение организмом взрослого «среднего» человека кислорода из альвеолярного воздуха составляет от 250 до 300 мл · мин⁻¹, а выделение углекислого газа - от 200 до 250 мл · мин⁻¹. Кислород в процессе диффузии проходит из просвета альвеолы в кровеносные капилляры через аэрогематический барьер, плазму крови и мембрану эритроцита. Общее расстояние не превышает 5 мкм. CO₂ диффундирует в обратном направлении. Диффузия осуществляется благодаря градиенту парциальных давлений O₂ и CO₂ в альвеолярном воздухе и в крови.

Гемоглобин (НЬ) представляет собой хромопротеид, молекула которого состоит из четырех полипептидных цепей, в состав каждой из них входит *гем* - протопорфирин, в центре которого находится ион двухвалентного железа. Содержание

Таблица 18

**Парциальное давление и концентрация газов
в различных средах (мм рт. ст.)**

Среда	O ₂	CO ₂
Вдыхаемый воздух	160(21%)	0,3 (0,04%)
Выдыхаемый воздух	(16%)	(4,5%)
Альвеолы	105(14%)	40 (5,5%)
Артериальная кровь	105	40
Венозная кровь	40	45
Клетки	40	45

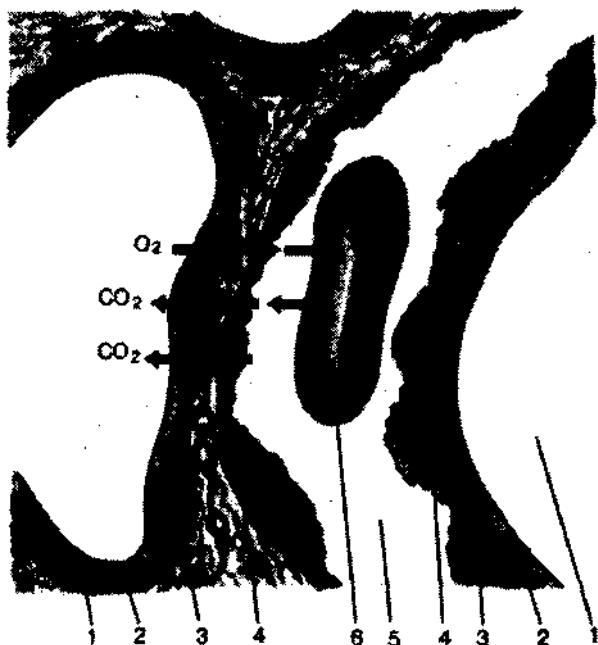


Рис. 121. Аэрогематический барьер в легком:

1 - просвет альвеол, 2 - сурфактант, 3 - альвеолоцит, 4 - эндотелиоцит, 5 - просвет капилляра, 6 - эритроцит в просвете капилляра; стрелками показан путь кислорода и углекислого газа через аэрогематический барьер (между кровью и воздухом)

НЬ в крови здорового взрослого человека составляет в среднем 158 г/л у мужчин и 140 г/л у женщин. Однако этот показатель колеблется в зависимости от возраста, состояния здо- > ровья, географических условий (высота над уровнем моря) и т. д. Уменьшение содержания НЬ ниже 130 г/л (мужчины) и 120 г/л (женщины) называется анемией (*грея*, а, ап - начальная часть слова со значением отрицания, Ъашт - кровь). У здорового человека среднее содержание НЬ в одном эритроците составляет около $31 \cdot 10^{12}$ г (31 пг).

Сразу после диффузии в эритроциты O_2 связывается с гемоглобином, в результате чего образуется *оксигемоглобин* (HbO_2), который диффундирует к центру эритроцита, при этом валентность железа не меняется. 1 г гемоглобина связывает 1,34 мл O_2 , CO_2 в эритроцитах также связан с гемоглобином.

CO, диффундирует из эритроцитов только после его освобождения из химической связи. Во время прохождения через легочные капилляры эритроциты захватывают кислород, и в них увеличивается напряжение O_2 , в то же время напряжение CO_2 в крови снижается. Следует подчеркнуть, что у здорового человека напряжение дыхательных газов в крови становится практически таким же, как их парциальные давления в альвеолах (рис. 121).

Оксид углерода (CO) обладает гораздо большим сродством к гемоглобину, чем кислород. $Hb + CO \rightleftharpoons HbCO$ (карбоксигемоглобин), распад которого происходит в 200 раз медленнее, чем оксигемоглобина. Hb, связанный с CO_2 , называется карбогемоглобином ($HbCO^+$).

pH артериальной крови человека колеблется в узких пределах - от 7,37 до 7,43. В регуляции кислотно-щелочного равновесия участвует ряд механизмов: буферные свойства крови, газообмен в легких и выделительная функция почек.

Буферные системы (англ. Бу Би # - смягчать толчки) - это совокупность веществ, сохраняющих постоянство pH крови. В первую очередь к ним относится бикарбонатная система, которая состоит из относительно слабой угольной кислоты, образующейся при гидратации CO_2 , и сопряженного основания - бикарбоната:



Эта система тесно связана с дыхательной, которая, поддерживая постоянное напряжение CO_2 в крови, обеспечивает высокое содержание буферных систем. Кроме того, буферную функцию выполняют фосфатная система, белки плазмы, буферные основания.

Напряжение O_2 и CO_2 в артериальной крови является основным, конечным результатом внешнего дыхания. Сложная работа дыхательной системы призвана приспособлять внешнее дыхание к постоянно меняющимся условиям внешней и внутренней среды организма. Эта деятельность регулируется нервной системой. В продолговатом мозге расположены центры вдоха и выдоха. Попеременные раздражения нейронов этих центров обуславливают ритмичные чередования вдоха и выдоха. К дыхательным центрам постоянно поступают сигналы о степени растяжения легких. Вдох и выдох запускаются по принципу отрицательной обратной связи.

Важную роль в регуляции дыхания (также по принципу обратной связи) играют рН артериальной крови, напряжение в ней CO_2 и O_2 . Так, например, увеличение напряжения CO_2 в артериальной крови (гиперкапния) приводит к повышению минутного объема дыхания. Как правило, при этом возрастает как дыхательный объем, так и частота дыхательных движений. Если снижается рН артериальной крови по сравнению с нормальным уровнем, вентиляция легких увеличивается. Снижение напряжения O_2 в артериальной крови (гипоксия) сопровождается увеличением вентиляции легких. При этом газы крови и рН могут воздействовать на нейроны дыхательных центров как непосредственно, так и путем возбуждения особых рецепторов - хеморецепторов, которые расположены в стенках некоторых крупных сосудов (общей сонной артерии, дуги аорты).

Физическая активность приводит к увеличению вентиляции легких, т. к. сокращающиеся мышцы используют больше кислорода. Кроме того, на дыхательные центры действуют сильные температурные воздействия, температура тела, различные гормоны, боль.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите придаточные пазухи полости носа. В какой носовой ход каждая из них открывается?

2. Перечислите хрящи гортани. Какие из этих хрящей участвуют в образовании суставов гортани?

3. Назовите мышцы, напрягающие голосовые связки. Охарактеризуйте механизм действия этих мышц.

4. Сколько хрящевых полуколец имеют трахея и главные бронхи?

5. Перечислите сегменты правого и левого легкого.

6. Какие структурные элементы входят в состав легочного ацинуса?

7. Из каких образований построен аэрогематический барьер?

8. Перечислите части париетальной плевры, назовите плевральные синусы.

9. Назовите мышцы, осуществляющие вдох и выдох.

10. Назовите основные структуры, образующие аэроге-
матический барьер, и расскажите о газообмене.

11. Охарактеризуйте жизненную емкость легких.

МОЧЕПОЛОВОЙ АППАРАТ

Мочеполовой аппарат объединяет две системы органов, анатомически и физиологически различных, однако тесно связанных между собой топографически и по своему происхождению.

МОЧЕВЫЕ ОРГАНЫ

Почка человека и других млекопитающих имеет бобовидную форму с закругленными верхним и нижним полюсами (рис. 122). Масса почки - 120-200 г. На вогнутом медиальном крае почки находится углубление - почечные ворота, которые ведут в небольшую *почечную пазуху*. Это место расположения нервов, кровеносных сосудов, почечной лоханки, чашек, начала мочеточника и жировой ткани. Почки прилежат к задней стенке брюшной полости и расположены вне брюшины.

После удаления содержимого пазухи, на внутренней поверхности почечной пазухи можно различить *почечные сосочки*. Число их колеблется от 5 до 15 (чаще 7 или 8). На вершине каждого сосочка от 10 до 20 и более сосочковых отверстий, с трудом различаемых невооруженным глазом. Это устья мочевых канальцев, выразительно названных старыми анатомами почечным, или «благословенным» ситом, в настоящее время называемых решетчатым полем. Каждый сосочек обращен внутрь полости *малой почечной чашки*. Иногда в одну чашку обращены два или три сосочка, соединенных вместе; количество малых чашек чаще всего 7-8. Несколько малых образуют одну *большую чашку*, которых у человека 2-3. Большие чашки, сливаясь друг с другом, образуют одну общую полость - *почечную лоханку*, которая, постепенно суживаясь, переходит в *мочеточник*.

На фронтальном разрезе почки различают наружное более светлое корковое и внутреннее, более темное мозговое вещество. На свежих препаратах в *корковом веществе* видны две части:

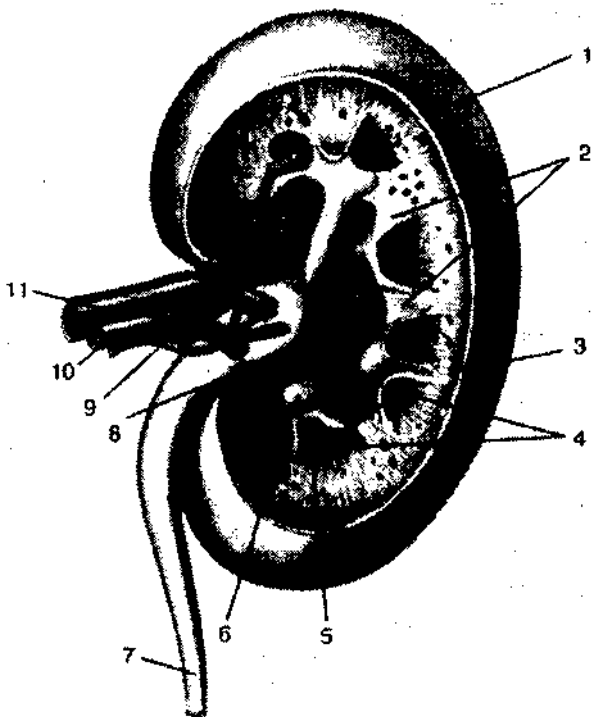


Рис. 122. Правая почка. Фронтальный (продольный) разрез. Вид сзади:

- 1 - капсула почки, 2 - почечные столбы, 3 - корковое вещество, 4 - мозговое вещество (пирамиды), 5 - малые почечные чашки (вскрыты), 6 - большая почечная чашка, 7 - мочеточник, 8 - почечная лоханка, 9 - нерв, 10 - почечная артерия, 11 - почечная вена

свернутая - мелкие зерна и красные точки, представляющие собой почечные тельца, а также радиальная исчерченность (лучистая часть) - это отростки мозгового вещества, проникающие в корковое. У человека *мозговое вещество* расположено в виде 7-10 пирамид, исчерченных продольно благодаря наличию канальцев. Основание каждой пирамиды направлено к поверхности почки, а почечный сосочек - к лоханке. Между пирамидами заходят прослойки коркового вещества, это почечные столбы. Одна пирамида с прилежащим участком коркового вещества образует одну почечную долю.

Невозможно понять строение и функцию почек, не зная их микроскопической структуры. Основной морфологической

и функциональной единицей строения почки является нефрон (рис. 123). Нефрон - это почечное тельце и система канальцев, длина которых в каждом нефроне 50-55 мм, а всех нефронов - около 100 км. В каждой почке более 1 млн нефронов, которые функционально связаны с кровеносными сосудами.

Понимание структуры и функции почки невозможно без знания особенностей ее кровоснабжения. Почечная артерия - сосуд крупного калибра, она является ветвью брюшной аорты. В течение суток через почки человека проходит около 1500 - 1700 л крови. Вступив в ворота почки, артерия делится на две ветви, которые последовательно разветвляются на все более мелкие сосуды. В корковое вещество отходят многочисленные междольковые артерии, направленные перпендикулярно коре почки. От каждой междольковой артерии отходит большое количество приносящих артериол клубочков; последние распадаются на клубочковые кровеносные капилляры («чудесная сеть» - сосудистый клубочек почечного тельца), извиваются и переходят в артериальные выносящие сосуды, которые вновь распадаются на капилляры, питающие канальцы. Из вторичной капиллярной сети кровь оттекает в вены, продолжающиеся в междольковые вены, впадающие затем в дуговые и далее в междольковые вены. Последние, сливаясь, образуют почечную вену. Мозговое вещество питается кровью, которая в основном не прошла через клубочки, а значит, не очистилась от шлаков. *В почках имеются две системы капилляров: одна из них (типичная) лежит на пути между артериями и венами, другая - сосудистый клубочек - соединяет два артериальных сосуда.*

Нефрон. Мальпигиево тельце образовано «чудесной сетью», окруженной капсулой клубочка. *Капсула клубочка* имеет форму двустенной чаши. Кровь, текущая в капиллярах клубочка, отделена от полости канальца лишь двумя слоями клеток - капиллярной стенкой (цитоплазма окончательных эндотелиоцитов, образующих стенку капилляров, имеет множество пѳр и напоминает сито) и интимно сросшимся с ней эпителием внутренней части капсулы. Из крови в просвет капсулы через этот барьер и поступают вещества мочи. Внутренняя часть капсулы образована эпителиальными клетками - подоцитами, напоминающими спрутов. Это крупные клетки неправильной формы, имеющие несколько больших широких отростков (цитотрабекулы), от которых отходит множество мелких отростков - цитоподий. Щели, разделяю-

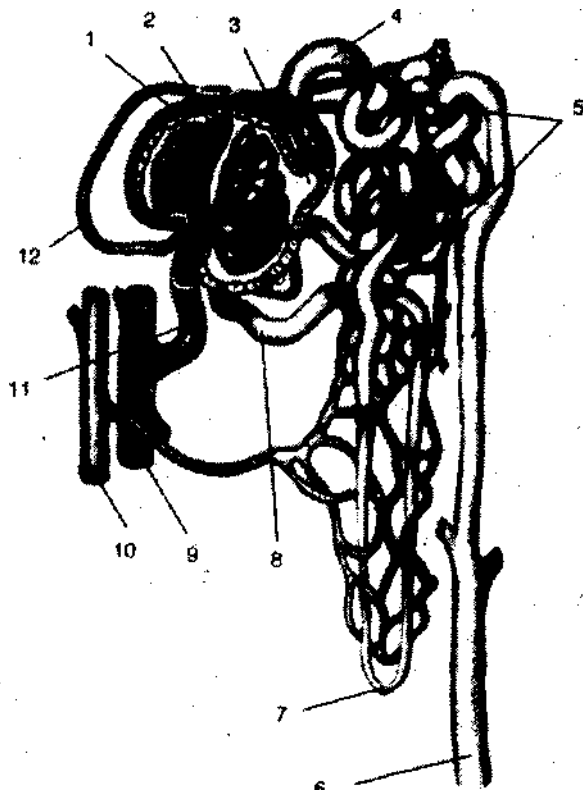


Рис. 123. Строение и кровоснабжение нефрона (схема):

- 1 - капсула клубочка (Шумлянского-Боумена), 2 - клубочек почечного тельца,
- 3 - просвет капсулы клубочка, 4 - проксимальная часть канальца нефрона,
- 5 - кровеносные капилляры, 6 - собирательная трубочка, 7 - петля нефрона,
- 8 - дистальная часть канальца нефрона, 9 - артерия, 10 - вена, 11 - приносящая клубочковая артериола, 12 - выносящая клубочковая артериола

щие цитоподии, соединяются с просветом капсулы. В течение суток в просвет капсул фильтруется около 100 л первичной мочи. Ее путь таков: кровь → эндотелий капилляров → базальная мембрана, лежащая между эндотелиальными клетками и отростками подоцитов → щели между цитоподиями → полость капсулы.

Из полости капсулы моча поступает в *проксимальный отдел канальца нефрона* длиной около 14 мм и диаметром 50-60 мкм, образованный одним слоем высоких цилиндрических

каемчатых клеток, на апикальной поверхности которых имеется щеточная каемка, состоящая из множества микроворсинок. Около 85% натрия и воды, а также белок, глюкоза, аминокислоты, кальций, фосфор из первичной мочи всасываются именно в проксимальных отделах. Проксимальный отдел переходит в тонкую нисходящую часть *петли Генле* - (около 15 мкм в диаметре). Через выстилающие ее плоские клетки всасывается вода; восходящая часть - толстая (диаметр около 30 мкм), в ней происходит дальнейшая потеря натрия и накопление воды.

В коротком *дистальном отделе* происходит дальнейшее выделение натрия в тканевую жидкость и всасывание большого количества воды. Процесс всасывания воды продолжается и в собирательных трубочках. Всасывание воды в дистальной части и собирательных трубочках регулируется антидиуретическим гормоном задней доли гипофиза. В результате этого количество окончательной мочи по сравнению с количеством первичной резко уменьшается (до 1,5 л в сутки), в то же время возрастает концентрация веществ, не подвергающихся обратному всасыванию.

Корковое вещество составляют почечные тельца и дистальные отделы нефронов. Мозговые лучи и мозговое вещество образованы прямыми канальцами, мозговые лучи - нисходящими и восходящими отделами петель корковых нефронов и начальными отделами собирательных трубочек; а мозговое вещество почки - нисходящими и восходящими отделами и коленами петель нефронов, конечными отделами собирательных трубочек и сосочковыми протоками.

Почки являются не только органами выделения, но и своеобразной железой внутренней секреции. Между приносящей и выносящей артериолами клубочка в зоне перехода восходящего колена петли Генле в дистальный отдел находится участок, называемый плотным пятном. В стенке канальца обнаруживается скопление множеств ядер. В участках стенок приносящей и реже выносящей артериол, прилежащих к плотному пятну, под эндотелиальными клетками находятся особые, богатые гранулами юкстагломерулярные клетки, которые вырабатывают белок - ренин, участвующий в регуляции кровяного давления, а также почечный эритропоэтический фактор, который стимулирует образование эритроцитов.

Моча из сосочковых отверстий поступает в малые, затем в большие почечные чашки и лоханку, переходящую в мочеточник. Стенки почечных чашек, лоханки, мочеточников и мочевого пузыря в основном построены одинаково: они состоят из слизистой оболочки, покрытой переходным эпителием, мышечной и адвентициальной оболочек.

Мочеточники человека - цилиндрические трубки диаметром 6-8 мм располагаются забрюшинно. Длина мочеточника взрослого достигает 25-30 см, новорожденного - 5-7 см. Они растут быстро, и в течение первых двух лет их длина удваивается. У человека (как и у других млекопитающих) мочеточники входят в мочевой пузырь, косо прободая его стенку. Моча передвигается по мочеточникам благодаря ритмическим перистальтическим сокращениям его толстой мышечной оболочки, которая у детей развита слабо. Слизистая оболочка мочеточника складчатая (поэтому его просвет на поперечном разрезе имеет звездчатую форму) и выстлана переходным эпителием.

Мочевой пузырь взрослого человека лежит позади лобкового симфиза. У новорожденных и детей первого года жизни его емкость не превышает 50-80 см³, у взрослого - до 1 л. Основу стенки пузыря составляют гладкие мышцы, которые располагаются в три слоя, переплетающихся между собой, что способствует равномерному сокращению его стенок при мочеиспускании. Наиболее развит круговой слой, который в области внутреннего отверстия мочеиспускательного канала образует сжиматель мочевого пузыря. Кроме него, у человека имеется поперечнополосатый наружный сжиматель мочеиспускательного канала.

Слизистая оболочка при пустом пузыре складчатая, лежит на хорошо развитой подслизистой основе. Слизистая оболочка выстлана переходным эпителием. Клетки его поверхностного слоя в пустом мочевом пузыре округлые, при наполнении пузыря и растяжении стенки они уплощаются и истончаются. Однако эпителий остается непроницаемым для мочи и надежно предохраняет мочевой пузырь от ее всасывания. В нижней части пузыря расположено внутреннее отверстие мочеиспускательного канала. Волокна внутреннего мышечного слоя окружают устья мочеточников.

Моча накапливается в мочевом пузыре со скоростью около 50 мл в 1 ч. Первые короткие позывы к мочеиспусканию появляются при накоплении в пузыре 150 - 250 мл мочи, пос-

ле накопления 250 - 500 мл начинается его опорожнение. При наполненном пузыре возбуждаются рецепторы растяжения, лежащие в его стенке. Это приводит к активации парасимпатических крестцовых нейтронов, иннервирующих гладкие мышцы пузыря, они сокращаются, а под влиянием симпатических (внутренний сфинктер) и соматических (наружный сфинктер) импульсов они расслабляются. Сокращение мышц брюшного пресса также способствует увеличению давления внутри пузыря.

Способность контролировать мочеиспускание появляется в конце первого года жизни и закрепляется в течение второго, приобретая устойчивый характер к концу второго года.

Мочеиспускательный канал женщины представляет собой короткую шелевидную трубку длиной 3-6 см, которая расположена позади лобкового симфиза. Гладкие мышечные волокна на стенки образуют два слоя. Наружное отверстие находится в преддверии влагалища, впереди и выше отверстия последнего и окружено поперечнополосатым наружным сфинктером.

Мужской мочеиспускательный канал будет описан в дальнейшем в разделе «Мужские половые органы».

ФУНКЦИЯ ПОЧЕК

Почки очищают кровь от многих вредных веществ и некоторых необходимых для жизнедеятельности организма. Так, например, с мочой выводятся конечные продукты обмена (мочевина, мочевая кислота, креатинин), многие лекарства, ионы натрия, кальция, неорганический фосфат, вода. Почки участвуют в поддержании кислотно-щелочного, водного и электролитного состава, осмотического давления, постоянства ионного состава и pH внутренней среды организма. Иными словами, почки поддерживают относительное постоянство состава крови и жидкостей организма. Сказанное иллюстрирует табл. 19.

На деятельность почек влияют гормоны коры надпочечников (минералокортикоиды и глюкокортикоиды); антидиуретический гормон (вазопрессин), выделяемый клетками гипоталамуса, он усиливает обратное всасывание воды из первичной мочи в канальцах нефрона; гормон паращитовидных желез и тиреокальцитонин.

Многие факторы влияют на мочеобразование и мочевыделение мочи: количество выпитой жидкости, содержание

Таблиц

**Содержание некоторых веществ в плазме и моче
(по О. Гарту)**

Вещество	Содержание, ммол/л	
	плазма	моча
Na ⁺	142	128
K ⁺	4,5	84
Cl ⁻	103	134
Глюкоза	5	Следы
Мочевина	4,5	292
Мочевая кислота	0,27	3,2
Креатинин	0,075	12

в пище поваренной соли, температура окружающей сред[^] потоотделение, физическая активность. Чай, особенно & ⁰ лень, стимулирует образование мочи и ее выделение, ев* способствует улучшению функции почек, предотвращает во никновение конкрементов.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите функции почек. [^]
2. Опишите строение нефрона и укажите, какие проце сы происходят в каждом его отделе. .'
3. Что такое первичная и вторичная моча и в чем их р» личие? \$
4. Какую функцию выполняют мочеточники и мочев</ пузырь?
5. Как происходит мочеиспускание?

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

МУЖСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Мужские половые органы состоят из половой железы - яи • ка с его оболочками и придатками, расположенными в мошо#у ке, семявыносящих путей, вспомогательных половых желез полового члена (рис. 124).

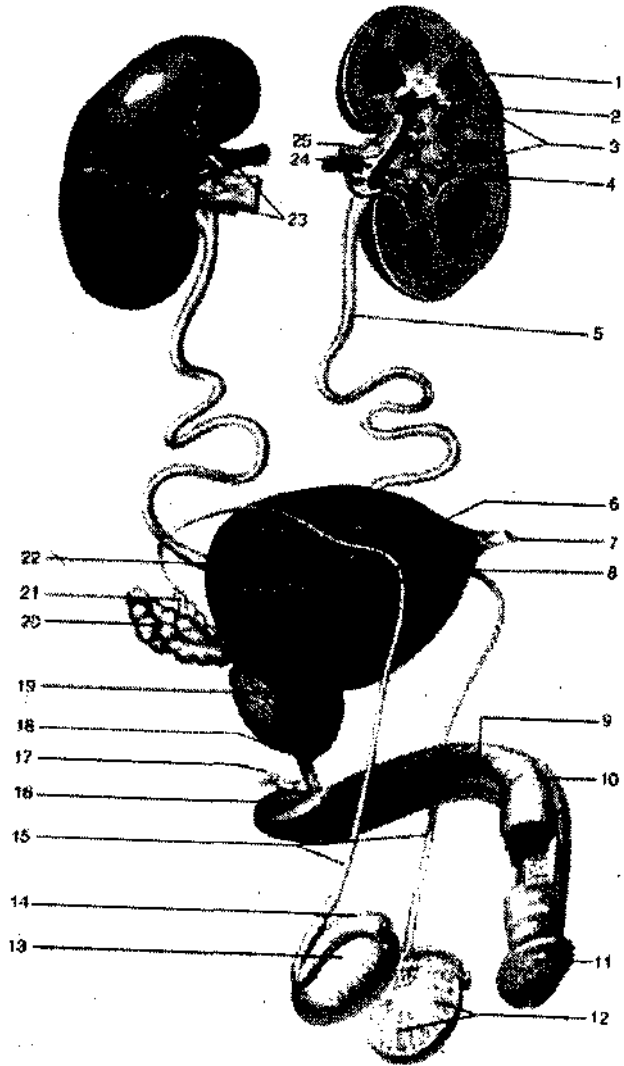


Рис. 124. Мочеполовой аппарат мужчины:

- 5 - мочеточник, 4 - почечная лоханка, мочевыводящий проток мочевого пузыря, 9 - тело полового члена, 12 - долики яичка, 21 - ампула семявыносящего протока, в 24 - почечная артерия, 25 - почечная вена, 11 - головка яичка, 10 - семявыносящий проток, 13 - семявыносящий проток, 14 - семявыносящий проток, 15 - семявыносящий проток, 16 - корень полового члена, 17 - корень полового члена, 18 - корень полового члена, 19 - корень полового члена, 20 - корень полового члена, 22 - предстательная железа, 23 - мочеиспускательный канал, 24 - почечная артерия, 25 - почечная вена, 1 - почечная лоханка, 2 - почечная лоханка, 3 - почечная лоханка, 6 - мочевой пузырь, 7 - мочеиспускательный канал, 8 - предстательная железа, 10 - яичко, 11 - головка яичка, 12 - семявыносящий проток, 13 - семявыносящий проток, 14 - семявыносящий проток, 15 - семявыносящий проток, 16 - корень полового члена, 17 - корень полового члена, 18 - корень полового члена, 19 - корень полового члена, 20 - корень полового члена, 22 - предстательная железа, 23 - мочеиспускательный канал, 24 - почечная артерия, 25 - почечная вена.

ВНУТРЕННИЕ МУЖСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Мужские половые железы человека (яички) выполняют две важнейшие функции: в них образуются сперматозоиды и половые гормоны, влияющие на развитие первичных и вторичных половых признаков. Железа яйцевидной формы, плотная, размерами около 3х4х2 см. До периода полового созревания яички и придатки развиваются медленно, затем рост их резко ускоряется. Так, у новорожденного мальчика масса яичка около 0,2 г, у годовалого - 1, в 14 лет - 2, в 15-16 лет - 8, а у взрослого - 15-25 г.

Яичко покрыто плотной соединительнотканной белочной оболочкой. От нее внутрь органа радиально отходят перегородочки, которые своими противоположными краями прикрепляются к утолщению оболочки в области заднего края яичка - средостению. Перегородочки делят яичко на множество долек (100-300), в которых располагается по одному-два *извитых семенных канальца*. Длина каждого канальца 50-80 см. Общая длина всех канальцев одного яичка достигает 300-400 м. У половозрелого мужчины стенка извитого семенного канальца яичка выстлана слоем сперматогенного эпителия, лежащего на базальной мембране. Эпителиосперматогенный слой состоит из сперматогенных клеток, находящихся на разных стадиях развития, и поддерживающих эпителиоцитов (суспензоцитов, или клеток Сертоли). Соседние клетки Сертоли соединены между собой плотными контактами, благодаря чему сперматогенные клетки располагаются в двух ярусах. В наружном базальном слое залегают сперматогонии. Близкое расположение их возле кровеносных капилляров обеспечивает благоприятное поступление питательных веществ. Во внутреннем адлюминальном слое находятся сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды. Клетки Сертоли выполняют трофическую функцию по отношению к сперматогенным элементам адлюминального слоя и могут выполнять функции фагоцитов. Клетки Сертоли вместе с другими структурами стенки канальца формируют гематотестикулярный барьер. Гематотестикулярный барьер, препятствующий проникновению токсических веществ и антител из крови к сперматогенному эпителию, способствует сохранению микроокружения развивающихся клеток. Являясь микроокружением сперматогенных клеток, клетки Сертоли участвуют в сперматогенезе. Под

Вблизи средостения каналцы постепенно сужаются, переходят в прямые и впадают в сеть яичка, расположенную в средостении. Канальцы сети открываются в 1 Ч-9П»,

сперматозоидов.

мужских половых клеток -

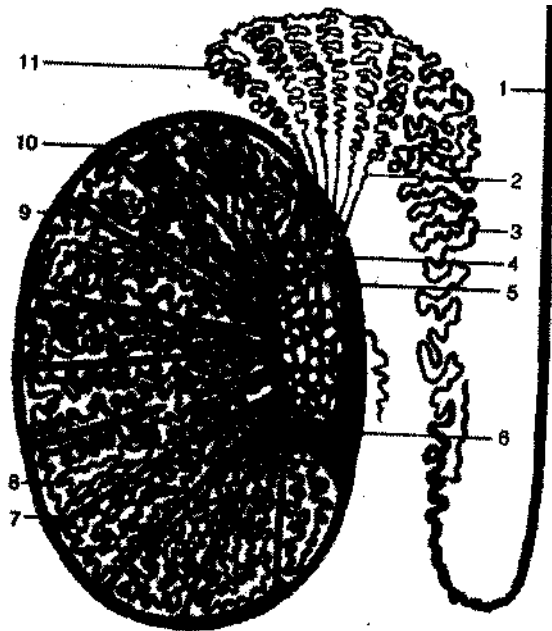


Рис. 125. Схема строения яичка и его придатка (по И. В. Алмарову и Л. С. Сутулову):

- 1 - семявыносящий проток, 2 - выносящие каналцы яичка, 3 - проток придатка,
- 4 - средостение яичка, 5 - сеть яичка, 6 - прямые семенные каналцы,
- 7-9 - сообщения между семенными каналцами различных долек, 10 - белочная оболочка, 11 - доляка придатка яичка

1 У здорового взрослого мужчины в 1 мл³ спермы содержится около 100 млн сперматозоидов, а во время одного семяизвержения выделяется 300-400 млн.

FG *Сперматозоид* человека имеет головку, шейку и хвост Г (вис. 126). Головка яйцевидной формы содержит ядро, обладающее, как и ядро яйцеклетки, одним (гаплоидным) набором хромосом (23 хромосомы). На переднем полюсе головки под плазматической мембраной расположена акросома. Содержащиеся в ней ферменты при оплодотворении растворяют плотную оболочку яйцеклетки и способствуют проникновению сперматозоида в яйцеклетку. В шейке сперматозоида расположено множество митохондрий, обеспечивающих сперматозоид энергией для движения.

В яичке имеется еще одна разновидность клеток – *интерстициальные эндокриноциты* (клетки Лейдига). Это крупные клетки, которые располагаются между семенными канальцами вблизи капилляров. В настоящее время считают, что клетки Лейдига активно синтезируют мужской половой гормон – тестостерон (андроген), который оказывает разностороннее действие на различные чувствительные к нему клетки мужского организма, стимулируя их рост и функциональную активность. К ним относятся клетки простаты, семенных пузырьков, желез крайней плоти, почек, кожи и др. Под влиянием андрогенов во внутриутробном периоде происходит дифференцировка и последующее развитие половых органов, а затем половое созревание и возникновение вторичных половых признаков. Мужские половые гормоны влияют на половое поведение (либидо и потенцию). Андрогены

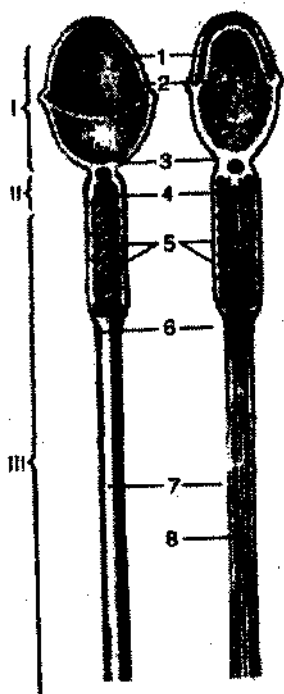


Рис. 126. Строение сперматозоида (по В. Г. Елисееву и др.):

- I – головка, II – шейка, III – хвост;
- 1 – оболочка, 2 – акросома,
- 3 – ядро, 4 – проксимальная центриоль, 5 – митохондрии,
- 6 – дистальная центриоль,
- 7 – оболочка хвоста,
- 8 – осевая нить

ны стимулируют синтез белка и ускоряют рост тканей. Очень важным является их воздействие на сперматогенез: низкая концентрация гормона активирует этот процесс, высокая - тормозит. Следует указать, что в яичках синтезируется и небольшое количество женских половых гормонов - эстрогенов. Андрогены и эстрогены вместе с другими гормонами регулируют рост и развитие опорно-двигательного аппарата, они в определенном возрасте останавливают рост костей в длину.

По мере старения мужчины в стенках извитых семенных канальцев уменьшается количество половых клеток и увеличивается содержание соединительной ткани, которая образует плотные оболочки вокруг запустевших канальцев. Однако высокая сексуальная активность замедляет и тормозит этот процесс.

К яичку по заднему краю плотно прирастает **придаток яичка**, который представляет собой систему канальцев, заполненных созревшими сперматозоидами. Выносящие канальцы яичка, извиваясь, направляются из сети яичка к придатку, образуя его головку. Каждый выносящий каналец формирует дольку придатка. Все выносящие канальцы впадают в единственный очень длинный штопорообразно закрученный проток придатка. Он достигает 4-6 м в длину, его диаметр около 5 мм. Придаток является не только хранилищем сперматозоидов, здесь они становятся способными к оплодотворению. Проток придатка переходит в семявыносящий проток, который входит в состав семенного канатика.

Семявыносящий проток проходит через паховый канал, а далее по боковой стенке таза вниз и назад, направляясь ко дну мочевого пузыря, где оба протока сближаются. Благодаря мощной мышечной оболочке семявыносящего протока его легко прощупать в паховом канале. Конечный отдел семявыносящего протока у человека расширяется, образуя ампулу. В конечном отделе каждого семявыносящего протока его стенка как бы выпячивается, образуя боковые выросты, **семенные пузырьки** размерами 5 x 2 x 1 см (рис. 127). Их складчатая слизистая оболочка вырабатывает густой желтоватый секрет, который смешивается со спермой и разжижает ее, питает и активирует сперматозоиды. Заостренный выделительный проток каждого семенного пузырька соединяется с конечным отделом семявыносящего протока и образует **семявыбрасывающий** проток длиной около 2 см, который прободает пред-

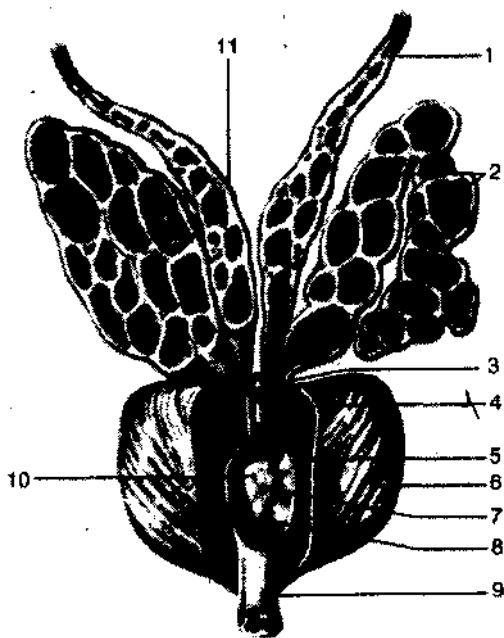


Рис. 127. Семенные пузырьки. Предстательная железа. Семенные пузырьки и ампулы семявыносящих протоков вскрыты. Часть предстательной железы удалена и вскрыт мочеиспускательный канал (предстательная часть):

- 1 - семявыносящий проток, 2 - семенной пузырек, 3 - выделительный проток,
- 4 - семявыбрасывающий проток, 5 - предстательная часть мужского мочеиспускательного канала, 6 - предстательная железа, 7 - предстательная маточка,
- 8 - семенной холмик, 9 - перепоная часть мочеиспускательного канала, 10 - устье семявыбрасывающего протока, 11 - ампула семявыносящего потока

стательную железу и открывается в предстательную часть мужского мочеиспускательного канала узким отверстием, расположенным у основания семенного холмика.

Предстательная железа (простата). Форма предстательной железы напоминает каштан, своим основанием связанной с мочевым пузырем, масса простаты взрослого мужчины - 18-22 г. Простата развивается параллельно с яичками. Кастрация приводит к атрофии предстательной железы. Предстательная железа - это железисто-мышечный орган, железистое вещество которого состоит из 30-60 простатических желез. Пучки гладких мышечных клеток образуют вместе с прослойками соединительной ткани широкие толстые перегородки, отделя-

ющие друг от друга простатические железы. Предстательная железа окружает начальную часть мочеиспускательного канала.

Устья многочисленных проточков простатических желез открываются в мочеиспускательный канал. Эпителий желез и их проточков вырабатывает жидкий беловатый секрет. Сокращение мышечного аппарата в момент семяизвержения (эякуляции) способствует выбрасыванию секрета из простатических желез в мочеиспускательный канал. Простата обладает эндокринной функцией. Она вырабатывает простагландины и другие биологически активные вещества.

У детей предстательная железа состоит главным образом из мышечной соединительной ткани, железистое вещество выражено слабо. С наступлением половой зрелости простата энергично растет, преимущественно за счет желез, которые к старости редуцируются, то же происходит и с мышечно-эластическим веществом. Масса простаты с 20 г падает до 12-15 г. Предстательная железа - очень важный орган. Старые анатомы, подчеркивая ее роль, называли простату «вторым сердцем мужчины».

Бульбоуретральные железы (куперовы) - парные округлые железы величиной с горошину каждая, расположенные между пучками мышц мочеполовой диафрагмы. Выводной проток железы очень тонкий, длиной около 3-4 см, открывается в просвет мочеиспускательного канала. Железы вырабатывают вязкий секрет, который предохраняет слизистую оболочку мочеиспускательного канала от раздражающего действия мочи.

Вещества, секретлируемые предстательной железой, куперовыми железами и семенными пузырьками, добавляются к сперме во время ее продвижения по семявыбрасывающему протоку и мочеиспускательному каналу, разжижают ее, повышают жизнеспособность сперматозоидов и активизируют их.

Сперма - густая, беловатая или сероватая вязкая жидкость со специфическим запахом, напоминающим запах Свежих каштанов. В состав спермы входит вода, слизь, сахар (фруктоза), основания, огромное количество биологически активных веществ, включая простагландины. Последние вызывают сокращение гладких мышц матки и маточных труб. Около 30% семенной жидкости - это секрет предстательной железы, около 65-70% - семенных пузырьков. Во время одного семяизвержения выбрасывается 3-5 мл спермы.

ная на нижней поверхности головки, соединяет крайнюю плоть с кожей головки. Между крайней плотью и кожей головки имеется небольшое пространство (мешок), куда выделяется секрет многочисленных желез крайней плоти, образующих беловатую смегму. Это пространство открывается отверстием, через которое при отодвигании крайней плоти проходит головка полового члена.

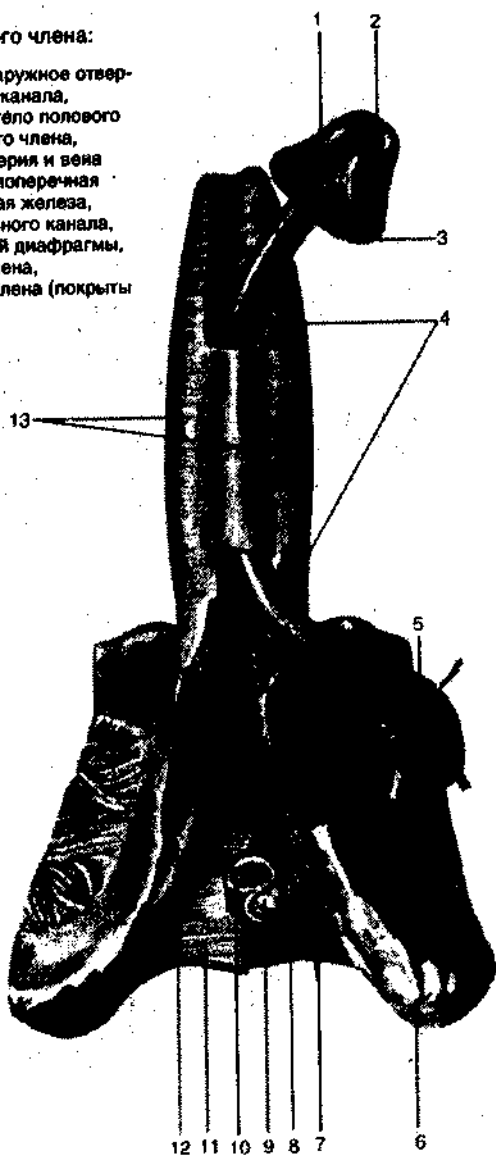
Половой член сформирован двумя пещеристыми и одним губчатым телами. Два *пещеристых тела* полового члена цилиндрической формы с несколько заостренными концами прикрепляются к нижним ветвям лобковых костей. Оба тела сходятся под лобковым симфизом и далее срастаются, образуя на нижней поверхности желобок, где залегает *губчатое тело полового члена*, заканчивающееся впереди головкой, задний конец губчатого тела образует луковицу, расположенную в толще мышц промежности (рис. 128).

Пещеристые и губчатое тела покрыты лишенной мышечных волокон плотной соединительнотканной белочной оболочкой, которая отсутствует лишь на головке полового члена. От внутренней поверхности оболочки отходят отростки (трабекулы), которые сформированы плотной волокнистой соединительной тканью, содержащей множество гладких мышечных клеток и эластических волокон. Трабекулы разветвляются в ткани губчатого и пещеристых тел и переплетаются между собой. Между ними образуется система ячеек (лакун, каверн), которые представляют собой широкие кровеносные капилляры.

Кровь к пещеристым телам доставляет в основном глубокая артерия полового члена, которая распадается на ветви, идущие по трабекулам. При спокойном состоянии полового члена они извитые, что дало повод называть их завитковыми или улитковыми. Артерии открываются непосредственно в ячейки (каверны). Просвет этих артерий широкий, а их стенки имеют толстую мышечную оболочку, помимо этого внутренняя оболочка артерий утолщена за счет добавочных пучков гладких мышечных волокон, которые закрывают просвет при сокращении сосудистой стенки. В стенках вен также хорошо развит мышечный слой. Основную роль в эрекции играют гладкие мышечные клетки артерий, артериол и синусоидных капилляров. В покое при отсутствии эрогенной стимуляции гладкие мышцы сокращены, поэтому стенки завитых

Рис. 128. Строение полового члена:

- 1 – головка полового члена, 2 – наружное отверстие мочеиспускательного канала,
- 3 – венец головки, 4 – губчатое тело полового члена, 5 – луковица полового члена,
- 6 – седалищный бугор, 7 – артерия и вена полового члена, 8 – глубокая поперечная мышца, 9 – бульбоуретральная железа,
- 10 – сфинктер мочеиспускательного канала,
- 11 – нижняя фасция мочеполовой диафрагмы,
- 12 – ножка полового члена,
- 13 – пещеристые тела полового члена (покрыты фасцией)



артерий полового члена умеренно сокращены, и сами артерии извитые. Межжавернозные вены и вены, проходящие под белочной оболочкой пещеристых тел, открыты, и кровь легко оттекает по ним. В результате психогенных влияний, иду-

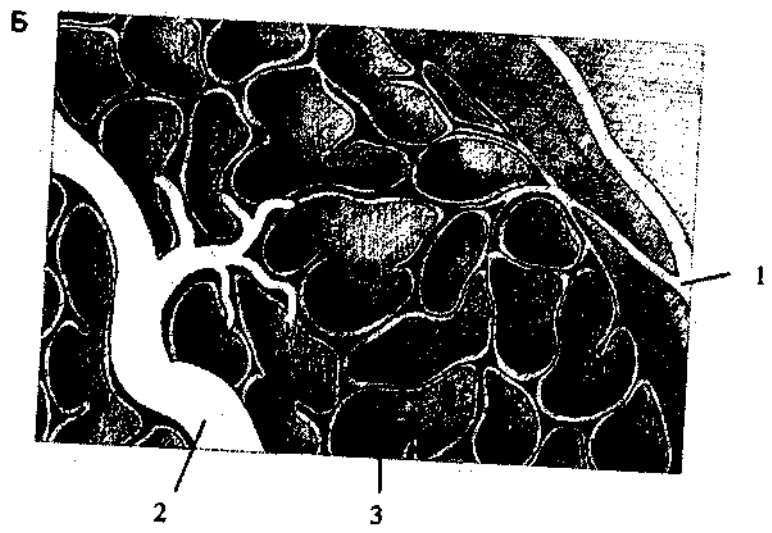
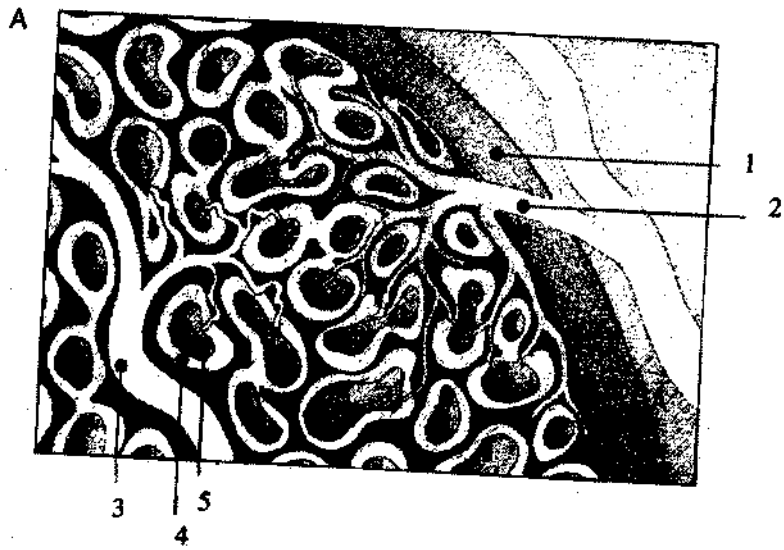


Рис. У29. Механизм эрекции полового члена-

В-со.оаяиизреки, 1 - н У Г ^ ^ ^

ся точками наибольшей половой чувствительности. Семенной холмик при эрекции набухает, увеличивается, что препятствует затеканию спермы в мочевой пузырь. Вокруг предстательной части мочеиспускательного канала поперечно-полосатые мышцы мочеполовой диафрагмы образуют его произвольный сфинктер.

Быстрый рост мужского полового члена (как и других половых органов) происходит в период полового созревания.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Опишите основные детали строения яичка.
2. Опишите строение сперматозоида.
3. Каковы пути передвижения сперматозоидов от извитых семенных канальцев до наружного отверстия мочеиспускательного канала?
4. Каковы строение и функция предстательной железы?
5. Опишите строение пещеристых и губчатого тел мужского полового члена.

ЖЕНСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Женские половые органы, как и мужские, подразделяются на внутренние (яичники, маточные трубы, матка и влагалище), расположенные в полости малого таза, и наружные (женская половая область и клитор), видимые снаружи (рис. 130).

ВНУТРЕННИЕ ЖЕНСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Яичник - важнейшая парная железа, которая подобно яичку выполняет две функции: образование яйцеклеток и выработку женских половых гормонов, которые выделяются в кровь. Яичник, расположенный непосредственно ниже входа в малый таз, имеет овальную форму. У новорожденной девочки масса яичника не превышает 0,15 г, у нерожавшей женщины его масса 5-6 г, в возрасте 40-50 лет начина-

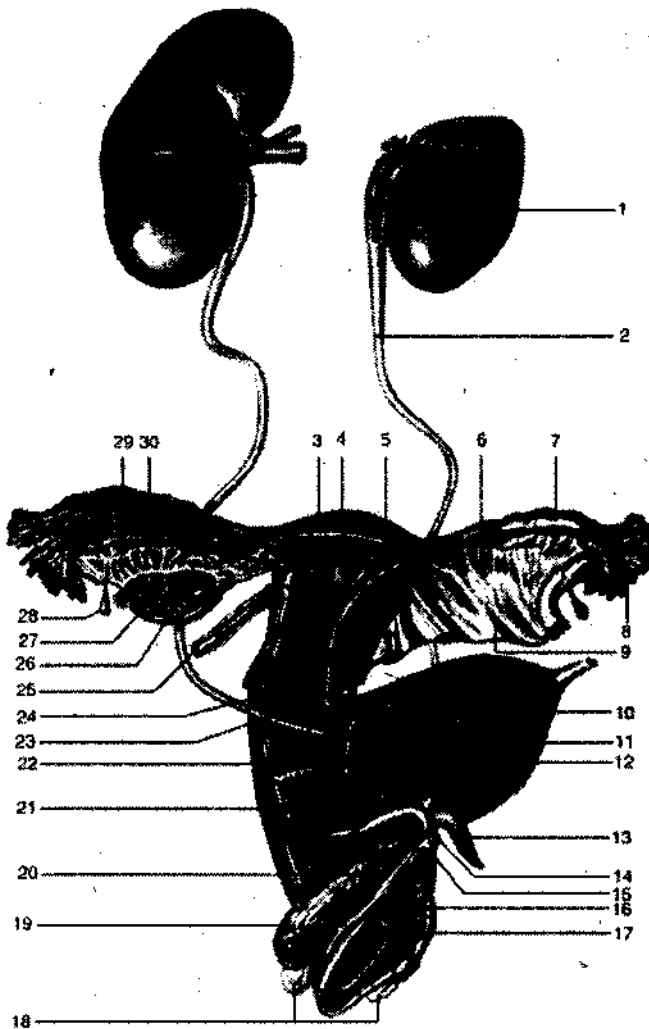


Рис. 130. Мочеполовой аппарат женщины:

- 1 - почка, 2 - мочеточник, 3 - дно матки, 4 - полость матки, 5 - тело матки, 6 - брыжейка маточной трубы, 7 - ампула маточной трубы, 8 - бахромки трубы, 9 - брыжейка матки (широкая связка матки), 10 - мочевой пузырь, 11 - слизистая оболочка мочевого пузыря, 12 - устье мочеточника, 13 - ножка клитора, 14 - тело клитора, 15 - головка клитора, 16 - наружное отверстие мочеиспускательного канала (уретры), 17 - отверстие влагалища, 18 - большая железа преддверия (бартолиниева железа), 19 - луковица преддверия, 20 - женский мочеиспускательный канал (женская уретра), 21 - влагалищные складки, 22 - влагалищные складки, 23 - отверстие матки, 24 - канал шейки матки, 25 - круглая связка матки, 26 - яичник, 27 - фолликул яичника, 28 - везикулярный привесок, 29 - придаток яичника, 30 - трубные складки

ется атрофия яичников, их масса уменьшается почти в два раза.

Один край яичника свободный, Другой прикреплен к брыжейке. Здесь в орган входят сосуды и нервы, поэтому он называется воротами яичника. Яичник покрыт соединительнотканной оболочкой, под ней располагается корковое вещество, состоящее из плотной волокнистой соединительной ткани, в которой находятся многочисленные фолликулы - первичные (яйцеклетка - овогония, окруженная одним слоем яичниковых фолликулоцитов), растущие (созревающие), атретические, а также желтые тела и рубцы. Мозговая часть яичника образована соединительной тканью, в которой проходят сосуды и нервы.

В эмбриональном периоде *первичные половые клетки* мигрируют в формирующуюся половую железу, где они превращаются в овогонии. В отличие от мужских половых клеток размножение женских происходит во внутриутробном периоде. Образуются *первичные (примордиальные) фолликулы* - овоцит первого порядка - яйцеклетка, окруженная одним слоем фолликулярных клеток. У новорожденной девочки в обоих яичниках имеется до 2 млн женских половых клеток. Количество яйцеклеток после рождения не только не увеличивается, но быстро уменьшается благодаря рассасыванию. До рождения девочки небольшое количество примордиальных фолликулов растет, фолликулярные клетки размножаются, эти фолликулы *называются развивающимися*. Ко времени наступления половой зрелости в корковом веществе сохраняется около 300 000 первичных яйцеклеток. С наступлением половой зрелости раз в месяц начинается созревание одного овоцита первого порядка, которое заканчивается образованием зрелой гаплоидной яйцеклетки. Развивающиеся фолликулы преобразуются в *зрелые пузырьчатые фолликулы яичника* (граафовы пузырьки) в результате сложных процессов овогенеза, которые происходят циклически каждые 28 дней. При этом первичный фолликул растет, клетки фолликулярного эпителия интенсивно размножаются, располагаются в виде многих слоев, вокруг фолликула развивается соединительнотканная оболочка (тека), клетки начинают вырабатывать жидкость фолликула, содержащую гормоны эстрогены, которая раздвигает их. Одновременно растет и яйцеклетка, вокруг нее образуется блестящая оболочка.

Яйцеклетка (овоцит, ооцит) человека (и других млекопитающих) относится к маложелтковым с равномерным распределением желточных включений. Яйцеклетка покрыта блестящей оболочкой, которая окружена слоем питающих их фолликулярных клеток, вырабатывающих женские половые гормоны, выполняющих по отношению к овоциту трофическую, защитную и барьерную функции. Яйцеклетка, окруженная слоем фолликулярных клеток, оттесняется к одному из полюсов фолликула (яйценосный холмик), в связи с накоплением жидкости образуется быстро увеличивающаяся в размерах полость - графов пузырек, стенка которого из-за избытка жидкости разрывается, и яйцеклетка, окруженная блестящей оболочкой и тремя-четырьмя тысячами фолликулярных клеток, выходит в Свободную брюшную полость, откуда попадает в маточную трубу, где и созревает (рис. 181).

В полость лопнувшего пузырька изливается кровь, сгусток крови быстро замешается соединительной тканью, здесь раз-

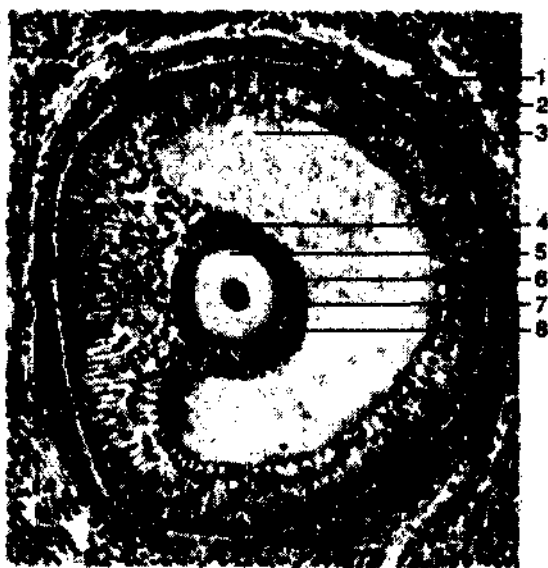


Рис. 131. Строение пузырьчатого фолликула яичника (графова пузырька):

- 1 – наружная оболочка покровышки фолликула, 2 – внутренняя оболочка покровышки фолликула, 3 – полость фолликула с фолликулярной жидкостью, 4 – яйценосный холмик, 5 – яйцеклетка, 6 – блестящая зона, 7 – лучистый венец, 8 – фолликулярные клетки

вается *желтое тело*. Клетки фолликулярного эпителия размножаются, в них накапливается пигмент. Они превращаются в лютеоциты, продуцирующие гормон прогестерон. Если яйцеклетка не была оплодотворена, желтое тело функционирует 12-14 дней. Оно называется циклическим (менструальным) желтым телом. Если наступает беременность, желтое тело сохраняется в течение всей беременности (желтое тело беременности). Как только прекращается функционирование желтого тела (менструального или беременности), оно атрофируется, в нем разрастается соединительная ткань. На месте желтого тела остается соединительнотканый рубец - беловатое тело. Итак, в течение примерно 40 лет половой зрелости у женщины созревает и выделяется около 400-500 яйцеклеток. Все прочие дегенерируют.

В яичниках образуются женские половые гормоны: эстрогены и прогестерон, а также небольшое количество мужских половых гормонов - андрогенов. Эстрогены обеспечивают развитие наружных женских половых органов, вторичных половых признаков, рост и развитие опорно-двигательного аппарата, развитие тела по женскому типу, влияют на психику и поведение. Прогестерон оказывает влияние на слизистую оболочку матки, готовя ее к внедрению (имплантации) оплодотворенного яйца, росту и развитию плода, развитию плаценты, молочных желез.

Маточная труба - парная, цилиндрической формы, расположена в верхнем крае широкой связки матки. Длина ее у половозрелой женщины 8-18 см, диаметр просвета 2-4 мм. В трубе различают четыре части: маточную, которая проходит через стенку матки и открывается в полость маточным отверстием; короткий перешеек, лежащий вблизи матки; длинную ампулу и ее расширенную воронку, открывающуюся в брюшную полость вблизи яичника - брюшное отверстие. Последнее ограничено бахромкой трубы, одна из которых - яичниковая бахромка - длиннее других.

Стенка трубы построена из складчатой слизистой оболочки, мышечной оболочки, состоящей из кругового и продольного слоев, и серозной оболочки. Благодаря перистальтическим сокращениям мышечной оболочки и движению ресничек эпителиальных клеток, выстилающих просвет, яйцеклетка передвигается по трубе. **Оплодотворение яйцеклетки происходит в маточной трубе**, откуда она переходит в полость матки.

Матка - полый толстостенный орган грушевидной формы. Уякая полость матки, примерно треугольной формы, сверху сообщается с трубами, а внизу через канал шейки матки - о влагалищем. Масса матки новорожденной девочки 2-2,5 г, у нерожавшей женщины 40-50 г, у много раз рожавшей - «1,5-2 раза больше. Интенсивный рост матки начинается в начале периода полового созревания.

Стенка матки состоит из трех слоев: эндометрия (слизистая оболочка), миометрия (мышечная оболочка) и периметрия (серозная оболочка, или брюшина). Листки брюшины, покрывающие матку со всех сторон, переходят в правую и левую широкие связки матки. Шейка матки, кроме того, окружена околоматочной клетчаткой - параметрием. *Слизистая оболочка (эндометрий)* в межменструальном периоде гладкая, не имеет складок и непосредственно сращена с мышцами. Она покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, богата капиллярными сетями и простыми трубчатыми маточными железами, пронизывающими всю толщину слизистой. В слизистой оболочке различают два слоя: толстый поверхностный функциональный, который отторгается во время менструации, и глубокий - базальный. *Миометрий* образован гладкой мышечной тканью, в нем залегают мощные венозные сплетения. При беременности гладкие мышечные клетки гипертрофируются, их размеры увеличиваются в 5-10 раз в длину и в 3-4 раза в ширину, соответственно увеличиваются и размеры матки. Резко возрастает количество кровеносных сосудов и капилляров. Непосредственно после родов масса матки достигает 1-1,5кг, постепенно происходит ее обратное развитие, которое заканчивается через 6-8 недель после родов. Кровоснабжение матки обильное, артерии мышечной оболочки спирально закручены, от них отходят артерии, направляющиеся в эндометрий, где они разветвляются на спиральные, питающие поверхностный функциональный слой, и прямые, питающие базальный слой; и те и другие разветвляются на артериолы и затем на капилляры.

Влагалище представляет собой уплощенную трубку длиной 7-9 см, которая соединяет полость матки с наружными половыми органами женщины. Влагалище направлено косо вверх примерно под углом в 45°. Наружное отверстие влагалища открытается в его преддверие. У девственниц оно закрыто девственной плевой, которая является складкой слизистой оболочки, обычно кольцевидной формы. Стенка влагалища состоит из

складчатой слизистой оболочки, покрытой неороговевающим многослойным эпителием и лишенной желез; мышечной (круговые пучки вплетаются в продольный слой) и соединительнотканной адвентициальной оболочек. В эпителии влагалища происходят циклические изменения в соответствии с фазами овариально-менструального цикла.

Большая часть слизистой оболочки влагалища относительно слабо иннервирована и имеет мало чувствительных окончаний. Лишь вход во влагалище обладает огромным количеством нервных окончаний.

Клетки поверхностного слоя эпителия богаты гликогеном, который у здоровой женщины под влиянием обитающих во влагалище микробов распадается с образованием молочной кислоты. Это придает влагалищной слизи кислую реакцию и обуславливает ее бактерицидность по отношению к патогенным микробам.

Стенки влагалища весьма эластичны, они легко расслабляются и сокращаются, поэтому полость меняет размеры и форму. Во время родов влагалище пропускает новорожденного, при половом акте влагалище легко приспосабливается к различным размерам мужского полового члена.

НАРУЖНЫЕ ЖЕНСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Женская половая область, или *вульва*, включает лобок («холм Венеры»), большие и малые половые губы, клитор и преддверие влагалища (рис. 132). У женщин в области лобка и больших половых губ хорошо выражена подкожная жировая клетчатка. Кожа лобка богата чувствительными нервными окончаниями. *Большие половые губы*, ограничивающие половую щель, представляют собой складки кожи, по краям которых обильно растут волосы. В обычном состоянии большие половые губы сомкнуты, при половом возбуждении они расходятся, открывая половую щель, которая увлажнена елизью. *Малые половые губы*, лежащие кнутри от больших и отделенные от них бороздами, представляют собой складки кожи, лишенные жировой клетчатки и покрытые умеренно ороговевающим многослойным эпителием, базальные клетки которого содержат большое количество пигментных включений. Цвет малых половых губ у разных женщин варьирует от розового до пурпурного. Передние верхние края малых губ раздваи-

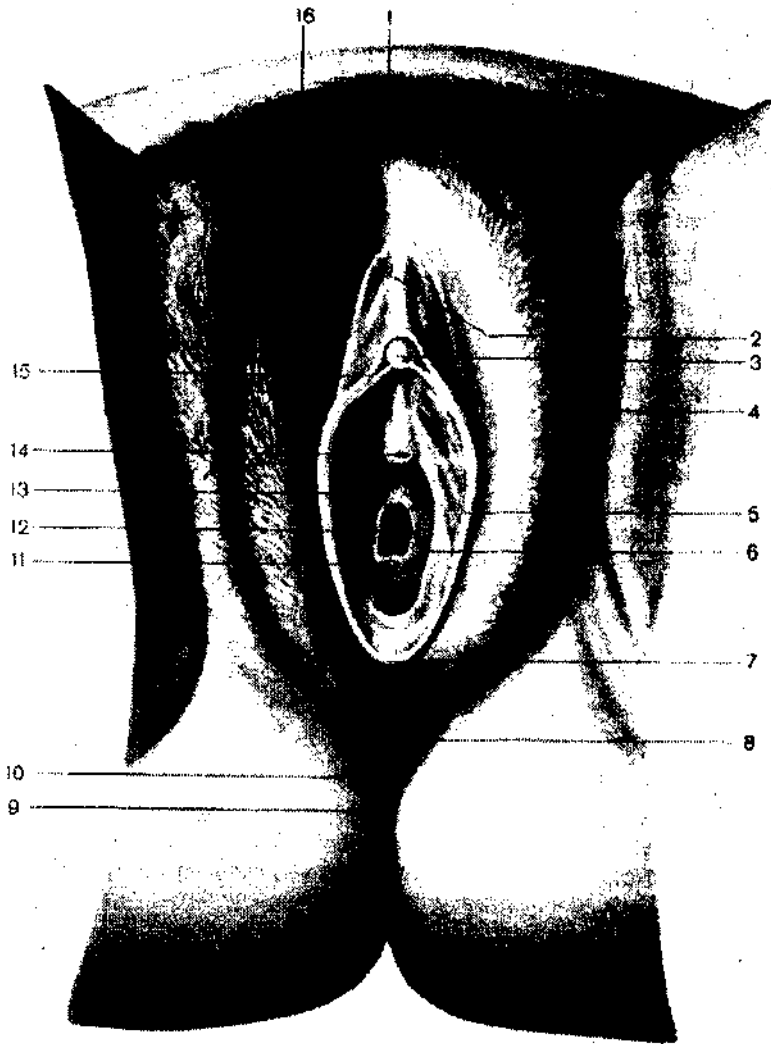


Рис. 132. Наружные женские половые органы (по Р. Д. Синельникову);

- 1 - передняя спайка губ, 2 - крайняя плоть клитора, 3 - головка клитора, 4 - большая половая губа, 5 - малая половая губа, 6 - устье большой железы преддверия (бартолиниева железа), 7 - уздечка половых губ, 8 - задняя спайка губ, 9 - задний проход, 10 - промежность, 11 - девственная плева, 12 - отверстие влагалища, 13 - преддверие влагалища, 14 - наружное отверстие мочеиспускательного канала, 15 - уздечка клитора, 16 - лобок

ваются, окаймляя клитор, верхние части образуют крайнюю плоть клитора, нижние — его уздечку. У многих женщин малые половые губы выступают из-под больших.

Клитор, длиной 2,5-3,5 см, подобно мужскому половому члену, состоит из двух пещеристых тел, разделенных перегородкой, и головки. Строение пещеристых тел клитора аналогично таковому половому члену. Ножки клитора прикрепляются к нижним ветвям лобковых костей. Чтобы увидеть клитор, следует слегка отодвинуть вверх его крайнюю плоть.

Клитор - наиболее важная эрогенная зона женщины. Мастере и Джонсон называют клитор «уникальным органом, единственной функцией которого является фокусирование и аккумуляция сексуальных ощущений и эротической радости».

Преддверие влагалища - это щель между малыми половыми губами, куда открываются наружные отверстия мочеиспускательного канала и влагалище, протоки множества малых и двух больших желез преддверия (бартолиниевы). Луковица преддверия также состоит из пещеристой ткани, которая расположена симметрично по бокам от нижнего конца влагалища (аналог губчатого тела мужского полового члена).

Наружные половые органы, особенно клитор и преддверие влагалища, имеют обильную иннервацию и множество различных чувствительных нервных окончаний. Наружные половые органы вместе с влагалищем составляют единый совокупительный аппарат, предназначенный для введения мужского полового члена и спермы и выведения плода.

МОЛОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Молочная железа, являющаяся видоизмененной потовой железой, расположена на передней поверхности большой грудной мышцы. У девственниц масса ее около 150-200 г, у кормящей женщины - 300-400 г, у мужчин она недоразвита. У новорожденной девочки имеется лишь недоразвитая система протоков. В предпубертатном периоде у девочек быстро растет жировая ткань, к моменту половой зрелости железа становится округлой, но увеличение ее происходит в основном за счет жировой ткани.

На передней поверхности железы в центре находится пигментированный сосок (на его поверхности открываются 10-16 млечных пор), окруженный также пигментированным околососковым кружком. У различных женщин размеры сосков и околососкового поля (ареола) разные, обычно диаметр ареолы 2,0-4 см. Кожа околососкового поля и особенно соска богато иннервируется. Здесь огромное количество чувствительных нервных окончаний, поэтому у многих женщин вся грудь и особенно сосок с околососковым полем являются важными арогенными зонами. В коже соска и околососкового кружка множество гладких мышечных волокон. При половом возбуждении сосок резко набухает и становится упругим, что связано с сокращением гладких мышечных волокон.

У взрослой женщины железа состоит из 15-20 долей, между которыми располагается жировая и рыхлая волокнистая соединительная ткань. Каждая доля - это сложная альвеолярная железа, выводной проток которой направляется радиально к соску. Не доходя до соска, проток, расширяясь, образует млечный синус. Однако концевые отделы железы не кормящей женщины представляют собой лишь млечные альвеолярные протоки. Под влиянием эстрогена и прогестерона с конца пяти месяцев и до конца шести месяцев беременности на их концах формируются альвеолы, образованные одним слоем цилиндрических клеток. В дальнейшем до родов образование альвеол резко замедляется, но клетки секретируют, и образуемая ими жидкость (молозиво) растягивает альвеолы, в результате чего железа продолжает набухать. Этот процесс продолжается до и в первые 1-2 дня после родов.

Во время кормления грудью альвеолы молочных желез продуцируют молоко. Альвеолы образованы цилиндрическими эпителиальными клетками лактоцитами, которые окружены корзинчатыми миоэпителиоцитами, при их сокращении выдавливается молоко в протоки. Секретия молока стимулируется лактотропным гормоном гипофиза. После окончания периода кормления ребенка постепенно происходит обратное развитие молочной железы, лишь сохраняются некоторые альвеолы.

Женская грудь является символом женственности, сексуальности, привлекательности. Грудь - предмет особой заботы женщин и восхищения мужчин. Ч. Дарвин писал: «В зрелые годы, когда мы видим предмет, похожий на женскую грудь,

мы ощущаем прилив восторга, который, по-видимому, влияет на все наши чувства». Размер и форма груди совершенно не влияют на женскую сексуальность. Размеры груди - скорее дело культуры и моды. Так, в Японии традиционно было принято перевязывать грудь, чтобы она не росла.

ПРОМЕЖНОСТЬ

Промежность представляет собой совокупность структур, которые закрывают выход из полости малого таза. По форме промежность напоминает ромб, образованный верхушкой копчика, нижней точкой лобкового симфиза и седалищными буграми. Спереди область промежности ограничена наружными половыми органами, сзади - задним проходом и разделена на две половины срединным швом, который у мужчин переходит в шов мошонки. Условная линия, соединяющая седалищные бугры, разделяет промежность на две области треугольной формы: мочеполовую (передне-верхнюю) и заднепроходную (нижне-заднюю), в которых расположены соответственно мочеполовая и диафрагма таза. Обе диафрагмы образованы двумя слоями мышц и фасциями. У женщин мочеполовую диафрагму прободает мочеиспускательный канал и влагалище, у мужчин - лишь мочеиспускательный канал. Через диафрагму таза проходит конечный отдел прямой кишки. Мышцы мочеполовой диафрагмы у мужчин сильнее, а фасции менее прочные, чем у женщин.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Опишите строение яичника и назовите его функции.
2. Каковы строение и функция матки?
3. Опишите строение влагалища.
4. Как устроены наружные женские половые органы?

ГАМЕТОГЕНЕЗ

Половые клетки, слияние которых дает новый организм, объединяют термином *гаметы*. Женская гамета называется *яйцеклеткой*, мужская - *сперматозоидом*. Все остальные

клетки, не принимающие непосредственного участия в образовании гамет, получили название *соматических клеток*.

Гаметогенез - широкий термин, который обозначает поэтапное «сотворение» высокоспециализированных клеток, способных дать начало новому организму. Обычно гаметогенез делят на четыре стадии (Б. Карлсон, 1983):

- 1) образование первичных половых клеток (ППК) и миграция их в гонады;
- 2) размножение половых клеток в гонадах путем митоза;
- 3) уменьшение числа хромосом в каждой клетке в два раза в результате мейоза;
- 4) окончательное созревание и дифференцировка гамет, превращение их в сперматозоиды и яйцеклетки, которые способны оплодотворять или быть оплодотворенными.

Согласно современным представлениям, *первичные половые клетки* впервые можно обнаружить среди эндодермальных клеток желточного мешка с третьей недели беременности. Они отличаются от других крупным размером, прозрачной цитоплазмой и рядом гистохимических и иммунологических особенностей. На пятой неделе путем амебоидного движения они мигрируют в область зачатка гонад, не содержащих до этого момента собственно половых клеток. Существует мнение (Б. Карлсон, 1983), что первичные половые клетки, не достигшие гонад, но оставшиеся живыми в нетипичном месте, могут перерождаться в *тератомы* - необычные опухоли, которые содержат участки высокодифференцированных тканей, иногда даже зубы и волосы.

Гонады зародыша вначале содержат относительно небольшое число заселивших их первичных половых клеток. Но попав в гонады, половые клетки начинают энергично делиться, и их численность резко увеличивается. Клетки делятся *митотически*. Митоз обеспечивает передачу двум дочерним клеткам совершенно одинаковых наборов хромосом, содержащих наследственную информацию. Митотически делящиеся женские половые клетки называют *оогониями*, а соответствующие мужские - *сперматогониями*.

Характер митотической активности половых клеток в мужских и женских гонадах сильно различается. Активное митотическое деление половых клеток у плодов женского пола наблюдается со второго по пятый месяц внутриутроб-

ного развития. Их число увеличивается с нескольких тысяч до 7 млн. К началу седьмого месяца часть оогоний перестают делиться митотически и входят в профазу первого деления *мейоза*, остальные подвергаются дегенерации - *атрезии*. На этом заканчивается пролиферативная стадия развития половых клеток у девочек. У плодов мужского пола сперматогонии развиваются из первичных половых клеток, мигрирующих в семенники. На ранних стадиях эмбрионального развития после достижения половой зрелости сперматогонии начинают быстро размножаться митотически, при этом часть их потомков становятся стволовыми, т.е. сохраняют способность к непрерывным неограниченным делениям, другие сперматогонии проходят ограниченное число последовательных митозов, после чего приступает к мейозу. Этот процесс продолжается в течение всего времени, пока у мужчины происходит сперматогенез, что может длиться до глубокой старости. Сперматогонии составляют стволовой пул половых клеток, которые периодически переходят в митоз и образуют клон синхронно развивающихся мужских гамет (половых клеток). Конечной стадией этого процесса являются зрелые сперматозоиды.

Одно из основных условий, необходимых для сохранения вида при наличии полового процесса, - это сохранение постоянного числа хромосом из поколения в поколение. Это обеспечивает мейоз - тип клеточного деления, при котором происходит уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое: из *диплоидного* ($2n$) в *гаплоидный* ($1n$). Вместе с тем именно благодаря мейозу создаются новые комбинации генетического материала путем различных сочетаний материнских и отцовских генов. Необходимо помнить, что геном каждой клетки состоит наполовину из отцовских, наполовину из материнских хромосом: 46 хромосом каждого человека объединяются в 23 пары *гомологичных хромосом*, в каждой из которых одна хромосома отцовская, другая - материнская. Гомологичные хромосомы в паре одинаковы по размеру, по форме, в одинаковых участках содержат гены, определяющие одинаковые признаки организма, но конкретные формы этих генов (аллели) могут быть различными. Взаимодействие аллельных генов (полное и неполное доминирование, полимерия, эпистаз и др.) определяет проявление признаков.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Сперматогонии, лежащие непосредственно на базальной мембране извитых семенных канальцев, проходят несколько последовательных стадий митотического деления. Общее количество сперматогонии в яичке человека составляет около 1 млрд. Различают две основные категории сперматогонии: А и В.

Некоторые сперматогонии А, которые делятся митотически, остаются стволовыми, т. е. сохраняют способность к делению и поддерживают свою популяцию. Остальные дифференцируются в сперматогонии В, которые делятся митотически, дифференцируются в сперматоциты первого порядка и вступают в мейоз. Сперматогонии В не всегда располагаются на базальной мембране. Они отличаются от сперматогонии А своими округлыми ядрами, содержащими конденсированный хроматин, располагающийся либо вблизи нуклеолеммы, либо вблизи ядрышка. В их цитоплазме содержатся свободные рибосомы, митохондрии, достаточно хорошо выраженный комплекс Гольджи, гранулярный эндоплазматический ретикулум.

Сперматоциты первого порядка, или первичные сперматоциты, соединены между собой межлуточными мостиками, которые остаются при митозе сперматогонии А благодаря неполному разделению клеток. Последующие поколения клеток также остаются соединенными между собой, в результате чего образуется синцитий, клетки которого составляют клон. Клетки синцития делятся синхронно, лишь единичные клетки не делятся.

В результате мейоза I образуются две дочерние клетки *сперматоциты второго порядка*, каждый из которых содержит гаплоидный набор (23) ё-хромосом (й-хромосома - хромосома после репликации ДНК, которая состоит из двух дочерних молекул ДНК). Вторичные сперматоциты расположены ближе к просвету канальца. В мейозе II образуются две сперматиды. Таким образом, в результате деления одной сперматогонии образуются четыре сперматиды, каждая из которых обладает гаплоидным набором хромосом (рис. 133).

Сперматиды - мелкая клетка округлой формы с крупным ядром, которое впоследствии приобретает овоидную форму и располагается эксцентрично (ближе к стенке канальца).

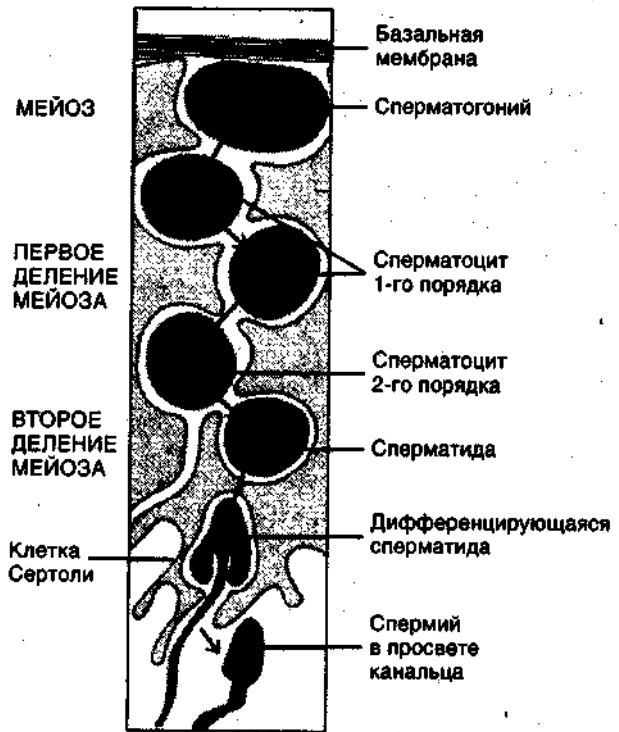


Рис. 133. Схема сперматогенеза (по Б. Альбертсу и соавт.)

В ядре хроматин находится в виде рыхлой сети. В цитоплазме много мелких округлых митохондрий с электронно-прозрачным ядром, расположенных вдоль цитолеммы, большое количество свободных рибосом, элементов гладкого эндоплазматического ретикулума, выраженный комплекс Гольджи, расположенный над ядром, две центриоли.

Следует еще раз подчеркнуть, что в процессе синхронного развития одного клона сперматогенных клеток от сперматогоний до сперматид клетки соединены между собой межклеточными мостиками толщиной 1-2 мкм.

В ходе сложного процесса спермиогенеза сперматиды дифференцируются в зрелые сперматозоиды. Дифференцирующие сперматиды лежат в углублениях плазматической мембраны клеток Сертоли. При спермиогенезе область ядра, обра-

шенная к стенке семенного канальца, постепенно вытягивается и заостряется. Комплекс Гольджи формирует гранулы, которые сливаются между собой, образуя акросомальную гранулу (акробласт), контактирующую с апикальной частью ядра. Одновременно гиперплазирующиеся мешочки комплекса Гольджи окружают акросомальную гранулу, в результате чего образуется акросома, содержащая протеолитические ферменты (в основном гиалуронидазу и трипсиноподобный акрозин), которые при контакте с яйцеклеткой разрушают ее прозрачную зону. При отсутствии или недоразвитии акросомы сперматозид теряет способность оплодотворять яйцеклетку. В процессе сперматогенеза существенно уменьшается количество цитоплазмы формирующегося сперматозоида. Большая часть ее образует остаточное тельце, которое отделяется от клетки и фагоцитируется sustentоцитом. Меньшая часть цитоплазмы покрывает тонким слоем ядро, связывающую, промежуточную и не полностью главную части сперматозоида. Разделение клеток одного клона происходит на последних этапах формирования сперматозоидов, которые отделяются от клеток Сертоли и попадают в просвет канальца, где находится жидкость, вырабатываемая клетками Сертоли.

Сложный процесс сперматогенеза регулируется гормонами. После полового созревания гипоталамус (см. «Эндокринный аппарат») начинает выделять гонадотропный рилизинг гормон, под влиянием которого гипофиз секретирует фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ), воздействующий на клетки Лейдига. Последние выделяют большое количество тестостерона. Под влиянием клеток фолликулостимулирующего гормона гипофиза клетки Сертоли синтезируют андрогенсвязывающий белок (АСБ), который переносит мужские половые гормоны к сперматогенным клеткам.

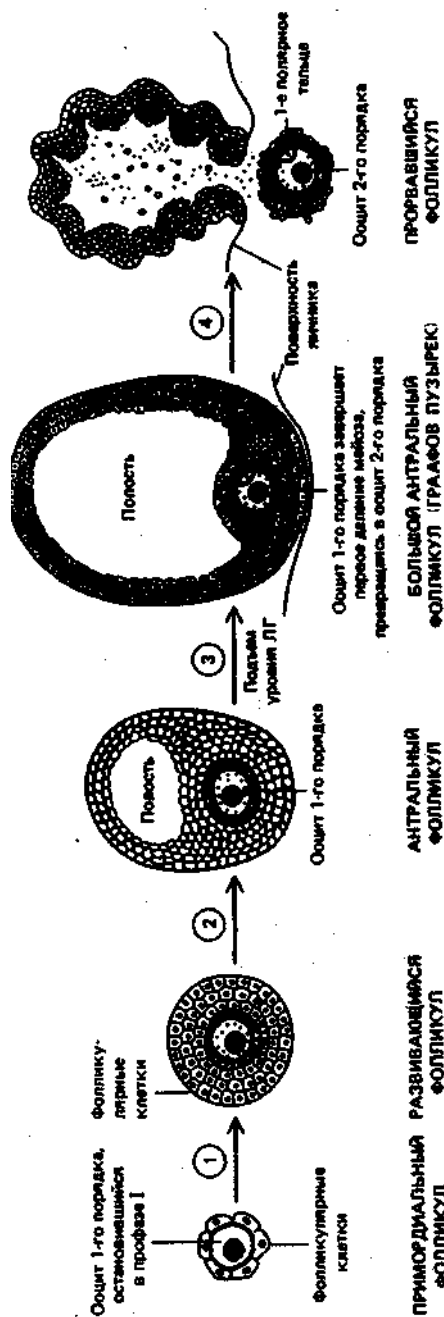
ООГЕНЕЗ

Первичные женские половые клетки - оогонии (*грея*, ооп - яйцо, @оpе - рождение) - попадают в яичник из энтодермы желточного мешка. В отличие от мужских половых клеток, период размножения женских протекает во внутриутробном периоде, в результате чего образуются *примордиальные*

фолликулы, расположенные в корковом веществе яичника, вблизи его поверхности. Каждый из них содержит примордиальную женскую половую клетку - оогонию, покрытую одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия, клетки которого на ранних стадиях не отличаются от стромальных. В конце 3-го месяца внутриутробного развития оогонии после многократного митотического деления превращаются в *ооциты первого порядка (первичные ооциты)*, которые остаются в этом состоянии вплоть до периода полового созревания.

Первичный фолликул представляет собой первичный ооцит диаметром 25-30 мкм, покрытый двумя (и более) слоями фолликулярных эпителиоцитов. Лежащие вокруг клетки стромы располагаются концентрически. Впоследствии они формируют теку фолликула. В пубертатный период и у половозрелой женщины обычно циклически созревает один фолликул, однако несколько первичных фолликулов превращаются во вторичные. *Вторичный фолликул* представляет собой растущий первичный ооцит, покрытый несколькими слоями фолликулярных эпителиоцитов, образовавшихся благодаря их митотическому делению. Вокруг цитолеммы ооцита формируется *прозрачная оболочка* (зона) за счет секреции гликозаминогликанов и мукопротеинов фолликулярными эпителиоцитами и самим ооцитом. Прозрачная оболочка зрелого фолликула имеет толщину 5-10 мкм и представляет собой мелкозернистый слой, отделяющий ооцит от клеток фолликулярного эпителия. Одновременно соединительная ткань, окружающая фолликул, образует его теку (*греч.* Мгеса - ячейка).

В период активного роста вторичный фолликул превращается в *третичный*, или *пузырчатый (везикулярный)*, *фолликул*, который представляет собой ооцит, покрытый прозрачной оболочкой и множеством фолликулярных эпителиоцитов, между которыми имеется полость (*фолликулярная пещера*), заполненная фолликулярной жидкостью (рис. 134, см. рис. 131). Вокруг прозрачной зоны расположен один слой фолликулярных клеток, образующих *лучистый венец*. Фолликулярные клетки, отделенные от последнего фолликулярной жидкостью пещеры, образуют *зернистый слой*, в клетках которого обнаруживают различные стадии митоза. Фолликул окружен сформированной текой. Накапливающаяся фолликулярная жидкость оттесняет



M

1

IIII

IIII

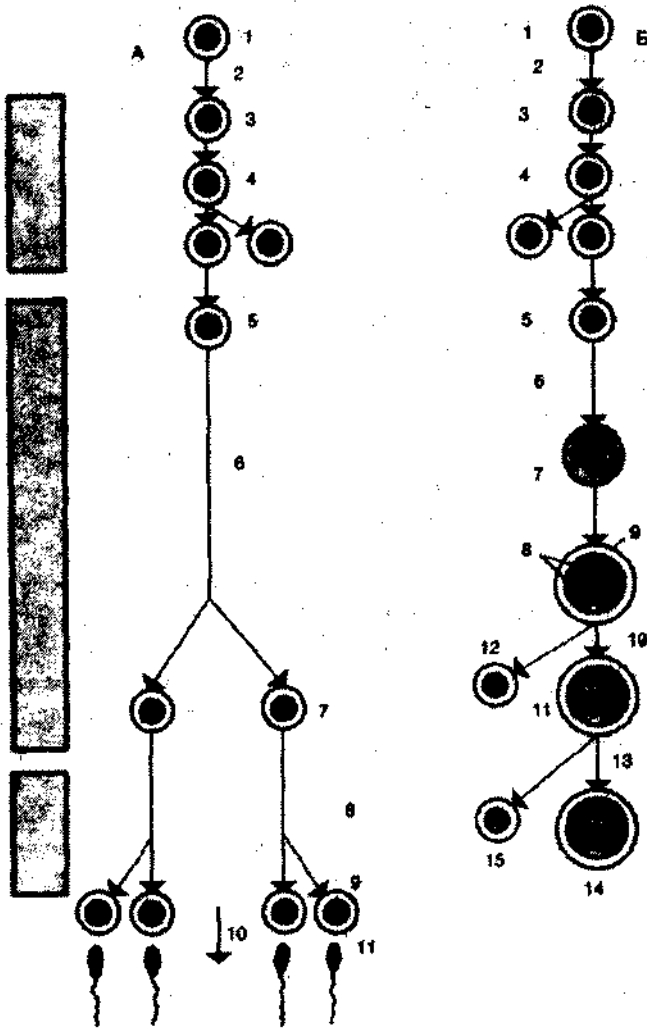
IIII

III

« *m* »

окруженный фолликулярными клетками ооцит в сторону. В период большого роста происходят интенсивный рост цитоплазмы и ядра ооцита и накопление в цитоплазме РНК и желтка. *Зрелый пузырьчатый фолликул (граафов пузырек)*, достигающий в диаметре 1 см, покрыт соединительнотканной оболочкой (*текой*) *фолликула*, в которой выделяют *наружную теку*, образованную плотной соединительной тканью, и *внутреннюю*, богатую кровеносными и лимфатическими капиллярами. К внутренней оболочке прилежит *зернистый слой*. В одном участке этот слой утолщен, здесь находится *яйценосный холмик*, в котором залегает *яйцеклетка - ооцит*, окруженный *прозрачной зоной* и *лучистым венцом*. Внутри зрелого фолликула яичника имеется полость, содержащая фолликулярную жидкость. В период созревания первичный ооцит проходит стадии мейоза 1, в результате чего образуются крупный вторичный ооцит, обладающий гаплоидным набором а-хромосом и большей частью желтка, и маленькое полярное тельце, обладающее аналогичным набором хромосом. Цитолемма ооцита образует множество микроворсинок, прободающих прозрачную зону и контактирующих с фолликулярными клетками лучистого венца. Фолликулярные эпителиоциты во время созревания фолликула обладают высокой митотической активностью. Клетки лучистого венца имеют множество микроворсинок, часть из них прободают прозрачную зону и контактируют с цитолеммой ооцита. Фолликулярные эпителиоциты продуцируют эстрогены. Базальная мембрана у человека более толстая (1-2 мкм), она отделяет фолликул от внутренней теки, клетки которой (*текальные эндокриноциты*), согласно современным воззрениям, продуцируют эстрогены. Впоследствии они трансформируются в *текалютеоциты желтого тела*. Следует подчеркнуть, что женская половая клетка во время оогенеза, подобно мужским, защищена от вредных воздействий гематофолликулярным барьером, образованным толстой базальной мембраной, фолликулярными клетками и прозрачной оболочкой. Фолликулярные клетки соединены между собой и с ооцитом многочисленными нексусами.

После созревания пузырек, находящийся непосредственно под покровным эпителием яичника и даже приподнимающий его, разрывается. *Яйцеклетка (вторичный ооцит)*, окруженная блестящей оболочкой и фолликулярными клетками, входит в сво-



А - сперматогенез: 1 - первичная половая клетка, 2 - перемещение первичной половой клетки в гонаду, 3 - сперматогония, 4 - митоз «диплоидной» сперматогонии, 5 - сперматоцит первого порядка, 6 - первое деление мейоза (мейоз 1), 7 - сперматоцит второго порядка, 8 - второе деление мейоза (мейоз 2), 9 - сперматиды, 10 - дифференцировка сперматид, 11 - зрелый сперматозоид;
 Б - оогенез: 1 - первичная половая клетка, 2 - перемещение первичной половой клетки в гонаду, 3 - оогония, 4 - митоз «диплоидной» оогонии, 5 - ооцит первого порядка, 6 - первое деление мейоза (мейоз 1) с остановкой в профазе, 7, 8 - созревание ооцита первого порядка, 9 - кортикальные гранулы, 10 - завершение мейоза, 11 - ооцит второго порядка, 12 - первое полярное тельце, 13 - второе деление мейоза (мейоз 2), 14 - второе полярное тельце, 15 - зрелая яйцеклетка

боднута брюшную полость (овуляция), откуда попадает в маточную трубу. В обоих яичниках новорожденной девочки около 2 млн ооцитов первого порядка. К началу полового созревания в яичниках остается около 300 тыс, первичных ооцитов, большинство из которых также гибнет в течение периода половой зрелости. У женщины созревает лишь 300-400 яйцеклеток.

Созревание ооцитов приостанавливается на стадии метафазы 2 мейотического деления. Уже в просвете трубы после оплодотворения завершается мейоз, в результате чего образуется яйцеклетка, обладающая гаплоидным набором 3-хромосом.

Несмотря на принципиальное сходство генетических процессов при сперматогенезе и оогенезе, между ними существуют значительные различия. На рис. 135 показан ряд параллелей между двумя этими процессами.

Во-первых, это касается продолжительности периода митотического размножения сперматогоний, что отмечено выше.

Во-вторых, у индивидуумов женского пола первое деление мейоза начинается в период внутриутробного развития, впервые завершается к моменту полового созревания, а в последний - накануне менопаузы. У мальчиков мейоз начинается только с достижением половой зрелости и сохраняется в течение всей половой зрелости мужчины.

В-третьих, образование зрелых половых клеток у женщин происходит циклически с периодом примерно 28 дней, в то время как у мужчин это происходит непрерывно.

В-четвертых, в отличие от сперматогоний, каждая из которых в результате мейоза дает четыре функционально полноценные сперматозоида, из оогонии получается только одна яйцеклетка. После первого деления мейоза в одну дочернюю клетку отходит большая часть цитоплазмы, а во вторую, называемую *направительным тельцем*, мало. Аналогично происходит во время второго деления мейоза. Направительные тельца дегенерируют.

В-пятых, мужская и женская половые клетки сильно отличаются по строению и функции: сперматозоид маленькая подвижная клетка, очень богатая митохондриями, которые снабжают его энергией для движения, в то время как яйцеклетка самая большая клетка человеческого организма (диаметр 150-200 мкм), содержащая не только значительные за-

пасы питательных веществ, но и матричные РНК, которые будут использоваться на ранних стадиях развития зародыша. Яйцеклетка окружена питающими ее фолликулярными клетками и образует специализированную структуру - фолликул (граафов пузырек).

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Опишите основные этапы сперматогенеза.
2. Каковы основные этапы оогенеза?
3. Проведите сравнительный анализ спермато- и оогенеза.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Жизнедеятельность организма возможна лишь при условии доставки каждой клетке питательных веществ, кислорода, воды и удаления выделяемых клеткой продуктов обмена веществ. Эту задачу выполняет сосудистая система, представляющая собой систему трубок, содержащих кровь и лимфу, и сердце - центральный орган, обуславливающий движения этой жидкости.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Сердце и кровеносные сосуды образуют замкнутую систему, по которой кровь движется благодаря сокращениям сердечной мышцы и гладких миоцитов стенок сосудов. Кровеносные сосуды представлены артериями, несущими кровь от сердца, венами, по которым кровь течет к сердцу, и микроциркуляторным руслом, состоящим из артериол, капилляров и венул. Кровеносные сосуды отсутствуют лишь в эпителиальном покрове кожи и слизистых оболочек, в волосах, ногтях, роговице глаз и суставных хрящах.

Стенка **артерии** состоит из трех оболочек: внутренней, средней и наружной. *Внутренняя оболочка* образована эндотелием, который выстилает просвет сосуда, подэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. *Средняя оболочка* артерии состоит из расположенных спирально гладких миоцитов, между которыми проходит небольшое количество коллагеновых и эластических волокон, и наружной эластической мембраны, образованной продольными толстыми переплетающимися волокнами. *Наружная оболочка* обра-

зована рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей эластические и коллагеновые волокна, в ней проходят кровеносные сосуды и нервы (рис. 136).

В зависимости от развития различных слоев отенки артерии подразделяются на сосуды мышечного (преобладают), смешанного (мышечно-эластического) и эластического типов. В стенке *артерий мышечного типа* хорошо развита средняя оболочка. Миоциты и эластические волокна располагаются в ней по типу пружины. Миоциты средней оболочки стенки артерий мышечного типа своими сокращениями регулируют приток крови к органам и тканям. По мере уменьшения диаметра артерий все оболочки стенки артерий истончаются. Наиболее тонкие артерии мышечного типа - *артериолы*, имеющие диаметр менее **100** мкм, переходят в капилляры.

К *артериям смешанного типа* относятся такие артерии, как сонная и подключичная. В средней оболочке их стенки примерно равное количество эластических волокон и миоцитов, появляются окончатые эластические мембраны. К *артериям эластического типа* относятся аорта и легочный ствол, в которые кровь поступает под большим давлением и с большой скоростью из сердца. Средняя оболочка образована концентрическими эластическими окончатыми мембранами, между которыми залегают миоциты.

Дистальная часть сердечно-сосудистой системы - **микроциркуляторное русло**. Оно является путем местного кровотока, где обеспечивается взаимодействие крови и тканей. Микроциркуляторное русло (рис. 137) начинается самым мелким артериальным сосудом - *артериолой* и заканчивается *венулой*. Стенка артериолы содержит лишь один ряд миоцитов. От артериол отходят прекапилляры и истинные, *капилляры*, у начала которых находятся гладкомышечные прекапиллярные сфинктеры, регулирующие кровоток. Истинные капилляры вливаются в посткапилляры (посткапиллярные венулы). Посткапилляры образуются из слияния двух или нескольких капилляров. По мере слияния посткапилляров образуются венулы. Их калибр широко варьирует и в обычных условиях равен 25-50 мкм. Венулы вливаются в вены. К микроциркуляторному руслу относятся также и лимфатические капилляры.

Наиболее важный отдел кровеносной системы - это капилляры, именно они осуществляют обмен веществ и газообмен. Общая обменная поверхность капилляров взрослого челове-

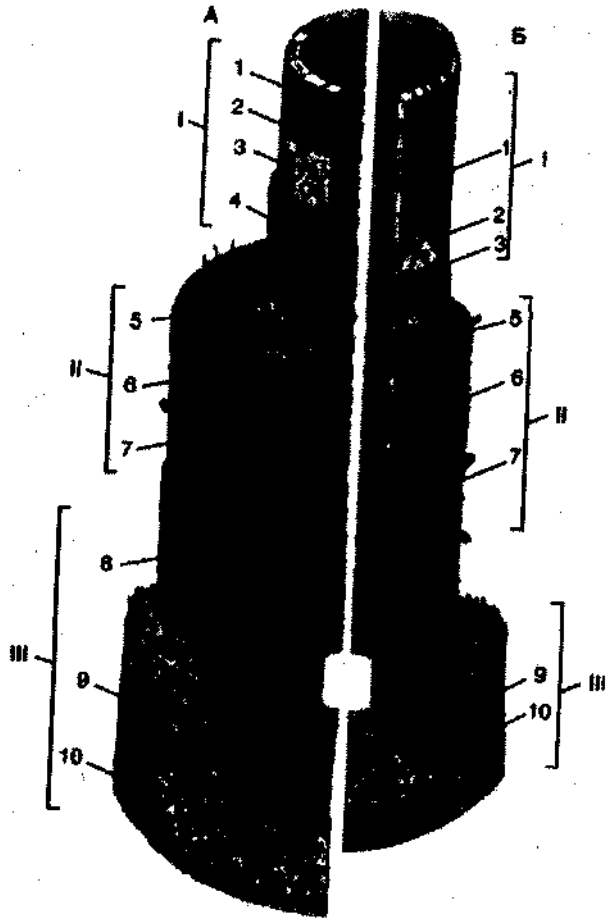


Рис. 13в - Схема строения стенки артерии (А)
 «И/В» «Ы/Б» «ЫШ., ТГ» «ТМ» «ТДАМН» И «И») «(» «©» «7» «ИП» «2» «ВВ» «ГИД»

,870,.

ка достигает 1000 м*. Кровеносные **капилляры** имеют стенки, образованные одним слоем уплощенных эндотелиальных клеток - эндотелиоцитов, сплошной или прерывистой ба ^ Т *° и «е» «браной и редким и удлинненными ^^

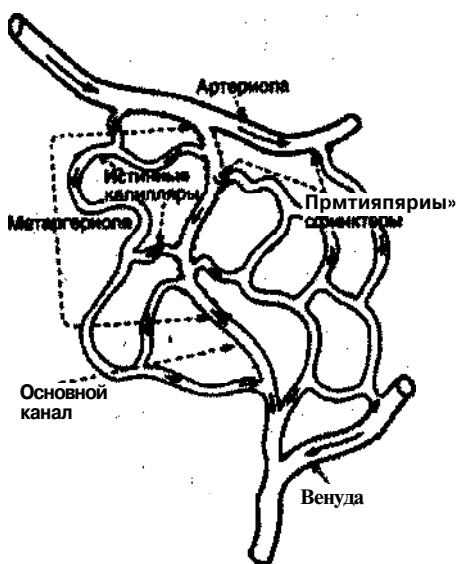


Рис. 137. Микроциркулярное русло

клетками, перицитами (рис. 138). Перициты (клетки Руже) представляют собой удлиненные многоотростчатые клетки, расположенные вдоль длинной оси капилляра. Их отростки прободают базальный слой и подходят к эндотелиоцитам. Следует подчеркнуть, что каждый эндотелиоцит контактирует с отростками перицитов. В свою очередь, к каждому перициту подходит окончание аксона симпатического нейрона, которое как бы инвагинируется в его плазмалемму, образуя синапсоподобную структуру для передачи нервных импульсов. Перицит передает эндотелиальной клетке импульс, в результате чего она набухает или теряет жидкость. Это и приводит к периодическим изменениям просвета капилляра. Цитоплазма эндотелиальных клеток может иметь поры, или фенестры (пористый эндотелиоцит). Базальный слой может быть сплошным, отсутствовать или быть пористым.

Посткапиллярные вены диаметром 8-30 мкм, являющиеся конечным звеном микроциркуляторного русла, впадают в собирательные вены (диаметром 50-100 мкм), от них кровь оттекает в мелкие собирательные вены (диаметром 100-300 мкм), которые, сливаясь между собой, укрупняются.

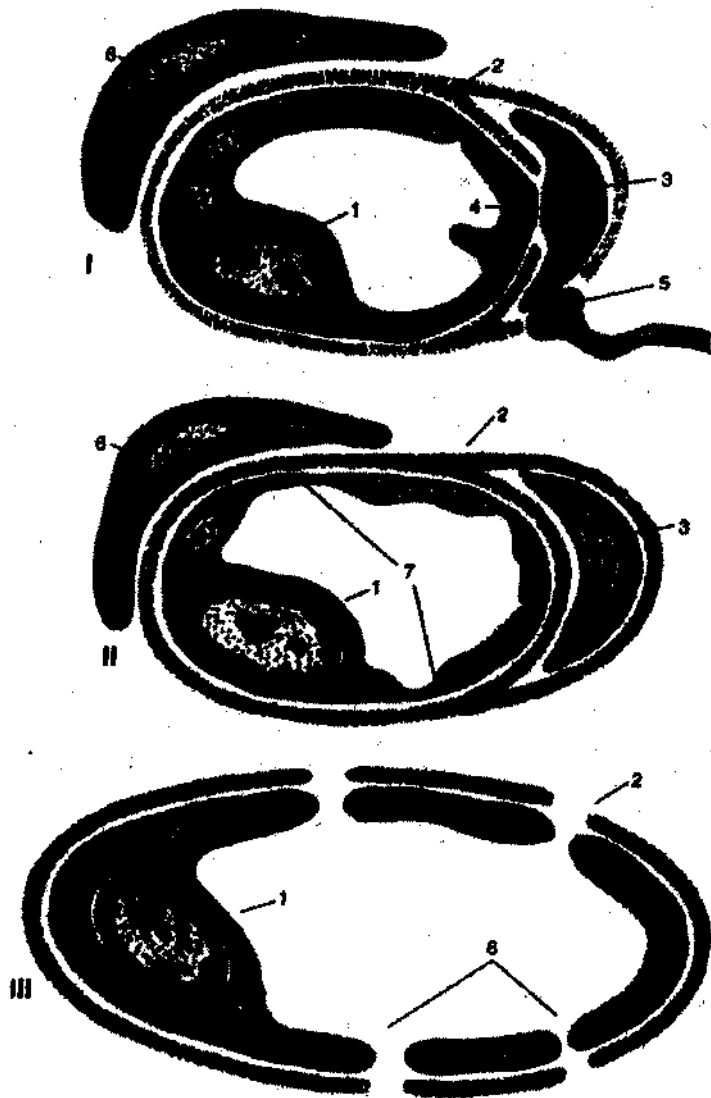


Рис. 138. Строение капилляров трех типов (по В. Г. Елисееву и др.):

- I – капилляр с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной,
- II – капилляр с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной,
- III – синусоидный капилляр с щелевидными отверстиями в эндотелии и прерывистой базальной мембраной; 1 – эндотелиоцит, 2 – базальная мембрана, 3 – пероцит, 4 – контакт пероцита с эндотелиоцитом, 5 – окончание нервного волокна, 6 – адвентициальная клетка, 7 – фенестры, 8 – щели (поры)

Стенка вены также состоит из трех оболочек. Различают два типа вен - мышечный и безмышечный. В стенках *безмышечных вен* отсутствуют гладкие мышечные клетки (например, вены твердой и мягкой мозговой оболочек, сетчатки глаз, костей, селезенки и плаценты). Они плотно сращены со стенками органов и поэтому не спадаются. В стенках *вен мышечного типа* имеются гладкие мышечные клетки. На внутренней оболочке большинства средних и некоторых крупных вен имеются клапаны, которые пропускают кровь лишь в направлении к сердцу, препятствуя обратному току крови в венах и тем самым предохраняя сердце от излишней затраты энергии на преодоление колебательных движений крови, постоянно возникающих в венах. Вены верхней половины тела не имеют клапанов.

Общее количество вен больше, чем артерий, а общая величина венозного русла превосходит артериальное. Скорость кровотока в венах меньше, чем в артериях, в венах туловища и нижних конечностей кровь течет против силы тяжести.

СЕРДЦЕ

Сердце, расположенное асимметрично в средостении, представляет собой полый мышечный орган, разделенный внутри на четыре полости: правое и левое предсердия и правый и левый желудочки (рис. 139). Предсердия разделены межпредсердной, желудочки - межжелудочковой перегородками. Размеры сердца здорового человека коррелируют с величиной его тела, а также зависят от интенсивности физической нагрузки и обмена веществ. Средняя масса сердца у женщин 250 г, у мужчин 300 г.

Правое предсердие кубической формы, в него впадают верхняя и нижняя полые вены и венозный синус сердца. Впереди и вправо полость предсердия продолжается в *правое ушко*. Кровь из правого предсердия при его сокращении поступает в правый желудочек через *правое предсердно-желудочное отверстие*, по краю которого расположен *предсердно-желудочковый (трехстворчатый) клапан*, состоящий из трех створок, образованных складками эндокарда и покрытых эндотелием. От свободных краев створок начинаются *сухожильные хорды*, прикрепленные концами к трем *сосочковым мышцам*,

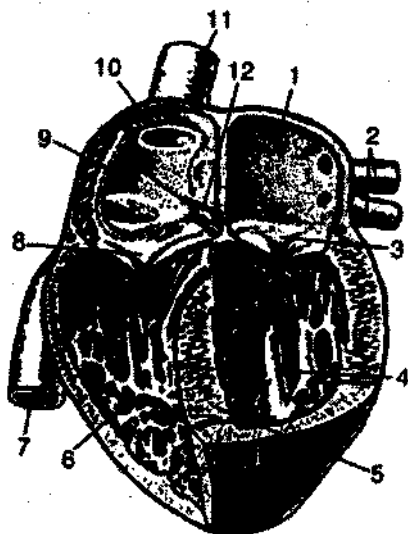


Рис. 139. Вскрытое сердце человека:

1 - левое предсердие, 2 - легочные вены (показаны лишь две), 3 - левый предсердно-желудочковый клапан (двустворчатый), 4 - левый желудочек, 5 - межжелудочковая перегородка, 6 - правый желудочек, 7 - нижняя полая вена, 8 - правый предсердно-желудочковый клапан, 9 - правое предсердие, 10 - синусно-предсердный узел, 11 - верхняя полая вена, 12 - предсердно-желудочковый узел

расположенным на внутренней поверхности правого желудочка. Эти мышцы вместе с сухожильными хордами удерживают клапаны и при сокращении (систоле) желудочка препятствуют обратному току крови в предсердие. Передневерхний отдел желудочка продолжается в *легочный ствол*.

При сокращении желудочка кровь выталкивается в легочный ствол через *отверстие легочного ствола*, в области которого находится одноименный *клапан*. Клапан состоит из трех полулунных заслонок, свободно пропускающих кровь из желудочка в легочный ствол. Соприкасаясь своими концами, они, подобно наполненным карманам, закрывают отверстие и препятствуют обратному току крови. Это происходит после опорожнения желудочка.

В левое предсердие открываются четыре *легочные вены* (по две с каждой стороны), спереди и влево выпячивается *левое ушко*. Левый желудочек имеет форму конуса, его миокард в 2-3 раза толще, чем у правого желудочка. Это связа-

но с большой работой, производимой левым желудочком. Из полости левого предсердия в левый желудочек ведет левое *предсердно-желудочковое отверстие* овальной формы, снабженное *левым предсердно-желудочковым двустворчатым клапаном (митральным)*. Из желудочка кровь направляется в *отверстие аорты*, снабженное *клапаном*, состоящим из трех полулунных заслонок, имеющих такое же строение, как и клапан легочного ствола. На внутренней поверхности левого желудочка, подобно правому, имеются две *сосочковые, мышцы*, от которых отходят тонкие *сухожильные хорды*, прикрепляющиеся к створкам левого предсердно-желудочкового клапана.

Стенка сердца состоит из трех слоев: наружного, или эпикарда, среднего - миокарда, внутреннего - эндокарда. Эпикард, представляющий собой висцентральную пластину серозного перикарда, окутывает сердце, начальные отделы легочного ствола и аорты, конечные отделы полых вен.

Эндокард, покрытый эндотелием, выстилает изнутри камеры сердца и его клапаны. Преобладающая часть сердечной стенки - *миокард*, т. е. мышечный слой, образованный сердечной исчерченной (поперечнополосатой) мышечной тканью. В отличие от поперечнополосатых скелетных мышечных волокон *сердечные миоциты (кардиомиоциты)* почти прямоугольной формы, имеют одно-два овальных ядра, лежащих в центре; миофибриллы расположены на периферии строго прямолинейно. Характерны контакты двух соседних кардиомиоцитов в виде темных полосок, вставочных дисков, которые активно участвуют в передаче возбуждения от клетки к клетке. С помощью дисков кардиомиоциты соединяются друг с другом. Миокард предсердий и желудочков разобщен, что создает возможность отдельного их сокращения.

Последовательное сокращение и расслабление различных отделов сердца связано с его строением и наличием проводящей системы, по которой распространяется импульс (рис. 140). Проводящая предсердно-желудочковая система сердца состоит из синусно-предсердного узла (Киса-Флака), который является водителем ритма (пейсмекером), предсердно-желудочкового узла (Ашоффа-Тавара), предсердно-желудочкового пучка (пучка Гиса), его ножек и разветвлений (волокна Пуркинье). Проводящая система образована сердечными проводящими волокнами, богато иннервируемыми нервами вегетативной нервной системы. Предсердия связаны между собой синусно-

предсердным узлом, а предсердия и желудочки - предсердно-желудочковым пучком.

Две артерии, *правая и левая венечные*, ветви которых широко анастомозируют между собой, снабжают сердце кровью. Они разветвляются до капилляров во всех трех оболочках стенки сердца. Кровь собирается в *сердечные вены*, далее - в венозный синус, который непосредственно вливается в правое предсердие.

Перикард - это замкнутый мешок, в котором различают два слоя: наружный - фиброзный перикард и внутренний - серозный перикард, который, в свою очередь, делится на два листка: висцеральный, или эпикард, и париетальный, сращенный с внутренней поверхностью серозного перикарда, выстилающий его изнутри. Между висцеральным и париетальным листками находится шелевидная *перикардальная полость*, содержащая небольшое количество серозной жидкости, которая смачивает обращенные друг к другу поверхности серозных листков, покрытых мезотелием. На крупных сосудах вблизи сердца висцеральный и париетальный листки переходят непосредственно один в другой.

В возрасте 30-40 лет в миокарде обычно начинается некоторое увеличение количества соединительной ткани, в ней

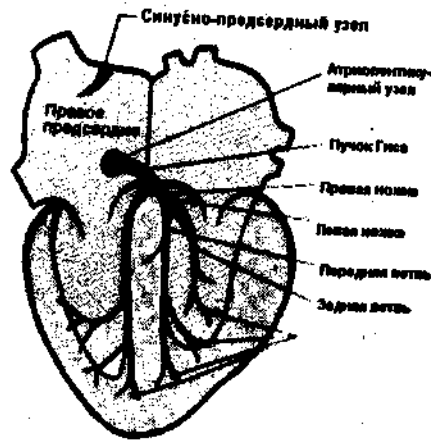


Рис. 140. Схема расположения водителя ритма (пейсмекера) и проводящей системы сердца

появляются жировые клетки. По мере старения человека жировая ткань накапливается под эпикардом, происходит утолщение эндокарда. Эти изменения могут быть в значительной мере замедлены или даже предотвращены благодаря регулярной физической нагрузке и правильному питанию.

Развитие мускулатуры тела влияет на величину сердца. Так, величина и масса сердца у лиц, занятых физическим трудом, и у спорт-

сменов больше, чем у представителей умственного труда. Причем виды спорта, при которых физическое напряжение носит продолжительный характер (например, велосипед, гребля, марафонский бег, лыжи), приводят к гипертрофии миокарда и увеличению размеров сердца. Бег, плавание, бег на небольшие дистанции, бокс, легкая атлетика, футбол и некоторые другие виды спорта приводят к менее выраженному увеличению мышц сердца.

ФУНКЦИИ СЕРДЦА

Автоматизм (*греч.* αὐτοματίζω - самодействующий, самопроизвольный) сердца. Миокард, являясь мышечной тканью, обладает свойствами возбудимости, проводимости и сократимости. Как мы писали выше, проводящая система сердца обеспечивает последовательные сокращения и расслабления его отделов. Причем это происходит автоматически. Автоматизм сердца - это его способность ритмически сокращаться под влиянием возникающих в нем самом (в клетках его проводящей системы) импульсов. Генератором этих импульсов является **синусно-предсердный узел**, в клетках которого возникает потенциал действия (около **90-100 мВ**), передающийся соседним клеткам проводящей системы, а с них - через вставочные диски на рабочие кардиомиоциты. Возбуждение распространяется по миокарду. Вначале сокращаются предсердия, а затем желудочки. При этом миокард сокращается, когда сила импульса достигает пороговой величины по закону «все или ничего». Согласно этому закону возбудимая ткань дает максимальную ответную реакцию («все») при пороговом или надпороговом раздражении, но, если сила раздражения ниже пороговой, ответа нет («ничего»). Начав сокращаться, миокард уже отвечает на другие стимулы, пока в нем не начнется процесс расслабления. Здоровый миокард сокращается в течение всей жизни человека и не испытывает при этом утомления. Это связано с **рефрактерностью** (*фр.* гел-асШге - невосприимчивость). Период абсолютной рефрактерности - это интервал времени, во время которого миокард не отвечает ни на какие импульсы.

Миокард является **возбудимой** тканью. Его клетки обладают потенциалом покоя, генерируют потенциал действия.

Возбуждение, которое возникло в любом участке миокарда, передается всем его волокнам. Поэтому в ответ на адекватное раздражение происходит возбуждение всех его волокон. Проводящая система обеспечивает генерацию возбуждения и его проведение к кардиомиоцитам. Клетки синусно-предсердного узла генерируют нервные импульсы, частота которых в покое составляет около 70 в 1 мин, от него возбуждение распространяется в предсердно-желудочковый узел, где задерживается на короткое время, а далее передается на предсердно-желудочковый пучок, по его ножкам и разветвлениям со скоростью около 2 м/с. От окончаний волокон Пуркинье импульс распространяется со скоростью около 1 м/с. Деятельностью сердца управляют сердечные центры, расположенные в продолговатом мозге и мосте, которые действуют через вегетативную нервную систему. Симпатические нервы оказывают положительное влияние (учащение сердечных сокращений и увеличение их силы). Парасимпатические - отрицательное (урежение сердечных сокращений и уменьшение их силы). Кора головного мозга регулирует деятельность сердечных центров через гипоталамус.

Сокращение кардиомиоцитов обеспечивает нагнетательную функцию сердца. Движение крови по сосудам происходит главным образом благодаря нагнетательной функции сердца и сокращению мышц. Сердце - это насос, нагнетающий кровь в сосуды.

Как показали современные исследования, каждое поперечнополосатое мышечное волокно является своеобразным «периферическим сердцем», сокращение которого способствует продвижению крови по микроциркуляторному руслу. Мышцы, сокращаясь, способствуют движению крови по венам нижней половины тела против силы тяжести. Поэтому физическая активность облегчает работу сердца, а гиподинамия требует усиленной работы сердца, что является одним из важных факторов нарушения его функции.

Кровь течет из аорты, в которой давление высокое (в среднем 100 мм рт. ст.), через капилляры, где давление очень низкое (15-25 мм рт. ст.), через систему сосудов, в которых давление прогрессивно уменьшается. Из капилляров кровь поступает в вены (давление 12-15 мм рт. ст.), затем в вены (давление 3-5 мм рт. ст.). В полых венах, по которым венозная кровь оттекает в правое предсердие, давление всего

1-3 мм рт. ст., а в самом предсердии - около 0 мм рт. ст. Соответственно уменьшается с 50 см/с в аорте до 0,07 см/с в капиллярах и венах.

В работе сердца чередуются сокращение (систола) и расслабление (диастола).

Во время общего расслабления сердца (диастола) кровь из полых и легочных вен поступает соответственно в правое и левое предсердия. После этого наступает сокращение (систола) предсердий. Процесс сокращения начинается у места впадения верхней полой вены в правое предсердие и распространяется по обоим предсердиям, в результате чего кровь из предсердий через предсердно-желудочковые отверстия нагнетается в желудочки. Затем в стенках сердца начинается волна сокращений желудочков, которая распространяется на оба желудочка, и кровь нагнетается в отверстия легочного ствола и аорты, в это время предсердно-желудочковые клапаны закрываются. После этого наступает пауза.

Систола предсердий длится 0,1 с, систола желудочков - 0,3 с, общая пауза - 0,4 с. Эти три фазы составляют **сердечный цикл** - совокупность электрических, механических и биохимических процессов, происходящих в сердце в течение одного полного цикла сокращения и расслабления. Итак, во время одного сердечного цикла предсердия сокращаются 0,1 с и отдыхают 0,7 с; желудочки соответственно 0,3 с и 0,5 с. В течение суток сердце сокращается 8 часов и 16 часов отдыхает.

В связи с изменением давления в полостях сердца клапаны сердца, лёгочной артерии и аорты открываются или закрываются. В начале систолы желудочков предсердно-желудочковые клапаны закрываются, а полулунные клапаны аорты и легочной артерии открываются. В период диастолы желудочков происходит систола предсердий, предсердно-желудочковые клапаны открываются и желудочки заполняются кровью. Возвращению крови из аорты и легочного ствола препятствуют полулунные клапаны.

Во время систолы и диастолы возникают тоны сердца: первый - систолический, более низкий и продолжительный, который связан с сокращением миокарда желудочков, вибрацией сухожильных хорд и колебанием створок предсердно-желудочковых клапанов при их закрывании; второй - диастолический, короткий, высокий возникает в начале диастолы, когда закрываются клапаны аорты и легочного ствола. Систолический

тон, возникающий при закрывании левого предсердного клапана, прослушивают в пятом межреберье слева от грудины в области верхушки сердца; систолический тон, возникающий при закрытии правого предсердно-желудочкового клапана, - в месте соединения тела и мечевидного отростка грудины. Диастолический тон аортального клапана прослушивают во втором межреберье справа от грудины; диастолический тон клапана легочного ствола - во втором межреберье слева от грудины. Сердечный толчок, возникающий вследствие изменения положения сердца при систоле, благодаря чему левый желудочек ударяется о грудную стенку, определяется в пятом межреберье слева от грудины.

Частота сердечных сокращений в минуту составляет в возрасте одного года около 125 ударов в 1 мин, в два года - 105, в три года - 100, в четыре - 97, в возрасте от пяти до десяти - 90, с 10 до 16 - 75-78, с 15 до 50 - 70, с 50 до 60 - 74, с 60 до 80 - 80. Несколько любопытных цифр: в течение суток сердце бьется около 108 000 раз, в течение жизни - 2 800 000 000 - 3 100 000 000 раз; через сердце проходит 225-250 млн л крови.

Сердце приспосабливается к постоянно изменяющимся условиям жизни человека. В покое желудочки взрослого человека выталкивают в сосудистую систему около 5 л крови в минуту. Этот показатель - *минутный объем кровообращения (МОК)* - при тяжелой физической работе возрастает в 5-6 раз. Соотношение между МОК в покое и при максимально напряженной мышечной работе говорит о функциональных резервах сердца, а значит, о функциональных резервах здоровья. В то же время кровотоков через сосуды самого сердца достигает 5% общего МОК. При интенсивной физической работе этот показатель возрастает в 3-4 раза. Количество крови, выбрасываемое каждым желудочком во время систолы, составляет от 70 до 100 мл - это *ударный, или систолический, объем крови*. Этот показатель также увеличивается при физической нагрузке.

Средняя масса сердца взрослого человека составляет 300-320 г (0,5% массы тела), в то же время в покое сердце потребляет около 25-30 мл O_2 в минуту - около 10% общего потребления O_2 в покое. При интенсивной мышечной деятельности потребление O_2 сердцем возрастает в 3-4 раза. В зависимости от нагрузки коэффициент полезного действия (КПД) сердца составляет

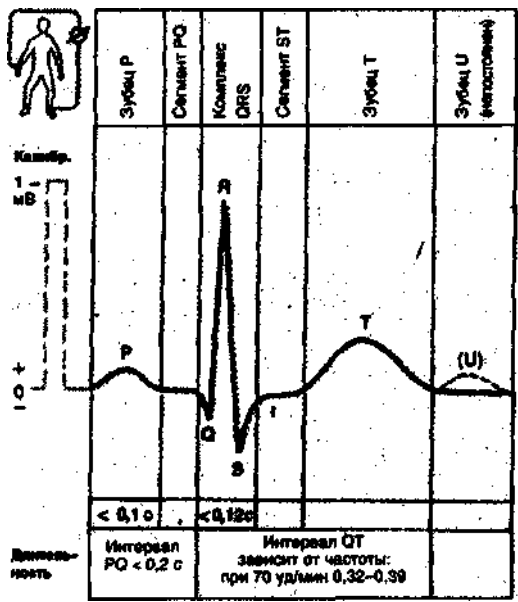


Рис. 141. Нормальная ЭКГ человека, полученная путем биполярного отведения от поверхности тела в направлении длинной оси сердца (по Г. Антони)

от 15 до 40%. Напомним, что КПД современного тепловоза достигает 14-15%.

Биоэлектрическая активность сердца регистрируется с помощью *электрокардиографии*, полученная кривая называется *электрокардиограммой* (ЭКГ). Впервые ЭКГ была записана в 1887 г. А. Уоллером. В начале XX в. В. Эйнтховен разработал прибор для точной регистрации небольших колебаний электрических потенциалов - струнный гальванометр. Эйнтховен предложил также три точки тела, на которые следует накладывать электроды. При положении электродов на правой и левой руках образуется отведение I, на правой руке и левой ноге - отведение II, а на левой руке и левой ноге - отведение III. Эти три отведения образуют равносторонний треугольник, и по их параметрам можно определить угол, под которым сердце расположено в грудной клетке. Согласно закону Эйнтховена, сумма потенциалов в отведении I и III равна потенциалу в отведении II. В 1924 г. Эйнтховену была при-

суждена Нобелевская премия «за открытие механизма электрокардиограммы». Нормальная ЭКГ состоит из нескольких зубцов и комплекса колебаний, который Эйнтховен назвал P, Q и T. Небольшой зубец P отражает электрическую активность предсердий, а быстрый высокоамплитудный комплекс QRS и более медленный зубец T - электрическую активность желудочков (рис. 141).

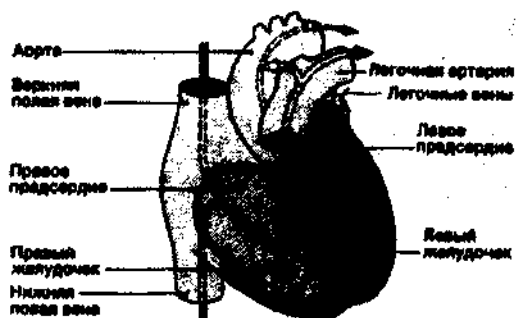
О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие типы кровеносных сосудов вы знаете. Дайте характеристику каждому из них.
2. Из каких сосудов построено микроциркулярное русло?
3. Из каких слоев состоит стенка сердца. Опишите эти слои.
4. Назовите камеры сердца, отверстия, через которые они сообщаются между собой.
5. Сколько створок имеют правый и левый атриовентрикулярные клапаны?
6. Какие части выделяют в проводящей системе сердца? Где они располагаются?
7. Охарактеризуйте автоматизм сердца.
8. Опишите сердечный цикл, его фазы и продолжительность.
9. Что происходит в сердце при систоле и при диастоле?
10. Расскажите об электрических процессах в сердце и об электрокардиографии.
11. Почему возникают тоны сердца и в каких точках они прослушиваются?

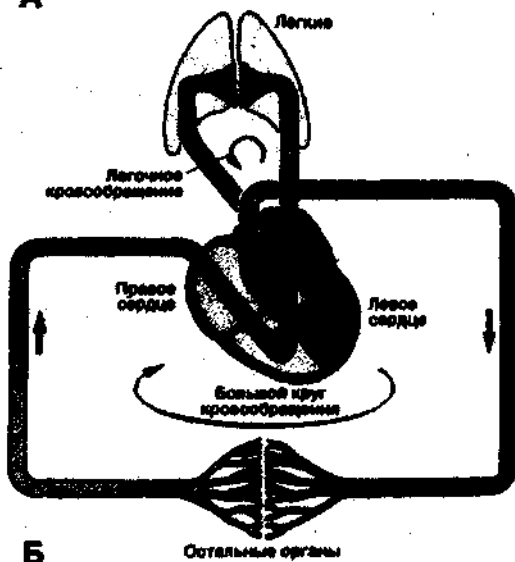
КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ ТЕЛА ЧЕЛОВЕКА

У человека большой и малый круги кровообращения разобщены (рис. 142).

Малый, или легочный, круг кровообращения начинается в правом желудочке сердца, из которого выходит *легочный ствол*, разделяющийся на *правую и левую легочные артерии*, а последние разветвляются в легких, соответственно ветвле-



А



Б

Рис. 142. Схема системы кровообращения (по Г. Антони):

А. Камеры сердца и большие сосуды; вид спереди; направление кровотока указано стрелками.

Б. Схема взаимосвязи обеих половин сердца с большим и малым кругами кровообращения

нию бронхов, на артерия, переходящие в капилляры. В капиллярных сетях, олетающих альвеолы, кровь отдает углекислый газ и обогащается кислородом. Артериальная кровь поступает из капилляров в вены, которые укрупняются и по две с каждой стороны впадают в левое предсердие, где и заканчивается малый круг кровообращения.

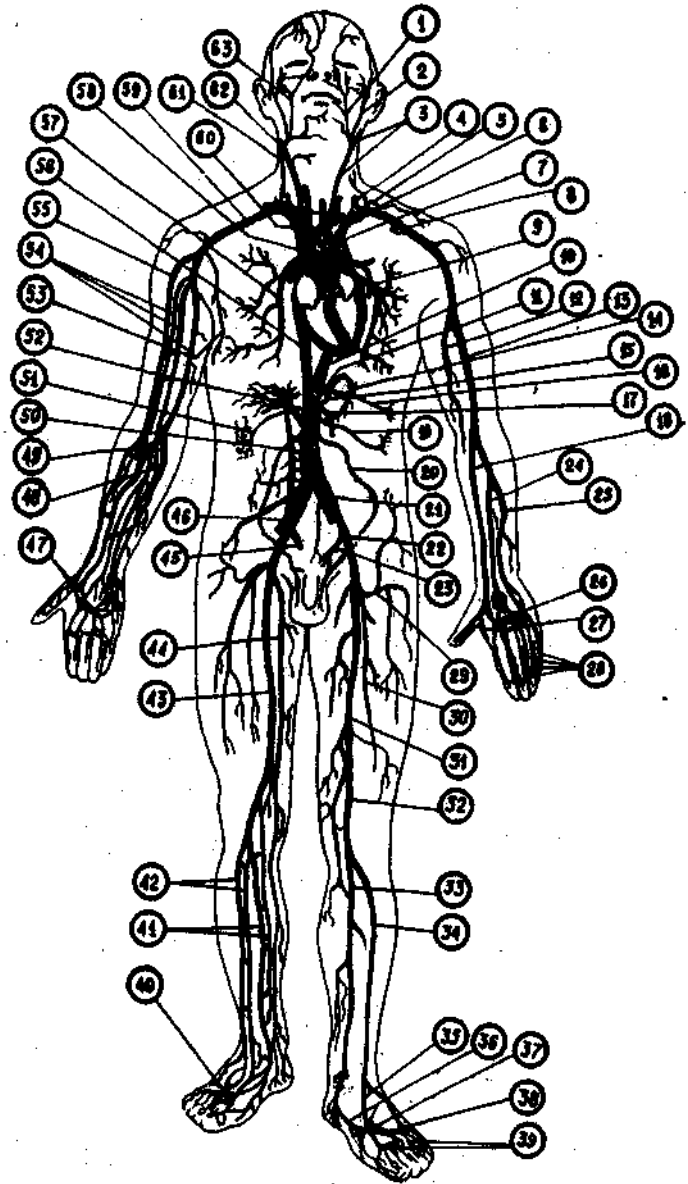


Рис. 143. Кровеносная система человека (общая схема):

1. Лицевая артерия
2. Поверхностная височная артерия
3. Общая сонная артерия, наружная сонная артерия
4. Щитовидный ствол
5. Реберно-шейный ствол
6. Плечеголовной ствол
7. Дуга аорты
8. Подмышечная артерия
9. Левые легочные вены
10. Грудная часть аорты
11. Чревный ствол
12. Глубокая артерия плеча
13. Плечевая артерия
14. Левая поджелудочная артерия
15. Общая печеночная артерия
16. Селезеночная артерия
17. Верхняя брыжеечная артерия
18. Лучевая артерия
19. Почечная артерия
20. Нижняя брыжеечная артерия
21. Общая подвздошная артерия
22. Наружная подвздошная артерия
23. Внутренняя подвздошная артерия
24. Передняя межкостная артерия
25. Локтевая артерия
26. Глубокая ладонная дуга
27. Поверхностная ладонная дуга
28. Общие ладонные пальцевые артерии
29. Латеральная артерия, огибающая бедренную кость
30. Глубокая артерия бедра
31. Бедренная артерия
32. Подколенная артерия
33. Задняя большеберцовая артерия
34. Передняя большеберцовая артерия
35. Тыльная артерия стопы
36. Медиальная подошвенная артерия
37. Латеральная подошвенная артерия
38. Дугообразная артерия
39. Подошвенные плюсневые артерии
40. Тыльная венозная сеть стопы
41. Задние большеберцовые вены
42. Передние большеберцовые вены
43. Бедренная вена
44. Большая подкожная вена ноги
45. Внутренняя подвздошная вена
46. Общая подвздошная вена
47. Поверхностная и глубокая ладонные венозные дуги
48. Медиальная подкожная вена руки
49. Промежуточная вена локтя
50. Верхняя брыжеечная вена
51. Почечная вена
52. Воротная вена
53. Латеральная грудная вена
54. Плечевые вены
55. Латеральная подкожная вена руки
56. Нижняя полая вена
57. Легочный ствол
58. Правая плечеголовная вена
59. Подключичная вена
60. Левая плечеголовная вена
61. Наружная яремная вена
62. Внутренняя яремная вена
63. Лицевая вена

Большой, или телесный, круг кровообращения служит для доставки всем органам и тканям тела питательных веществ и кислорода. Он начинается в левом желудочке сердца, куда из левого предсердия поступает артериальная кровь. Из левого желудочка выходит аорта, от которой отходят артерии, идущие ко всем органам и тканям тела и разветвляющиеся в их толще вплоть до артериол и капилляров - последние переходят в венулы и далее в вены. Через стенки капилляров происходит обмен веществ и газообмен между кровью и тканями тела. Протекающая в капиллярах артериальная кровь отдает питательные вещества и кис-

лород и получает продукты обмена и углекислоту. Вены сливаются в два крупных ствола - верхнюю и нижнюю полые вены, которые впадают в правое предсердие сердца, где и заканчивается большой круг кровообращения.

Дополнением к большому кругу является третий (**сердечный) круг кровообращения**, обслуживающий само сердце. Он начинается выходящими из аорты венечными артериями сердца и заканчивается венами сердца. Последние сливаются в венечный синус, впадающий в правое предсердие.

Аорта, расположенная слева от средней линии тела, своими ветвями кровоснабжает все органы и ткани (рис. 143). Она начинается расширением - *луковицей аорты*, от которой отходят правая и левая венечные артерии. Луковица переходит в *восходящую часть аорты*. Изгибаясь влево, *дуга аорты* переходит в *нисходящую часть аорты*. От вогнутой стороны дуги аорты начинаются ветви к трахее, бронхам и к щитовидной железе, от выпуклой стороны дуги отходят три крупных сосуда: справа - плечеголовной ствол, слева - левые общая сонная и подключичная артерии.

Плечеголовной ствол длиной около 3 см направляется вверх, назад и вправо, впереди трахеи и на уровне правого грудино-ключичного сустава делится на правые общую сонную и подключичную артерии.

Общая сонная артерия (правая и левая) идет вверх рядом с трахеей и пищеводом. На уровне верхнего края щитовидного хряща она делится на наружную сонную артерию, разветвляющуюся вне полости черепа, и внутреннюю сонную артерию, проходящую внутрь черепа и направляющуюся к мозгу. *Наружная сонная артерия* снабжает кровью наружные части головы и шеи, полости рта и носа, щитовидную железу, гортань, язык, нёбо, миндалины, грудино-ключично-сосцевидную и затылочные мышцы, поднижнечелюстную, подъязычную и околоушную слюнные железы, кожу, кости и мышцы головы (мимические и жевательные), зубы верхней и нижней челюстей, твердую мозговую оболочку, наружное и среднее ухо.

Внутренняя сонная артерия направляется вверх к основанию черепа, не отдавая ветвей, входит в полость черепа через канал сонной артерии в височной кости, в полости черепа делится на ряд ветвей, которые кровоснабжают мозг и орган зрения. *Подключичная артерия* и ее ветви кровоснабжают шейный отдел спинного мозга с его оболочками, ствол головного мозга,

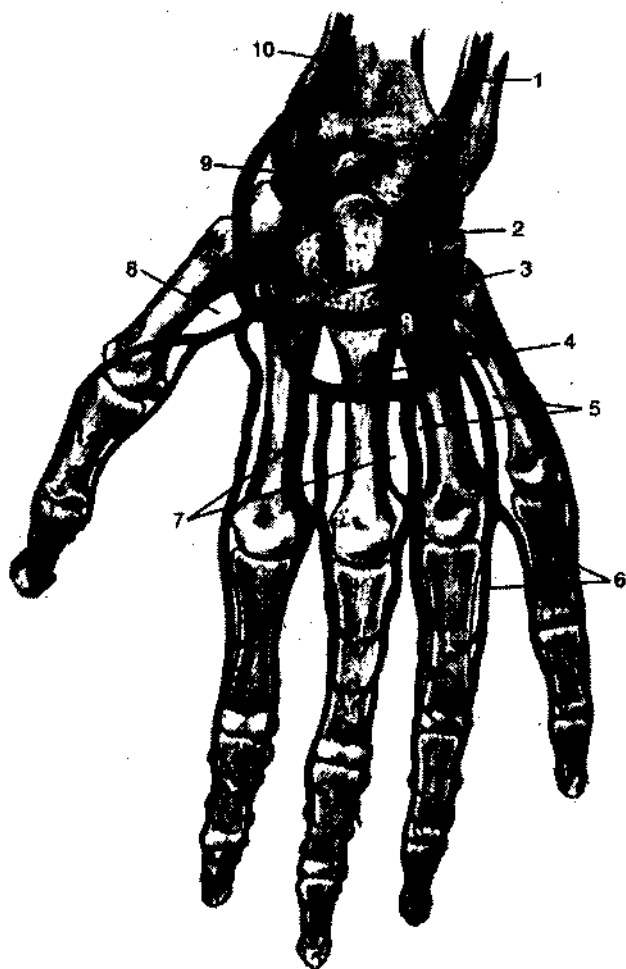


Рис. 144. Артерии предплечья и кисти (вид с ладонной стороны):

1 – локтевая артерия, 2 – глубокая ладонная ветвь локтевой артерии, 3 – глубокая ладонная дуга, 4 – поверхностная ладонная дуга, 5 – общие ладонные пальцевые артерии, 6 – собственные ладонные пальцевые артерии, 7 – ладонные пястные артерии, 8 – артерия большого пальца кисти, 9 – поверхностная ладонная ветвь лучевой артерии, 10 – лучевая артерия

затылочные и частично височные доли полушарий большого мозга, глубокие и отчасти поверхностные мышцы шеи, шейные позвонки, межреберные мышцы первого, второго промежутков, часть мышц затылка, спины и лопатки, диафрагму, кожу гру-

да и верхней части живота, прямую мышцу живота, молочную железу, гортань, трахею, пищевод, щитовидную и вилочковую железы. Подключичная артерия в подмышечной области переходит в *подмышечную артерию*, которая кровоснабжает мышцы плечевого пояса, кожу и мышцы боковой стенки грудной стенки, плечевой и ключично-акромиальный суставы, содержащее подмышечной ямки.

Плечевая артерия является продолжением подмышечной, она проходит в медиальной борозде двуглавой мышцы и в локтевой ямке делится на лучевую и локтевую артерии. Плечевая артерия кровоснабжает кожу и мышцы плеча, плечевую кость и локтевой сустав.

Лучевая артерия располагается в предплечье латерально в лучевой борозде, параллельно лучевой кости. В нижнем отделе вблизи ее шиловидного отростка артерия легко прощупывается, будучи прикрытой лишь кожей и фасцией. Здесь исследуют *пульс* (рис. 144). Лучевая артерия проходит на кисть под сухожилиями длинных мышц большого пальца. Она кровоснабжает кожу и мышцы предплечья и кисти, лучевую кость, локтевой и лучезапястный суставы. *Локтевая артерия* располагается на предплечье медиально в локтевой борозде параллельно локтевой кости, проходит на ладонную поверхность кисти. Она кровоснабжает кожу и мышцы предплечья и кисти, локтевую кость, локтевой и лучезапястный суставы.

Локтевая и лучевая артерии образуют на кисти две артериальные сети запястья: тыльную и ладонную, питающие связки и суставы запястья, второй, третий, четвертый пальцы и две артериальные ладонные дуги - глубокую и поверхностную. *Поверхностная ладонная дуга* образуется в основном за счет локтевой артерии (и поверхностной ладонной ветви лучевой артерии). От поверхностной дуги вниз отходят четыре общие ладонные пальцевые артерии, идущие к II - III - IV - V пальцам. *Глубокая ладонная дуга* залегает под сухожилиями мышц-сгибателей на уровне оснований пястных костей. В образовании глубокой ладонной дуги основная роль принадлежит лучевой артерии, которая соединяется с глубокой ладонной ветвью локтевой артерии. От глубокой дуги отходят три ладонные пястные артерии, которые направляются во второй, третий и четвертый межкостные промежутки.

Нисходящая часть аорты делится на две части: грудную и брюшную. *Грудная часть* аорты расположена

на позвоночнике асимметрично, слева от срединной линии, и снабжает кровью внутренние органы, находящиеся в грудной полости, и ее стенки. Из грудной полости аорта переходит в брюшную через аортальное отверстие диафрагмы. На уровне IV поясничного позвонка аорта делится на две общие подвздошные артерии, после чего она продолжается в виде срединной крестцовой артерии.

Брюшная часть аорты кровоснабжает брюшные внутренности и стенки живота. Наиболее крупная ветвь - короткий толстый *чревный ствол*, который кровоснабжает желудок, двенадцатиперстную кишку, поджелудочную железу, печень с желчным пузырем, селезенку, малый и большой сальники. *Верхняя и нижняя брыжеечные артерии*, отходящие от брюшной аорты, кровоснабжают поджелудочную железу, тонкую кишку, толстую кишку.

Общая подвздошная артерия - это самая крупная артерия человека (за исключением аорты). Пройдя некоторое расстояние под острым углом друг к другу, каждая из них делится на две артерии, внутреннюю, подвздошную артерию и наружную подвздошную. *Внутренняя подвздошная артерия* питает тазовую кость, крестец и всю массу мышц малого и большого таза, ягодичной области, отчасти мускулы бедра, а также внутренности, расположенные в малом тазу: прямую кишку, мочевой пузырь; у мужчин - семенные пузырьки, семявыносящий проток, предстательную железу; у женщин - матку и влагалище; наружные половые органы и промежность.

Наружная подвздошная артерия кровоснабжает мышцы бедра, у мужчин мошонку, у женщин лобок и большие половые губы. *Бедренная артерия*, являющаяся непосредственным продолжением наружной подвздошной артерии, кровоснабжает бедренную кость, кожу и мышцы бедра, кожу передней брюшной стенки, наружные половые органы, тазобедренный сустав.

Подколенная артерия является продолжением бедренной. Она лежит в одноименной ямке, переходит на голень, где сразу же делится на переднюю и заднюю большеберцовые артерии. Артерия кровоснабжает кожу и близлежащие мышцы бедра и задней поверхности голени, коленный сустав. *Задняя большеберцовая артерия* кровоснабжает кожу задней поверхности голени, кости, мышцы голени, коленный и голено-

стопный суставы, мышцы стопы. *Передняя большеберцовая артерия* кровоснабжает кожу и мышцы передней поверхности голени и тыла стопы, коленный и голеностопный суставы, на стопе переходит в тыльную артерию стопы. Обе большеберцовые артерии образуют на стопе подошвенную артерию-дугу, которая лежит на уровне оснований плюсневых костей. От дуги отходят артерии, питающие кожу и мышцы стопы и пальцев.

Вены большого круга кровообращения разделяются на три системы: система верхней полых вен; система нижней полых вен, включающая систему воротной вены печени; система вен сердца, образующих венечный синус сердца. Главный ствол каждой из этих вен открывается самостоятельным отверстием в полость правого предсердия. Вены системы верхней и нижней полых вен анастомозируют между собой. *Верхняя полая вена* собирает кровь из верхней половины тела, головы, шеи, верхней конечности и грудной полости. *Нижняя полая вена* собирает кровь из нижних конечностей, стенок и внутренностей таза и живота. Протоки нижней полых вен соответствуют парным ветвям аорты (за исключением печеночных).

Воротная вена собирает кровь из непарных органов брюшной полости: селезенки, поджелудочной железы, большого сальника, желчного пузыря и пищеварительного тракта, начиная с кардиального отдела желудка и кончая верхним отделом прямой кишки. В отличие от всех прочих вен, воротная вена, войдя в ворота печени, вновь распадается на все более мелкие ветви, вплоть до синусоидальных капилляров печени, которые впадают в центральную вену в дольке. Из центральных вен образуются поддольковые вены, которые, укрупняясь, собираются в печеночные вены, впадающие в нижнюю полую вену (см. раздел «Органы пищеварения»).

ФУНКЦИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Сокращения миокарда создают движущую силу кровотока. Кровь течет из области высокого давления в область низкого. Артериальное давление (АД) - это давление, развиваемое кровью в артериях. Это важнейший показатель, отражающий деятельность сердечно-сосудистой системы в це-

лом. Стабильность АД поддерживается многими механизмами гомеостаза.

Максимальное давление во время систолы называется *систолическим давлением*, минимальное во время диастолы - *диастолическим*, разница между ними составляет *пульсовое давление*. У человека традиционно АД исследуют с помощью ртутного манометра, поэтому его выражают в миллиметрах ртутного столба (в настоящее время существует множество модификаций аппаратов для определения АД). Для измерения АД по методу Рива-Роччи нижнюю треть плеча оборачивают надувной резиновой манжетой аппарата, в которую с помощью ручной резиновой груши накачивают воздух. Для выпуска воздуха служит клапан, поэтому можно установить давление на любом уровне и измерить его с помощью манометра, соединенного с манжетой. Стетоскоп накладывают на кожу передней локтевой области в зоне прохождения плечевой артерии. В результате нагнетания воздуха в манжету плечевая артерия сдавливается. Затем медленно открывают клапан, воздух начинает выходить из нее, и поэтому давление в манжете уменьшается. Когда оно становится ниже систолического, кровь проходит через артерию и начинают прослушиваться короткие четкие звуки, пульсовые удары - определяется систолическое давление. Давление в манжете, при котором звуки пульсовых ударов вновь быстро исчезают, соответствует диастолическому. У человека в возрасте от 20 до 40 лет систолическое давление составляет 100-120 мм рт. ст., диастолическое - 70-80 мм рт.ст.

Колебания кровотока, связанные с систолой и диастолой, создают пульсовую волну. Частота сердечных сокращений (пульса) у взрослого человека в условиях покоя составляет от 60 до 80 ударов в одну минуту. Пульс исследуется путем простого прощупывания лучевой артерии в области лучезапястного сустава, при этом обращают внимание на частоту пульса, его ритм (ритмичный, аритмичный), высоту (высокий, низкий), напряжение (твердый, мягкий). Частота пульса зависит от физической работы и эмоционального состояния, высота - от ударного объема, напряжение - от артериального давления. Общий объем крови в сосудах человека у мужчин составляет в среднем 75-77 мл/кг массы тела (около 5,4 л), у женщин - 65 мл/кг (около 4,5 л). У взрослого человека лишь около 9% всей крови находится в

сосудах малого круга кровообращения, около 84% - в сосудах большого круга кровообращения и около 7% - в полостях сердца.

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимфатическая система, осуществляющая дренаж, по которому тканевая жидкость оттекает в кровеносное русло, состоит из разветвленных в органах и тканях лимфатических капилляров (лимфокапилляров), лимфокапиллярных сетей, лимфатических сосудов, стволов и протоков. По пути следования лимфатических сосудов лежат лимфатические узлы, относящиеся к органам иммунной системы. Тканевая жидкость (жидкость в межклеточных пространствах различных тканей) образуется в результате фильтрации из капилляров. Она содержит воду, вещества, поступающие из крови, и продукты обмена. Лимфа (*грек.* *lymphe* - чистая вода) образуется из тканевой жидкости. В норме у взрослого человека за сутки вырабатывается около 2 л лимфы, в которой содержится около 20 г/л белка и огромное количество лимфоцитов. Движение лимфы осуществляется благодаря мышечным сокращениям; в тех лимфатических сосудах, где имеются гладкие миоциты, лимфа движется благодаря их сокращениям. Клапаны препятствуют обратному току лимфы.

Лимфатические капилляры, которые выполняют функцию всасывания из тканей коллоидных растворов белков, осуществляют вместе с венами дренаж тканей - всасывание воды и растворенных в ней кристаллоидов, а также удаляют из тканей инородные частицы (обломки разрушенных клеток, микробные тела). Капилляры образуют лимфокапиллярные сети. По лимфатическим сосудам лимфа из капилляров течет к региональным лимфатическим узлам и крупным коллекторным лимфатическим стволам. По крупным лимфатическим коллекторам - к стволам (яремные, кишечные, бронхосредостенные, подключичные, поясничные) и протокам (грудной, правый лимфатический), по которым лимфа оттекает в вены. Стволы и протоки впадают в венозный угол справа и слева, образованный слиянием внутренней яремной и подключичной вен, или в одну из этих вен у места соединения их друг с другом. Лежащие по пути тока лимфы лимфатические узлы

выполняют барьерно-фильтрационную, лимфоцитопоэтическую, иммунопоэтическую функции.

Лимфа образуется из тканевой жидкости, в ней содержится около 20 г/л белка. За сутки у взрослого человека образуется около 2 л лимфы. Скорость тока лимфы мала, однако она возрастает в 10-15 раз при физической нагрузке, так как именно мышечные сокращения в основном способствуют движению лимфы.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие круги кровообращения вы знаете? Охарактеризуйте их.
2. Перечислите кровеносные сосуды малого круга кровообращения.
3. Назовите основные части аорты и отходящие от них ветви.
4. Какие органы кровоснабжают наружная и внутренняя сонные артерии?
5. Назовите основные артерии, кровоснабжающие верхнюю и нижнюю конечности.
6. Назовите основные вены большого круга кровообращения и области, из которых они собирают кровь.
7. От каких органов оттекает кровь в воротную вену?
8. Что такое артериальное давление? Назовите его составляющие и величину каждой из них.
9. Назовите основные структуры лимфатической системы.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Иммунитет (*лат.* шшшпйав - освобождение от чего-либо) - защита организма от генетически чужеродных организмов и веществ, к которым относятся микроорганизмы, вирусы, черви, различные белки, клетки, в том числе и измененные собственные. При этом особенно важно, что иммунная система уничтожает и свои собственные клетки, которые изменились генетически. А это происходит постоянно. Известно, что при клеточном делении, которое постоянно происходит в организме человека, одна из миллиона образовавшихся клеток мутантная, т. е. генетически чужеродна. В организме человека благодаря мутациям в каждый конкретный момент должно быть около 10-20 млн генетически чужеродных клеток. Их совместное неправильное функционирование должно было бы быстро привести к гибели организма. Почему же этого не происходит? Ответ на этот вопрос дали лауреаты Нобелевской премии П. Медавар и Ф. Бернет. П. Медавар доказал, что механизмы иммунитета удивительно точны. Они способны отличить чужеродную клетку, содержащую всего один нуклеотид, отличающийся от генома собственного организма. Ф. Бернет постулировал положение (названное «аксиомой Бернета»), что центральным биологическим механизмом иммунитета является распознавание своего и чужого.

Основоположниками иммунологии - науки об иммунитете являются Луи Пастер, Илья Мечников и Пауль Эрлих. В 1881 г. Л. Пастер разработал принципы создания вакцин из ослабленных микроорганизмов с целью предупреждения развития инфекционных заболеваний. И. Мечников создал клеточную (фагоцитарную) теорию иммунитета. П. Эрлих открыл антитела и создал гуморальную теорию иммунитета, установив, что антитела передаются ребенку с грудным молоком,

создавая пассивный иммунитет. Эрлих разработал метод изготовления дифтерийного антитоксина, благодаря чему были спасены миллионы детских жизней. В 1908 г. И. Мечников и П. Эрлих были удостоены Нобелевской премии за работы по теории иммунитета.

Выше мы писали об открытии в 1900 г. групп крови К. Ландштейнером. Он первым доказал наличие иммунологических различий индивидуумов в пределах одного вида. Известно, что организм отторгает пересаженные чужеродные ткани. В 40-х гг. XX в. было доказано, что этот процесс опосредован иммунологическими механизмами. Однако отторжение происходит не сразу и зависит от другого феномена - **иммунологической толерантности**, открытой в 1953 г. одновременно и независимо друг от друга **П. Медавара** и **М. Гашеком**. Изучая совместно с хирургами методы пересадки кожи при лечении глубоких ожогов, П. Медавар доказал, «что механизм, с помощью которого элиминируется чужая кожа, принадлежит к общей категории активно приобретенных иммунных реакций». **Иммунологическая толерантность** (лат. *olegapia - терпение) это **распознавание и специфическая терпимость** (напомним, что механизмы иммунитета, распознавая чужеродное, нетерпимы к нему).

Органы кроветворения и иммунной системы тесно связаны между собой общностью происхождения, строения и функции. **Лимфоцит является основной структурной и функциональной единицей иммунной системы.** Одно из важнейших достижений в области иммунологии - открытие двух независимых популяций лимфоцитов: тимусзависимых (Т-лимфоцитов) и независимых от тимуса (В-лимфоцитов), которые функционируют совместно.

Родоначальницей всех клеток крови и иммунной (лимфоидной) системы считают полипотентную стволовую клетку костного мозга, которая не является окончательно дифференцированной, т. е. не способна выполнять определенную специализированную функцию. Стволовые клетки костного мозга обладают способностью делиться до 100 раз. При делении одна из дочерних клеток остается стволовой, другая дифференцируется. Однако стволовые клетки дифференцируются лишь в определенном направлении и передают свои признаки следующим клеточным поколениям. Иными словами, детерминация обусловлена генетически. В костном мозге, в

его кроветворной (миелоидной) ткани, из стволовых клет* образуются клетки-предшественницы, из которых путем деления и дифференцировки по трем направлениям образуются в конечном итоге форменные элементы, поступающие в кровь: эритроциты, лейкоциты, тромбоциты.

Кроветворение у человека начинается в конце второй - начале третьей недели эмбриогенеза в стенке желточного мешка (эмбриональный гемопоэз), где впервые появляются кровяные островки. Начиная с 7-8 недели эмбрионального развития кроветворение продолжается в печени. Из стволовых клеток, поступивших в печень вне сосудов (экстравакулярно) образуются клетки крови. Кроветворение в печени продолжается до конца внутриутробного периода. В эмбриональном периоде в течение короткого времени кроветворение происходит также в селезенке и лимфатических узлах.

Кроветворение в костном мозге, который закладывается на втором месяце эмбрионального развития, начинается на 12-й неделе эмбриогенеза и продолжается в течение всей жизни человека. Из стволовых клеток экстравакулярно развиваются клетки крови - эритроциты (эритропоэз) гранулоциты (гранулоцитопоэз) и тромбоциты (тромбоцитопоэз). Здесь же из стволовых клеток формируются моноциты относящиеся к макрофагальной системе (моноцитопоэз) и клетки иммунной системы - В-лимфоциты (лимфоцитопоэз). Стволовые клетки выселяются также из костного мозга в тимус, где они дифференцируются в Т-лимфоциты. *Кроветворным органом у человека после его рождения является только костный мозг.*

Иммунная система объединяет органы и ткани, обеспечивающие защиту организма от генетически чужеродных клеток или веществ, поступающих извне или образующихся в организме. К органам иммунной системы (лимфоидным органам), по современным данным, относятся все органы которые участвуют в образовании клеток, осуществляющих защитные реакции организма: лимфоцитов, плазматических клеток. Иммунные органы построены из лимфоидной ткани которая представляет собой ретикулярную строму и расположенные в ее петлях клетки лимфоидного ряда: лимфоциты различной степени зрелости, молодые и зрелые плазматические клетки, а также макрофаги и другие клеточные элементы

К органам иммунной системы относят: костный мозг, тимус, скопления лимфоидной ткани, расположенные в стенках полых органов пищеварительной, дыхательной систем и мочеполового аппарата (миндалины, лимфоидные (пейеровы) бляшки тонкой кишки, одиночные лимфоидные узелки в слизистых оболочках внутренних органов), лимфатические узлы, селезенку (рис. 145). Костный мозг и тимус, в которых из стволовых клеток дифференцируются лимфоциты, относятся к центральным органам иммунной системы, остальные являются периферическими органами иммуногенеза - в эти органы лимфоциты выселяются из центральных органов иммуногенеза. Центральные органы иммунной системы расположены в хорошо защищенных от внешних воздействий местах. Периферические органы иммунной системы расположены на путях возможного внедрения в организм генетически чужеродных веществ или на путях следования таких веществ, образовавшихся в самом организме.

Стволовые клетки, поступающие из костного мозга в кровь, уже на 7-8-й неделе эмбрионального развития заселяют тимус, где осуществляется дифференцировка Т-лимфоцитов (тимусзависимых). В-лимфоциты (бурозависимые, не зависящие в своей дифференцировке от тимуса) развиваются из стволовых клеток в самом костном мозге, который в настоящее время рассматривается у человека в качестве аналога бурсы (сумки) Фабрициуса (клеточного скопления в стенке клоачного отдела кишки у птиц). Обе эти популяции лимфоцитов (Т- и В-лимфоциты) с током крови поступают из тимуса и костного мозга в периферические органы иммунной системы. Следует подчеркнуть, что все лимфоциты возникают из полипотентных стволовых кроветворных клеток.

Органы иммунной системы вырабатывают иммунокомпонентные клетки, в первую очередь лимфоциты, а также плазматические клетки (плазматические клетки), включают их в иммунный процесс, распознают и уничтожают проникшие в организм или образовавшиеся в нем клетки и другие чужеродные вещества, «несущие на себе признаки генетически чужеродной информации» (Р. В. Петров). Антигены *{греч. гхЛл.* - приставка, обозначающая противоположность, депоз - род, происхождение) - это вещества, которые несут признаки генетической чужеродности. При их введении в организм развиваются специфические иммунологические реакции, в нем

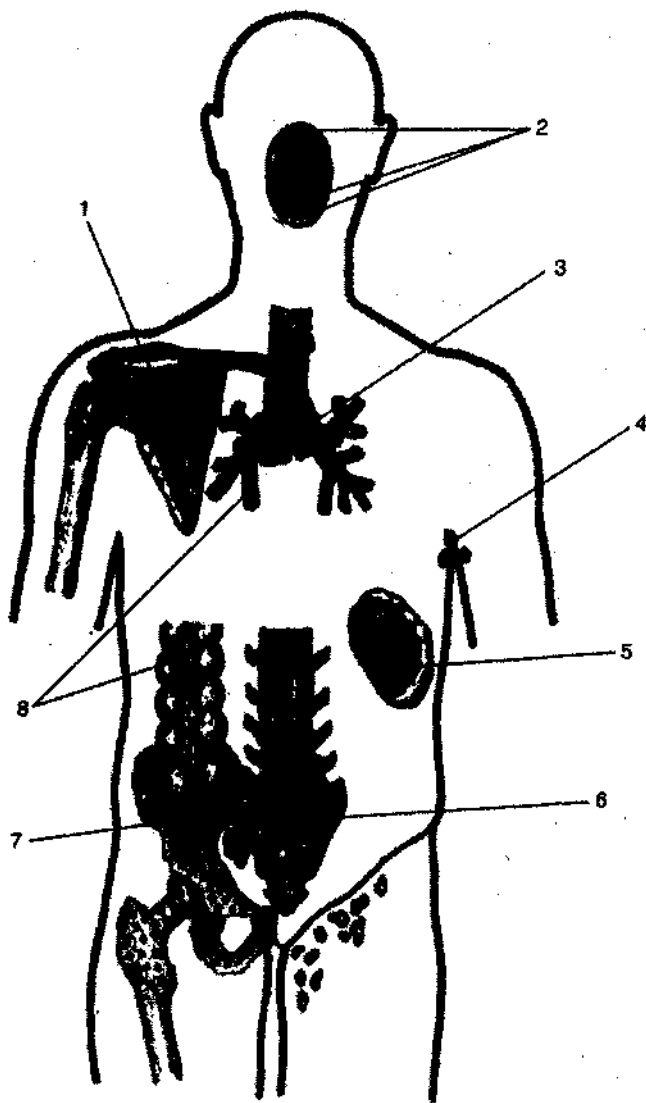


Рис. 145. Схема расположения центральных и периферических органов иммунной системы у человека:

1 – костный мозг, 2 – миндалины лимфоидного глоточного кольца, 3 – тимус,
 4 – лимфатические узлы (подмышечные), 5 – селезенка, 6 – лимфоидная (пейерова)
 бляшка, 7 – аппендикс, 8 – лимфоидные узелки

образуются нейтрализующие их защитные вещества - антитела, являющиеся иммуноглобулинами (*гуморальный иммунитет*), или специфически реагирующие лимфоциты (*клеточный иммунитет*). Т-лимфоциты обеспечивают осуществление клеточного (в основном) и гуморального иммунитета; они уничтожают чужеродные, а также собственные измененные или погибшие клетки. В-лимфоциты выполняют функции гуморального иммунитета. Производные В-лимфоцитов - плазматические клетки - синтезируют и выделяют в кровь и в секреты желез антитела, которые способны вступать в соединение с соответствующими антигенами и нейтрализовать их. Антитела связываются с антигенами, что дает возможность поглощать их фагоцитами. Антитела специфичны. Известно, что после некоторых инфекционных заболеваний, например дифтерии, человек не болеет повторно. У него возникает активный иммунитет. Но если перелить ребенку, не болевшему дифтерией, сыворотку крови человека, переболевшего ею, то первый становится невосприимчивым к дифтерии, т. е. у него возникает пассивный иммунитет.

Большинство из имеющихся в организме лимфоцитов являются рециркулирующими (многократно циркулирующими) между различными средами обитания: органы иммунной системы, где эти клетки образуются, лимфатические сосуды, кровь, вновь органы иммунной системы и т. д. При этом считают, что в костный мозг и тимус лимфоциты повторно не попадают. Общая масса лимфоцитов в теле взрослого человека равна примерно 1500 г ($6 + 10^{12}$ клеток). У новорожденного общая масса лимфоцитов в среднем составляет 150 г.

Большинство циркулирующих лимфоцитов - это малые лимфоциты диаметром около 8 мкм. Именно малый лимфоцит является главной иммунокомпетентной клеткой. Основное свойство клеток иммунной системы - их способность взаимодействовать с огромным количеством антигенов. В настоящее время общепринята точка зрения, согласно которой каждый В-лимфоцит программируется в кроветворной миелоидной ткани, а каждый Т-лимфоцит - в корковом веществе тимуса. В процессе программирования на плазмалемме появляются белки-рецепторы, комплементарные определенному антигену. Связывание данного антигена с рецептором вызывает каскад реакций, которые приводят к пролиферации данной клетки и образованию множества потомков, реагирующих только с данным антигеном.

Одним из важнейших свойств иммунной системы является иммунологическая память. В результате первой встречи программированного лимфоцита с определенным антигеном образуются две категории клеток: эффекторные, которые медленно выполняют специфическую функцию - секретируют антитела или реализуют клеточные реакции, и клетки памяти, которые циркулируют длительное время. При повторном поступлении данного антигена они быстро превращаются в лимфоциты-эффекторы, которые вступают в реакцию с антигеном. При каждом делении запрограммированного лимфоцита после его встречи с антигеном количество клеток памяти увеличивается.

В результате реакции с антигеном *T-лимфоциты* активируются, увеличиваются, делятся. Каждая из дочерних клеток дифференцируется в определенную субпопуляцию. Различают пять субпопуляций T-лимфоцитов, каждая из которых обуславливает определенный ответ. T-клетки - киллеры (*англ. To kill* - убивать), при встрече со специфической чужеродной клеткой вызывают ее гибель. T-супрессоры подавляют иммунный ответ B-лимфоцитов и других T-лимфоцитов на антигены. *B-лимфоциты* являются предшественниками плазматических клеток, синтезирующих и секретирующих антитела. Однако для осуществления ответа B-лимфоцитов на антиген необходима их кооперация с T-клетками - хелперами (*англ. To help* - помогать), которые выделяют T-хелперный фактор. B-лимфоцит активируется лишь при наличии T-хелперного фактора. Иными словами, для осуществления иммунного ответа совершенно необходима кооперация T- и B-лимфоцитов. Однако для реализации иммунного ответа недостаточно лишь T- и B-лимфоцитов. Согласно современной трехклеточной схеме кооперации образование антител осуществляется благодаря совместной функции макрофага, E- и B-лимфоцитов. При этом макрофаг передает антиген B-лимфоциту, но лишь после воздействия T-хелперного фактора лимфоцит начинает размножаться и дифференцироваться в плазматическую клетку.

Один B-лимфоцит производит сотни плазматических клеток. Плазматические клетки - это микроскопические фабрики, каждая из которых вырабатывает огромное количество антител, готовых сразиться со строго определенным антигеном. Антитела — это иммуноглобулины (&•) Известно пять



Красный костный мозг состоит из стромы и кроветворных клеток на разных стадиях развития. В нем содержатся стволовые кроветворные клетки - предшественники всех клеток крови и лимфоцитов. Ретикулярная ткань в виде ретикулярных клеток и волокон образует трехмерный каркас костного мозга. В его петлях находятся молодые и зрелые клетки крови, макрофаги, тучные и другие клетки. Костный мозг располагается в виде шнуров цилиндрической формы вокруг артериол. Шнуры отделены друг от друга синусоидными капиллярами, стенки которых образованы эндотелиальными клетками, лежащими на тонкой базальной мембране. Созревшие клетки крови проникают в просветы синусоидов через временные миграционные поры, образующиеся в цитоплазме эндотелиальных клеток только в момент прохождения клеток.

У новорожденного ребенка красный костный мозг занимает все костномозговые полости. Жировые клетки в красном костном мозге впервые появляются после рождения (1-6 месяцев). После 4-5 лет красный костный мозг в диафизах трубчатых костей постепенно начинает замещаться желтым костным мозгом. К 20-25 годам *желтый костный мозг* полностью заполняет костномозговые полости диафизов трубчатых костей. Желтый костный мозг представлен в основном жировой тканью, которая заместила ретикулярную. Что касается костномозговых полостей плоских костей, то в них жировые клетки составляют до 50% объема костного мозга. В старческом возрасте костный мозг приобретает слизеподобную консистенцию (желатиновый костный мозг).

ТИМУС

Тимус является центральным органом иммунной системы, в котором из кроветворных стволовых клеток созревают и дифференцируются Т-лимфоциты, ответственные за реакции клеточного и гуморального иммунитета. Поступающие в вилочковую железу из костного мозга с током крови стволовые клетки, пройдя ряд промежуточных стадий, превращаются в конечном итоге в Т-лимфоциты. В дальнейшем Т-лимфоциты поступают в кровь и лимфу, покидают с их током тимус и заселяют тимус-зависимые зоны периферических органов иммунной системы (селезенки, лимфатических узлов). Тимус секретирует также вещества, влияющие на дифференцировку Т-лимфоцитов.

Тимус, располагающийся за Грудinou в передней части верхнего средостения, состоит из двух вытянутых в длину асимметричных по величине долей - правой и левой, сросшихся друг с другом в средней их части или тесно соприкасающихся на уровне их середины. Тимус достигает максимальных размеров к периоду полового созревания. Его масса в 10-15 лет составляет в среднем 37,5 г. После 16 лет масса тимуса постепенно уменьшается и в 16-20 лет равняется в среднем 25,5 г, а в 21-35 лет - 22,3 г (Л. К. Желобов). Лимфоидная ткань тимуса не исчезает полностью даже в старческом возрасте. Она сохраняется, но в значительно меньшем количестве, чем в детском и подростковом возрасте. Масса тимуса в 50-90 лет равна 13,4 г. В паренхиме тимуса рано появляется жировая ткань. Если у новорожденного соединительная ткань составляет только 7% массы - тимуса, то в 20 лет доля соединительной и жировой ткани достигает 40%, а у лиц старше 50 лет - до 90%.

Паренхима тимуса состоит из более темного, расположенного по периферии долек *коркового вещества* и более светлого мозгового, занимающего центральную часть долек. С возрастом зона коркового вещества становится тоньше, преобладающим постепенно становится мозговое вещество. Строма тимуса представлена сетью ретикулярных клеток и ретикулярных волокон, а также звездчатой формы эпителиоретикулоцитов, соединяющихся между собой с помощью отростков. В петлях этой сети находятся лимфоциты тимуса (timoциты), а также небольшое количество плазматических клеток, макрофагов, гранулоцитов. В корковом веществе лимфоциты лежат более плотно, чем в мозговом. Характерным для *мозгового вещества* является наличие в нем слоистых телец тимуса (тельца Гас-саля), плотных, образованных концентрически лежащими, измененными, сильно уплощенными эпителиальными клетками. После 30-50 лет редко встречаются мелкие тельца.

ЛИМФОИДНАЯ ТКАНЬ СТЕНОК ОРГАНОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ И ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМ

Миндалины - небная и трубная (парные), язычная и глоточная (непарные), расположенные в области зева, корня языка и носовой части глотки, образуют защитное кольцо в области глотки. Они представляют собой скопления диффузной лимфоидной

ткани, содержащие небольшие плотные - лимфоидные - узелки (фолликулы), расположенные в собственной пластинке слизистой оболочки.

Язычная миндалина залегает в собственной пластинке слизистой оболочки корня языка в виде скопления лимфоидной ткани. Она достигает наиболее крупных размеров к 14-20 годам и состоит из 80-90 лимфоидных узелков (фолликулов), число которых наиболее велико в детском, подростковом и юношеском возрасте. Основными клеточными элементами узелков являются лимфоциты (до 95-98%).

Парная *нёбная миндалина* неправильной овоидной формы располагается в миндаликовой ямке (бухте), которая представляет собой углубление между нёбно-язычной и нёбно-глоточной дужками. В собственной пластинке слизистой оболочки миндалины располагаются округлые лимфоидные узелки. Наибольшее количество их наблюдается в возрасте от 2 до 16 лет. К 8-13 годам миндалины достигают наибольших размеров, которые сохраняются примерно до 30 лет. Разрастание соединительной ткани внутри нёбной миндалины особенно интенсивно происходит после 25-30 лет наряду с уменьшением количества лимфоидной ткани. После 40 лет в лимфоидной ткани редко встречаются мелкие лимфоидные узелки.

Непарная *глоточная миндалина* располагается в области свода и отчасти задней стенки глотки, между отверстиями правой и левой слуховых труб. В этом месте имеется 4-6 поперечно и косо ориентированных, разделенных бороздами толстых складок слизистой оболочки, внутри которых находится лимфоидная ткань глоточной миндалины. Глоточная миндалина достигает наибольших размеров в 8-20 лет, после 30 лет величина ее постепенно уменьшается.

Парная *трубная миндалина* находится в области трубного валика, ограничивающего сзади глоточное отверстие слуховой трубы. Миндалины представляют собой скопление лимфоидной ткани в собственной пластинке слизистой оболочки, содержащее единичные округлые лимфоидные узелки. Трубная миндалина достигает наибольшего развития в возрасте 4-7 лет. Возрастная инволюция ее начинается в подростковом и юношеском возрасте.

В толще слизистой оболочки и подслизистой основы органов пищеварительной системы (глотки и пищевода, желудка, тонкой и толстой кишки, желчного пузыря), а также ор-

ганов дыхания (гортани, трахеи, крупных бронхов) имеются *одиночные лимфоидные узелки*. Они располагаются как сторожевые посты, на протяжении всей длины указанных органов, на различном расстоянии друг от друга и на различной глубине.

Групповые лимфоидные узелки червеобразного отростка (аппендикса) в период их максимального развития (после рождения и до 16-17 лет) располагаются в слизистой оболочке и в подслизистой основе на всем его протяжении. Групповые узелки состоят из одиночных узелков, общее количество которых в стенке аппендикса у детей и подростков достигает 450-550 штук. После 30-40 лет число узелков заметно уменьшается. У людей старше 60 лет лимфоидные узелки в стенке червеобразного отростка встречаются редко.

Групповые (обобщенные) лимфоидные узелки, или - как их называли ранее - пейеровы бляшки, располагающиеся главным образом в стенке подвздошной кишки, имеют вид плоских образований преимущественно овальной или круглой формы, чуть-чуть выступающих в просвет кишки. Количество их в детском возрасте достигает 50, в 16-17 лет составляет 33-37. После 40 лет оно не превышает 20, а после 60 лет - 16. Групповые лимфоидные узелки построены из одиночных узелков, между которыми располагаются тонкие пучки соединительнотканых волокон.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы являются органами иммунной системы, лежащими на пути следования лимфы от органов и тканей к лимфатическим протокам и лимфатическим стволам. К выпуклой стороне каждого лимфатического узла подходит 4-6 и более приносящих лимфатических сосудов. После прохождения через лимфатический узел лимфа выходит из него через 2-4 выносящих лимфатических сосуда, которые направляются или к следующему лимфатическому узлу этой же или соседней группы узлов, или к крупному коллекторному сосуду - протоку или стволу. Лимфатические узлы располагаются группами, состоящими из двух узлов и более. К одним узлам лимфа поступает по лимфатическим сосудам непосредственно от органов и тканей. К другим лимфа следует после прохождения ее через один из предыдущих узлов.

Величина лимфатических узлов колеблется от 0,5-1 и^г до 7,5 см. Они имеют овальную, округлую или бобовидную, форму. Реже встречаются узлы лентовидной и сегментарной формы. Каждый лимфатический узел покрыт соединительнотканной капсулой, от которой внутрь узла отходят ответвления соединительной ткани различной длины - капсулярные трабекулы (перекладки). В том месте, где из лимфатического узла выходят выносящие лимфатические сосуды, узел имеет небольшое вдавление - ворота, от которого в паренхиме лимфатического узла отходят воротные (хиларные) трабекулы.

Внутри лимфатического узла между трабекулами находится строма, содержащая ретикулярные волокна и ретикулярные клетки, образующие трехмерную сеть, в петлях которой располагаются клеточные элементы лимфоидного ряда. В паренхиме различают корковое и мозговое вещество. Корковое вещество занимает периферические отделы узла, более светлое мозговое вещество лежит ближе к воротам узла в его центральной части. В *корковом веществе* располагаются лимфоидные узелки округлой формы диаметром 0,5-1 мм, представляющие собой скопления лимфоидных клеток, главным образом В-лимфоцитов. Вокруг лимфоидных узелков располагается диффузная лимфоидная ткань. Внутри от узелков, непосредственно на границе с мозговым веществом, находится полоса лимфоидной ткани, получившая название тимусзависимой паракортикальной зоны (околокорковое вещество), содержащей преимущественно Т-лимфоциты.

Паренхима *мозгового вещества* представлена мякотными тяжами, которые соединяются друг с другом, образуя сложные переплетения. Между мякотными тяжами располагаются мозговые промежуточные синусы. Мякотные тяжи являются зоной скопления В-лимфоцитов (как и лимфоидные узелки); здесь находятся также плазматические клетки, макрофаги. Паренхима лимфатического узла пронизана густой сетью каналов - лимфатическими синусами, по которым поступающая в узел лимфа течет от подкапсульного (краевого) синуса к воротному. Непосредственно под капсулой узла, между капсулой и паренхимой, находится подкапсульный (краевой) синус. В него впадают приносящие лимфатические сосуды, несущие лимфу или от органа, для которого этот узел является регионарным, или от предыдущего лимфатического узла. От

подкапсульного синуса в паренхиму узла вдоль капсульных трабекул уходят промежуточные синусы коркового и мозгового вещества. Последние достигают ворот лимфатического узла и впадают в воротный синус, из которого берут начало выносящие лимфатические сосуды. В воротный синус впадает также подкапсульный (краевой) синус, охватывающий паренхиму органа по периферии и заканчивающийся в области ворот узла.

Слой клеток, образующих стенки синусов, обращенные к лимфоидной ткани, прерывист, через них легко могут проникать из коркового и мозгового вещества в лимфу и в обратном направлении лимфоциты, макрофаги и другие активно передвигающиеся клетки. В просвете синусов имеется мелкопетлистая сеть, образованная ретикулярными волокнами и клетками*. В петлях этой сети могут задерживаться поступающие в лимфатический узел вместе с лимфой инородные частицы (угольная, табачная пыль), микроорганизмы, опухолевые клетки. Частицы пыли переносятся макрофагами в паренхиму узла и там откладываются; остатки разрушающихся клеток, попавшие в ток лимфы, уничтожаются; опухолевые клетки могут дать начало в лимфатическом узле вторичной опухоли (метастазу).

СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка находится на пути тока крови к печени. Она располагается в брюшной полости, в левом подреберье, на уровне между IX-XI ребрами. Масса селезенки у взрослого мужчины составляет 192 г, у женщины - 153. Селезенка выполняет многочисленные функции. Во внутриутробном периоде в ней образуются эритроциты и лимфоциты. После рождения селезенка не является кроветворным органом, лишь при некоторых патологических состояниях в ней происходит кроветворение. В селезенке осуществляются важные иммунологические реакции. Антигены, циркулирующие в крови, попадают в паренхиму селезенки, активируют лимфоциты, способствуя их превращению в плазматические клетки, продуцирующие антитела. Макрофаги селезенки фагоцитируют форменные элементы крови, и в первую очередь эритроциты. При переваривании эритроцитов освобождающееся из гемоглобина железо всасывается в кровь

ИСПОЛЬЗУЕТСЯ В КЛЕТКАХ МОЗГА. ЧАСТЬ РАЗРУШЕННОГО ГЕМОГЛОБИНА ПРЕВРАЩАЕТСЯ МАКРОФАГАМИ В БИЛИРУБИН. В СЕЛЕНИИ КРОВИ ВКЛЮЧЕНЫ

Строма селезенки образована ретикулярной тканью, в которой расположены клетки крови, образующие паренхиму селезенки - ее пульпу. Различают белую и красную пульпу. Белая пульпа представляет собой типичную лимфоидную ткань, из которой состоят лимфоидные узелки (фолликулы селезенки и лимфатические периартериальные влагалища) располагающиеся внутри красной пульпы, которые в виде муфт окружают пульпарные артерии или начальные отделы артерий.

Редкую ретикулярную ткань, густо заполненную лимфоцитами. Красная пульпа занимает примерно 75-85% всей массы селезенки. В петлях ретикулярной ткани красной пульпы расположены лимфоциты, зернистые и незернистые лейкоциты, макрофаги, эритроциты, в том числе распадающиеся, и другие клетки. Образованные этими клетками селезеночные тяжи залегают между венозными синусами.

НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ СОПРОТИВЛЯЕМОСТЬ ОРГАНИЗМА

Наряду с иммунитетом организм человека обладает неспецифической сопротивляемостью, которая зависит от многочисленных факторов» К ним относится непроницаемость здоровой кожи и слизистых оболочек для микроорганизмов; непроницаемость гисто-гематических барьеров; наличие бактерицидных веществ в биологических жидкостях организма (слюна, слеза, спинномозговая жидкость, кровь); выделение вирусов почками; фагоцитарная система (макрофаги и микрофаги - нейтрофильные гранулоциты); гидролитические ферменты; интерферон; лимфокины; система комплемента и др. Неспецифические защитные факторы обеззараживают даже вещества, с которыми организм ранее не встречался. Специфические - начинают действовать после первичного контакта с антигеном.

Система комплемента - это группа белков, которые циркулируют в крови. В обычных условиях они неактивны, при активации они участвуют в защитных реакциях. Факторы комплемента ($C_1, C_2, C_3 \dots C_9$) функционируют координированно. Один из белков-компонентов присоединяется к бактерии, затем к нему присоединяется второй, ко второму третий и т. д. Затем они нарушают целостность клеточной стенки бактерии, в результате чего она погибает. Комплемент связывается с комплексом антиген-антитело, в результате чего антитела осуществляют свое разрушающее действие (гемолитическое, бактериолитическое, цитотоксическое). Кроме того, факторы комплемента могут разрушать молекулярную структуру антигенов, изменять их поверхность, так что они склеиваются между собой. Комплемент стимулирует приток нейтрофилов и макрофагов в очаг поражения. Фагоциты (нейтрофилы и Макрофа-

ги) пожирают инородные объекты, первые от 6 до 20, вторые - до 100. Кроме того, макрофаги уничтожают и мертвых нейтрофилов.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие функции выполняет иммунная система?
2. Что такое антиген и антитело?
3. Какие образования относят к центральным органам иммунной системы, какие - к периферическим? Почему?
4. Какие популяции лимфоцитов выделяют в иммунной системе?
5. Перечислите закономерности строения органов иммунной системы.
6. Какие морфологические признаки являются общими для всех периферических органов иммунной системы?
7. В стенках каких органов располагаются лимфоидные узелки? Как они устроены?
8. Как устроены миндалины ?
9. Какие факторы обуславливают неспецифическую сопротивляемость организма?

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

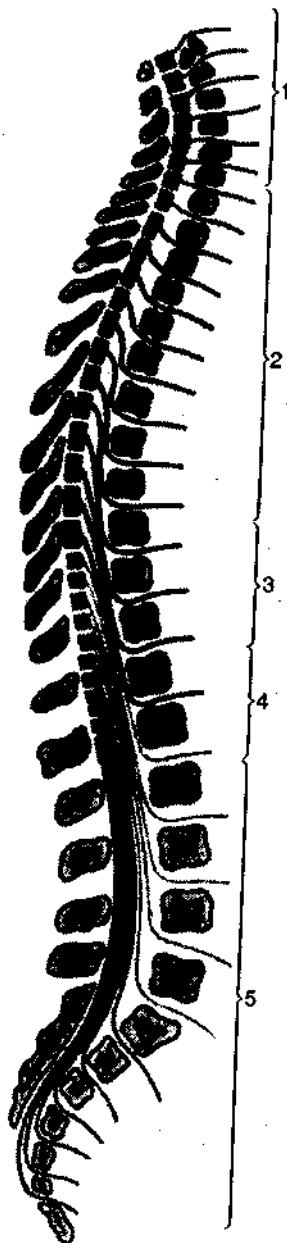
Нервная система обеспечивает интеграцию всех частей организма в единое целое, осуществляет умственную деятельность, связь организма с внешней средой (ощущения), управляет движениями, регулирует все функции, включая человеческую сексуальность и репродукцию (продолжение рода). Нервная система человека, в отличие от нервной системы вышших животных, богата уникальными структурами и связями, которые являются морфофизиологическими субстратами мышления, творчества, членораздельной речи, трудовой деятельности. *Все функции, включая умственную деятельность, осуществляют группы нервных клеток, связанных между собой многочисленными синапсами.* Напомним, что структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон. Основная его функция - получение, переработка, проведение и передача информации.

Нервную систему человека подразделяют на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относят спинной и головной мозг, к периферической - отходящие от них парные спинномозговые и черепные нервы с корешками, их ветви, нервные окончания и ганглии (нервные узлы, образованные телами нейронов).

Существует еще одна классификация, согласно которой единую нервную систему также условно подразделяют на две части: соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). Первая иннервирует главным образом тело (кости, скелетные мышцы, кожу) и обеспечивает связь организма с внешней средой. Вегетативная (автономная) нервная система иннервирует все внутренности, железы (в том числе и эндокринные), гладкие мышцы органов и кожи, сосуды и сердце, а также обеспечивает обменные процессы во всех органах и тканях.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА (ЦНС)

СПИННОЙ МОЗГ



Спинальный мозг, расположенный в позвоночном канале, разделен на две половины. На его боковых поверхностях симметрично входят задние (афферентные) и выходят передние (эфферентные) корешки спинномозговых нервов. Участок спинного мозга, соответствующий каждой паре корешков, называется *сегментом*. В пределах спинного мозга выделяют сегменты шейные (I–VIII), грудные (I–XII), поясничные (I–V), крестцовые (I–V) и копчиковые (I–III). Длина спинного мозга в среднем 45 см у мужчин и 41–42 у женщин, масса 34–38 г (рис. 146).

На поперечном разрезе спинного мозга видно расположенное внутри серое вещество и окружающее его со всех сторон белое (рис. 147).

Серое вещество образовано телами нервных клеток, которых в спинном мозге насчитывают около 13 млн, началом их отростков, клетками глии. Клетки, имеющие одинаковое строение и выполняющие одинаковые функции, образуют ядра серого вещества. В сером веществе различают передние, задние, а в грудном (от I

Рис. 146. Топография сегментов спинного мозга:

- 1 – шейные сегменты ($C_1 - C_{VIII}$), 2 – грудные сегменты ($Th_1 - Th_{XII}$), 3 – поясничные сегменты ($L_1 - L_5$), 4 – крестцовые сегменты ($S_1 - S_5$), 5 – копчиковые сегменты ($Co_1 - Co_{III}$)

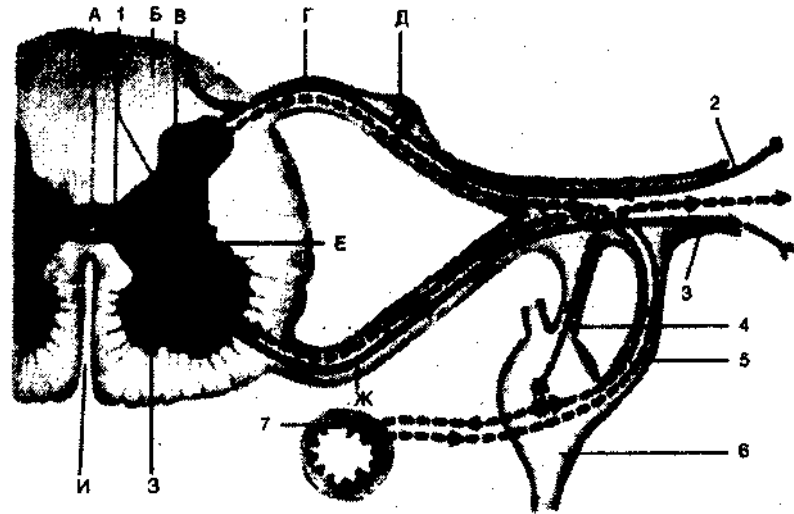


Рис. 147. Спинальный мозг (поперечный разрез) и рефлекторная дуга:

А - задняя срединная борозда, Б - белое вещество, В - задний рог, Г - задний корешок, Д - спинномозговой узел, Е - боковой рог, Ж - передний корешок, З - передний рог, И - передняя срединная щель; 1 - вставочный нейрон, 2 - афферентное нервное волокно, 3 - эфферентное нервное волокно, 4 - серая ветвь, 5 - белая ветвь, 6 - узел симпатического ствола, 7 - нервно-секреторное окончание

грудного до П-Щ поясничного сегментов) и боковые столбы. На поперечном разрезе видны одноименные рога. В передних столбах (передних рогах) серого вещества залегают двигательные нейроны, образующие *ядра*, являющиеся *двигательными соматическими центрами*. Их аксоны выходят в составе передних корешков, а затем спинномозговых нервов и направляются на периферию, иннервируя скелетные мышцы. В задних - залегают ядра, образованные мелкими вставочными нейронами, к которым в составе задних, или чувствительных, корешков направляются аксоны клеток, расположенных в спинномозговых узлах. Отростки вставочных нейронов осуществляют связь с нервными центрами головного мозга, а также с несколькими соседними сегментами, с нейронами, расположенными в передних рогах своего сегмента, выше и ниже лежащих сегментов, т. е. связывают афферентные нейроны спинномозговых узлов с нейронами передних рогов. В боковых рогах расположены центры симпатической части вегетативной нервной системы.

Белое вещество спинного мозга представлено отростками нервных клеток. Совокупность этих отростков составляет три системы пучков (*тракты*, или *проводящие пути*) спинного мозга: 1) короткие пучки *ассоциативных волокон*, связывающие сегменты спинного мозга, расположенные на различных уровнях; 2) *восходящие (афферентные, чувствительные) пучки*, направляющиеся к центрам большого мозга и мозжечка; 3) *нисходящие (эфферентные, двигательные) пучки*, идущие от головного мозга к клеткам передних рогов спинного мозга.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг располагается в полости мозгового черепа, форма которого определяется формой мозга, некоторыми этническими особенностями, полом и возрастом. Масса мозга взрослого человека около 1500 г (от 1100 до 2000, т. е. диапазон крайних индивидуальных значений очень велик). В свою очередь, это давало и дает основания выдвигать представления о зависимости от массы мозга гениальности; предначертанное™ поведения преступников; об умственном преобладании мужчин над женщинами. Однако это не соответствует действительности. Абсолютная масса мозга не позволяет судить об интеллекте человека. Любопытные цифры приводит М. А. Гремяцкий: масса мозга Тургенева была равна 2012 г, Кромвеля - 2000, Байрона - 2238, Кювье - 1830, Шиллера - 1871, Теккеря - 1294, поэта Уитмена - 1282, врача Деллингера - 1207, Анатоля Франса - 1017 г. Несмотря на то что масса мозга А. Франса была почти в два раза меньше массы мозга И. Тургенева, оба они были гениальными писателями и мыслителями.

Интегративная деятельность головного мозга обеспечивает целенаправленное поведение человека, его умственную деятельность.

Головной мозг подразделяют на три основных отдела: ствол, мозжечок и конечный мозг (полушария большого мозга). *Ствол* - филогенетически самая древняя часть головного мозга - включает продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг. Именно отсюда выходят черепные нервы. Самая развитая, крупная и функционально значимая часть мозга -

это *полушария большого мозга*. Отделы полушарий, образующие его кору (плащ), в филогенетическом отношении наиболее новые. В плане эмбриогенеза в головном мозге выделяют передний мозг, который подразделяют на конечный и промежуточный, средний, задний и продолговатый (рис. 148, 149, 150).

Передний мозг. Конечный мозг, управляющий всей деятельностью организма, состоит из двух полушарий, которые очень хорошо развиты у человека разумного. Масса полушарий составляет около 78% общей массы головного мозга, а площадь поверхности коры полушарий человека достигает около 450 тыс. см², что зависит от наличия большого количества борозд и извилин. Особенного развития у человека достигают лобные доли, их поверхность составляет около 29% всей поверхности коры, а масса - более 50% массы головного

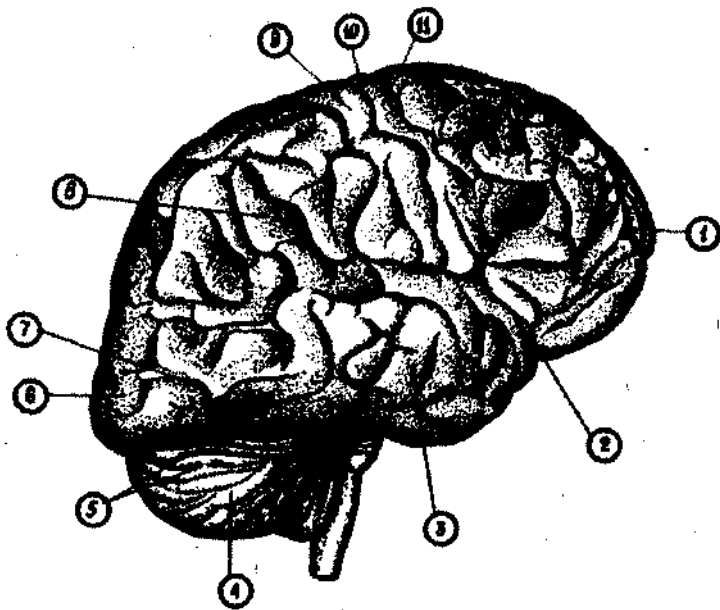


Рис. 148. Головной мозг. Верхне-латеральная поверхность полушария:

- 1 - лобная доля, 2 - латеральная борозда, 3 - височная доля, 4 - листки мозжечка,
 5 - щели мозжечка, 6 - затылочная доля, 7 - теменно-затылочная борозда, 8 - теменная
 доля, 9 - постцентральная извилина, 10 - центральная борозда,
 11 - предцентральная извилина

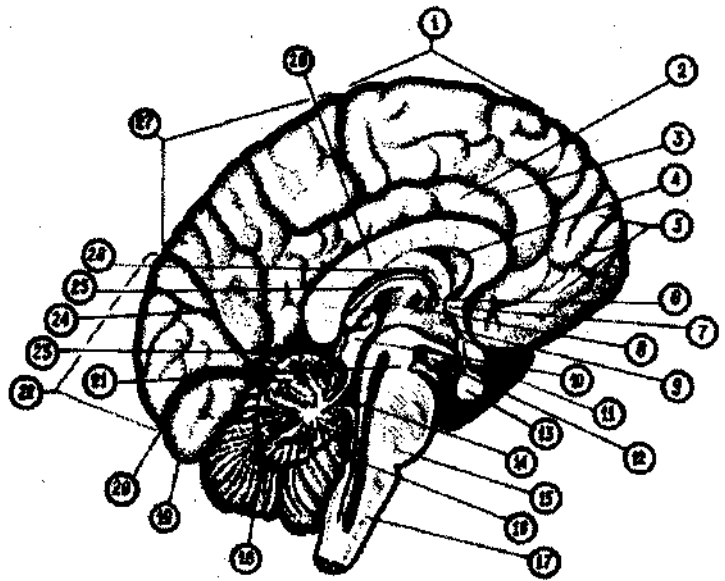


Рис. 149. Головной мозг. Медиальная поверхность полушария:

- 1 – парацентральная долька, 2 – поясная извилина, 3 – поясная борозда, 4 – прозрачная перегородка, 5 – верхняя лобная борозда, 6 – межталамическое сращение, 7 – передняя спайка, 8 – таламус, 9 – гипоталамус, 10 – четверохолмие, 11 – зрительный перекрест, 12 – сосцевидное тело, 13 – гипофиз, 14 – IV желудочек, 15 – мост, 16 – ретикулярная формация, 17 – продолговатый мозг, 18 – червь мозжечка, 19 – затылочная доля, 20 – шпорная борозда, 21 – ножка мозга, 22 – клин, 23 – водопровод среднего мозга, 24 – затылочно-височная борозда, 25 – сосудистое сплетение, 26 – « \cup » - свод, 27 – предклинье, 28 – мозолистое тело

мозга. Полушария большого мозга отделены друг от друга продольной щелью, в глубине которой видно соединяющее их мозолистое тело, образованное белым веществом, т. е. волокнами. Каждое полушарие состоит из пяти долей: *лобной, теменной, височной, затылочной и островковой*. Поперечная щель большого мозга отделяет затылочные доли полушарий от мозжечка. Сзади и книзу от затылочных долей расположены мозжечок и продолговатый мозг, переходящий в спинной

Кора полушарий большого мозга образована серым веществом, которое лежит по периферии (на поверхности) полушария. Толщина коры различных участков полушарий колеблется от 1,3 до 5 мм. Количество нейронов в шестислойной коре у человека достигает 10-14 млрд. Каждый из них свя-

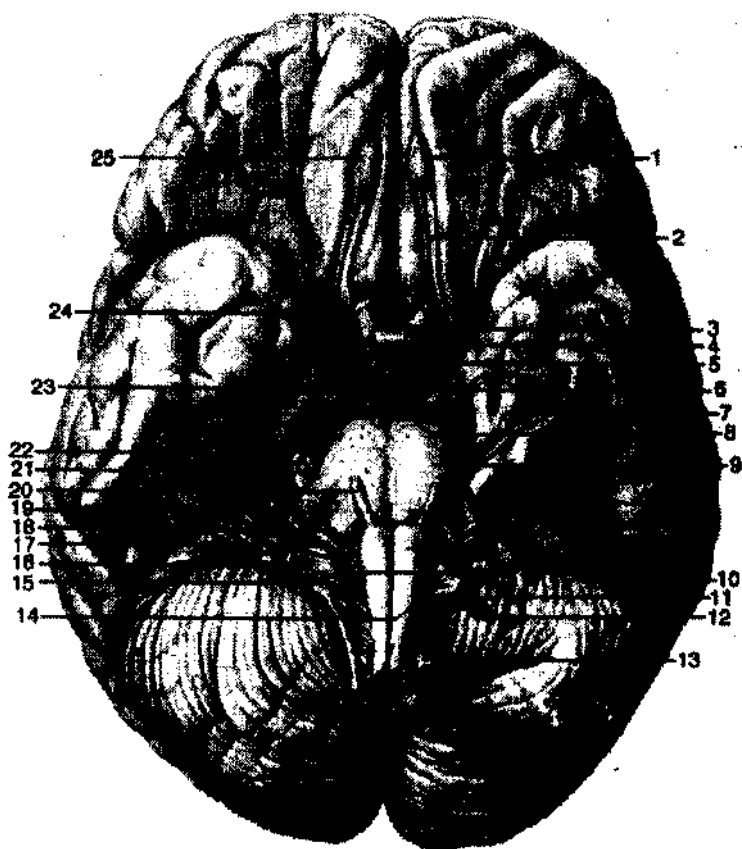


Рис. 150. Основание головного мозга
и места выхода корешков черепных нервов:

1 - обонятельная луковица, 2 - обонятельный тракт, 3 - переднее продырявленное вещество, 4 - серый бугор, 5 - зрительный тракт, 6 - сосцевидные тела, 7 - тройничный узел, 8 - заднее продырявленное пространство, 9 - мост, 10 - мозжечок, 11 - пирамида, 12 - олива, 13 - спинномозговой нерв, 14 - подъязычный нерв, 15 - добавочный нерв, 16 - блуждающий нерв, 17 - языкоглоточный нерв, 18 - преддверно-улитковый нерв, 19 - лицевой нерв, 20 - отводящий нерв, 21 - тройничный нерв, 22 - блоковой нерв, 23 - глазодвигательный нерв, 24 - зрительный нерв, 25 - обонятельная борозда

зан с помощью синапсов с тысячами других нейронов. Располагаются они правильно ориентированными «колонками».

Различные рецепторы воспринимают энергию раздражения и передают ее в виде нервного импульса в кору головного мозга, где происходит анализ всех раздражений, которые по-

ступают из внешней и внутренней среды. В коре головного мозга располагаются центры (корковые концы анализаторов, которые не имеют строго очерченных границ), регулирующие выполнение определенных функций (рис. 151). В коре постцентральной извилины и верхней теменной доли залегает *ядро коркового анализатора чувствительности* (температурной, болевой, осязательной, мышечного и сухожильного чувства) противоположной половины тела. Причем вверху расположены проекции нижних конечностей и нижних отделов туловища, а внизу проецируются рецепторные поля верхних частей тела и головы. Пропорции тела весьма искажены (рис. 152), ибо на представительство в коре кистей, языка, лица и губ приходится значительно большая площадь, чем на туловище и ноги, что соответствует их физиологической значимости.

Ядро двигательного анализатора находится главным образом в предцентральной извилине («двигательная область коры»), и здесь пропорции частей тела человека, как и в чувствительной зоне, весьма искажены (рис. 153). Размеры проекционных зон различных частей тела зависят не от их дей-

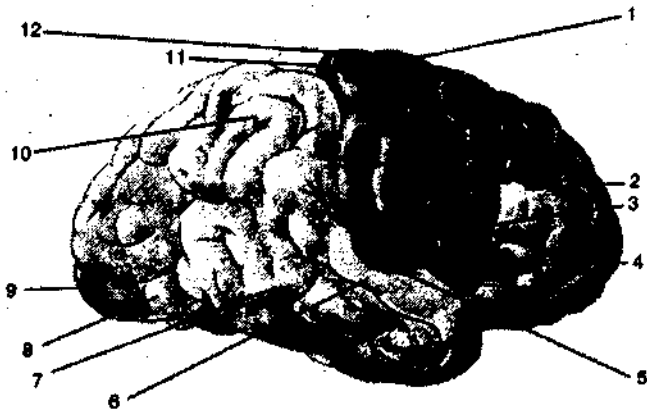


Рис. 151. Корковые центры анализаторов:

- 1 – ядро двигательного анализатора, 2 – лобная доля, 3 – ядро вкусового анализатора, 4 – двигательный центр речи (Брока), 5 – ядро слухового анализатора, 6 – височный центр речи (Вернике), 7 – височная доля, 8 – затылочная доля, 9 – ядро зрительного анализатора, 10 – теменная доля, 11 – ядро чувствительного анализатора, 12 – срединная щель

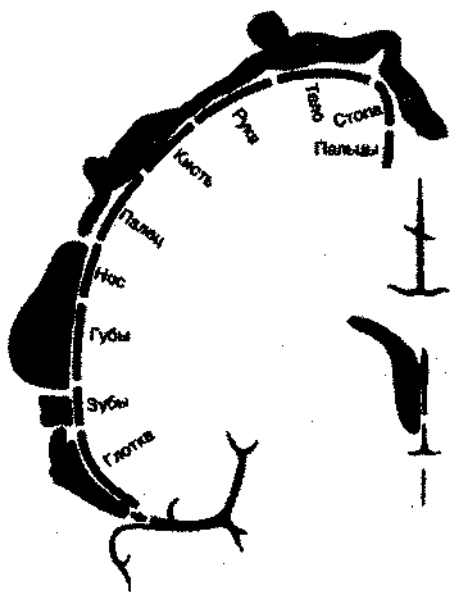
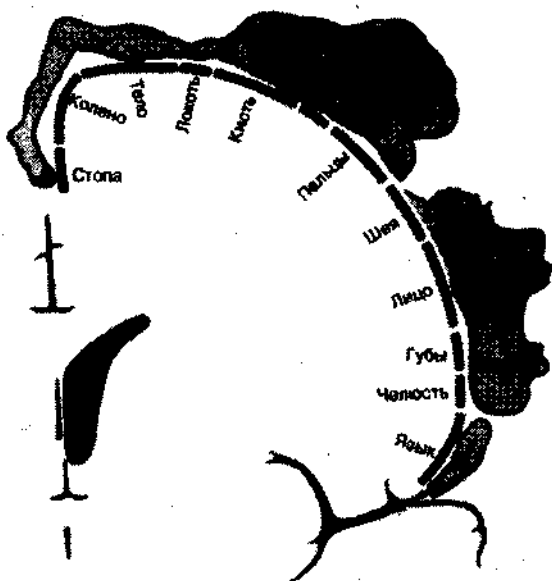


Рис. 152. Коровый центр общей чувствительности (чувствительный «гомункулус»; из В. Пенфилда и И. Расмуссена):

изображения на поперечном срезе мозга (на уровне постцентральной извилины) и относящиеся к ним обозначения показывают пространственное представительство поверхности тела в коре большого мозга

Рис. 153. Двигательная область коры (двигательный «гомункулус»; из В. Пенфилда и И. Расмуссена):

изображение двигательного «гомункулуса» отражает относительные размеры областей представительства отдельных участков тела в коре предцентральной извилины большого мозга



ствительной величины, а от функционального значения. Так, зоны кисти в коре полушарий большого мозга значительно больше, чем зоны туловища и нижней конечности вместе взятые. Двигательные области каждого из полушарий, весьма специализированные у человека, связаны со скелетными мышцами противоположной стороны тела. Если мышцы конечностей изолированно связаны с одним из полушарий, то мышцы туловища, гортани и глотки - с двигательными областями обоих полушарий. От двигательной коры нервные импульсы направляются к нейронам спинного мозга, а от них - к скелетным мышцам.

В коре височной доли находится *ядро слухового анализатора*. К каждому из полушарий подходят проводящие пути от рецепторов органа слуха как левой, так и правой сторон.

Ядро зрительного анализатора располагается на медиальной поверхности затылочной доли. Причем ядро правого полушария связано проводящими путями с латеральной (височной) половиной сетчатки правого глаза и медиальной (носовой) половиной сетчатки левого глаза; левого - с латеральной половиной сетчатки левого и медиальной половиной сетчатки правого глаза.

Благодаря близкому расположению *ядер обонятельного* (лимбическая система, крючок) и *вкусового анализаторов* (самые нижние отделы коры постцентральной извилины) чувства обоняния и вкуса тесно связаны между собой. Ядра вкусового и обонятельного анализаторов обоих полушарий связаны проводящими путями с рецепторами как левой, так и правой сторон.

Описанные корковые концы анализаторов осуществляют анализ и синтез сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды организма, составляющих *первую сигнальную систему* действительности (И. П. Павлов). В отличие от первой *вторая сигнальная система* имеется только у человека и тесно связана с *членораздельной речью*.

На долю корковых центров приходится лишь небольшая площадь коры больших полушарий, преобладают участки, непосредственно не выполняющие чувствительные и двигательные функции. Эти области называются *ассоциативными*. Они обеспечивают связи между различными центрами, участвуют в восприятии и обработке сигналов, объединении получаемой информации с эмоциями и информацией, заложенной в памяти. Современные исследования позволяют считать,

что в ассоциативной коре расположены чувствительные центры высшего порядка (V. МоипБсаЗНе, 1974).

Речь и мышление человека осуществляются при участии всей коры полушарий большого мозга. В то же время в коре полушарий большого мозга человека имеются зоны, являющиеся центрами целого ряда специальных функций, связанных с речью. *Двигательные анализаторы устной и письменной речи* располагаются в областях коры лобной доли вблизи ядра двигательного анализатора. *Центры зрительного и слухового восприятия речи* находятся вблизи ядер анализаторов зрения и слуха. При этом речевые анализаторы у правой локализируются лишь в левом полушарии, а у «левой» - в большинстве случаев тоже слева. Однако они могут располагаться справа или в обоих полушариях (V; РепНеИ, Б. КоЪегла, 1959; 8. ПТопсl, О. ВYгап!, 1977). По-видимому, *лобные доли являются морфологической основой психических функций человека и его разума*. При бодрствовании наблюдается более высокая активность нейронов лобных долей. Определенные области лобных долей (так называемая префронтальная кора) связаны многочисленными связями с различными отделами лимбической нервной системы, что позволяет считать их корковыми отделами лимбической системы. Префронтальная кора играет наиболее важную роль в эмоциях.

В 1982 г. Р. Сперри был удостоен Нобелевской премии «за открытия, касающиеся функциональной специализации полушарий мозга». Исследования Сперри показали, что *кора левого полушария отвечает за вербальные (лат. уегЪАНв - словесный) операции и речь*. Левое полушарие ответственно за понимание речи, а также за выполнение движений и жестов, связанных с языком; за математические расчеты, абстрактное мышление, интерпретацию символических понятий. *Кора правого полушария контролирует выполнение невербальных функций, она управляет интерпретацией зрительных образов, пространственных взаимоотношений*. Кора правого полушария дает возможность распознавать предметы, но не позволяет выразить это словами. Кроме того, правое полушарие распознает звуковые образы и воспринимают музыку, *Оба полушария ответственны за сознание и самосознание человека, его социальные функции*. Р. Сперри пишет: «Каждое полушарие... имеет как бы отдельное собственное мышление». При анатомическом изучении мозга были выявлены межпо-

лушарные различия. В то же время следует подчеркнуть, что оба полушария здорового мозга работают вместе, образуя единый мозг.

Базальные (подкорковые, центральные) ядра и белое вещество конечного мозга. В толще образованного нервными волокнами белого вещества имеются скопления серого, складывающегося в отдельно лежащие ядра, которые залегают ближе к основанию мозга. Они получают информацию об активности двигательной системы {*полосатое тело, ограда и миндалевидное тело*}, управляют движениями и регулируют мышечный тонус.

В толще белого вещества под мозолистым телом располагаются *боковые желудочки*, которые являются полостями полушарий большого мозга.

Промежуточный мозг, расположенный под мозолистым телом, состоит из таламуса, эпиталамуса, метаталамуса и гипоталамуса. *Таламус* (зрительный бугор) - парный, образованный главным образом серым веществом, является подкорковым центром всех видов чувствительности, в нем насчитывают несколько десятков ядер, которые получают информацию от всех органов чувств и передают ее в кору головного мозга. Таламус связан с лимбической системой, ретикулярной формацией, гипоталамусом, мозжечком, базальными ганглиями. Таламус принимает участие в высших интегративных процессах головного мозга. Таким образом, таламус фильтрует информацию, поступающую от всех рецепторов, осуществляет ее предварительную обработку и после этого направляет ее в различные области коры. Кроме того, таламус осуществляет связи между корой, с одной стороны, и мозжечком и базальными ганглиями - с другой. Иными словами, через таламус сознание контролирует автоматические движения. Обращенные друг к другу медиальные поверхности обоих зрительных бугров образуют боковые стенки полости промежуточного мозга - III желудочек. *Эпиталамус* включает эпифиз (шишковидное тело), являющийся железой внутренней секреции. Его гормоны влияют на развитие половых желез, тормозя их деятельность. Именно этот орган ранее рассматривался в качестве «третьего глаза», а иногда и локализации души. *Метаталамус* образован парными медиальными и латеральными коленчатыми телами, лежащими позади каждого зрительного бугра. Медиальное коленчатое тело наряду

с нижними холмиками пластинки крыши среднего мозга (четверохолмия) является подкорковым центром слухового анализатора, а латеральное вместе с верхними холмиками - подкорковым центром зрительного анализатора. В свою очередь, ядра коленчатых тел связаны с корковыми центрами зрительного и слухового анализатора. К промежуточному мозгу также относят ряд структур, в которых заложены подкорковые ядра, относящиеся к обонятельному анализатору..

Гипоталамус располагается кпереди от ножек мозга и включает в себя ряд структур: расположенную кпереди зрительную и обонятельную части. К последней относится собственно подбугорье, или гипоталамус, в котором расположены центры вегетативной части нервной системы. В гипоталамусе имеются нейроны обычного типа и нейросекреторные клетки. И те и другие вырабатывают белковые секреты и медиаторы, однако в нейросекреторных клетках преобладает белковый синтез, а нейросекрет выделяется в лимфу и кровь. Эти клетки трансформируют нервный импульс в нейрогормональный.

Гипоталамус контролирует деятельность эндокринной системы человека благодаря тому, что его нейроны секретируют нейрогормоны (вазопрессин и окситоцин), а также факторы, стимулирующие или угнетающие выработку гормонов гипофизом. Иными словами, гипоталамус, масса которого не превышает 5% мозга, является центром регуляции эндокринных функций, он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в общую нейроэндокринную систему. Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс, в котором первый играет регулирующую, второй - эффекторную роль.

В гипоталамусе залегают также нейроны, которые воспринимают все изменения, происходящие в крови и спинномозговой жидкости (температуру, состав, содержание гормонов и т. д.). Гипоталамус связан с корой большого мозга и лимбической системой. В гипоталамус поступает информация из центров, регулирующих деятельность дыхательной и сердечно-сосудистой систем. В гипоталамусе расположены центры жажды, голода, центры, регулирующие эмоции и поведение человека, сон и бодрствование, температуру тела и т. д. Центры коры большого мозга корректируют реакции гипоталамуса, которые возникают в ответ на изменения внутренней сре-

ды организма. В последние годы из гипоталамусе выделены обладающие морфиноподобным действием энкефалины и эйндорфины. Считают, что они влияют на поведение (оборонительные, пищевые, половые реакции) и вегетативные процессы, обеспечивающие выживание человека. Итак, *гипоталамус регулирует все функции организма, кроме ритма сердца, кровяного давления и спонтанных дыхательных движений, которые регулируются продолговатым мозгом.*

Сосцевидные тела, образованные серым веществом, являются подкорковыми центрами обонятельного анализатора. Кпереди от них расположен *серый бугор*, в котором залегают ядра вегетативной нервной системы. Они оказывают влияние на эмоциональные реакции человека (агрессия, ярость), а также учащение или замедление сердцебиений, повышение или понижение кровяного давления.

К среднему мозгу относят ножки мозга и крышу. *Ножки мозга* - это белые округлые довольно толстые тяжи, выходящие из моста и направляющиеся вперед в полушария большого мозга. В ножках залегают группы нейронов, богатые пигментом меланином, выделяющиеся своим черным цветом (черное вещество). Другие пигментные образования в ножках - это красные ядра. Черное вещество и красные ядра участвуют в регуляции мышечного тонуса и подсознательных автоматических движений.

В *крыше среднего* мозга различают пластинку в виде четверохолмия. Два верхних холмика, как уже указывалось выше, являются подкорковыми центрами зрительного анализатора, а нижние - слухового анализатора. В углублении между верхними холмиками лежит шишковидное тело (см. «Эндокринная система»). *Четверохолмие* - это рефлекторный центр различного рода движений, возникающих главным образом под влиянием зрительных и слуховых раздражений. Именно здесь происходит переключение импульсов на нижележащие структуры мозга. Сильвиев водопровод - узкий канал длиной 2 см, который соединяет III и IV желудочки. Вокруг водопровода располагается центральное серое вещество, в котором заложены ретикулярная формация, ядра III и IV пар черепных нервов и др.

К заднему мозгу относятся мост, расположенный центрально, и лежащий позади него мозжечок. У человека мост (варолиев мост) достигает наибольшего развития, он выгля-

дит в виде лежащего поперечно утолщенного валика. Мост состоит из множества нервных волокон, связывающих кору большого мозга со спинным мозгом и с корой полушарий моа*

Между волокнами залегают ретикулярная формация, ядра V, VI, VII, VIII пары черепных нервов.

Мозжечок очень хорошо развит у человека в связи с прямохождением и трудовой деятельностью. Его масса у взрослого человека 120-160 г и составляет 8-12% массы головного мозга. В мозжечке различают *два полушария* и непарную срединную часть - *червь* (см. рис. 149,150). Поверхности полушарий и червя разделяют поперечные параллельные борозды, между которыми расположены узкие длинные листки мозжечка. Благодаря этому его поверхность у взрослого человека составляет в среднем 850 см². Мозжечок состоит из серого и белого вещества. Белое вещество, проникая между серым, как бы ветвится, образуя белые полосы, напоминая на срединном разрезе фигуру ветвящегося дерева - «дерево жизни». Это понятие является издревле символом всего существующего на Земле. Человек расположен в центре мироздания, а на «листочках этого дерева» в мозжечке якобы записаны судьбы людей."

Кора мозжечка состоит из серого вещества толщиной 1-1,5 мм. Кроме того, в толще белого вещества имеются скопления серого — четыре пары ядер. Волокна, связывающие мозжечок с другими отделами мозга, образуют три пары мозжечковых ножек: нижние направляются к продолговатому мозгу, средние - к мосту, верхние - к четверохолмию.

Мозжечок играет основную роль в поддержании равновесия тела, мышечного тонуса и координации движений. Из спинного мозга мозжечок получает информацию о положении частей тела и глаз. Мозжечок как бы согласовывает деятельность спинного мозга и двигательной коры по осуществлению как тонких, так быстрых и последовательных движений. Он постоянно координирует сигналы, идущие к мышцам от двигательных зон коры, на основании информации, получаемой мозгом от органов зрения, слуха и проприорецепторов. Кора большого мозга управляет функциями мозжечка.

Продолговатый мозг является непосредственным продолжением спинного мозга. Он построен из белого и серого вещества. В последнем расположены многочисленные ядра, в том числе IX-XII пар черепных нервов, олив, центры дыха-

ния и кровообращения, ретикулярная формация. Белое вещество образовано нервными волокнами, которые составляют все чувствительные и двигательные проводящие пути. Большая часть их перекрещивается в продолговатом мозге, так что левое полушарие связано с правой половиной тела, и наоборот. *Центры продолговатого мозга регулируют кровяное давление, сердечный ритм и спонтанные дыхательные движения.*

На медиальной и нижней поверхностях полушарий выделяется ряд образований, относящихся к лимбической системе, которая располагается по краям полушарий. К ним относят в основном структуры обонятельного мозга - наиболее древней части полушарий. В описаниях морфологов так называемую лимбическую систему представляют в виде «анатомического эмоционального кольца», в состав которого входят различные образования мозга (рис. 154), Это *корковые структуры*: гиппокамп, парагиппокампальная извилина, поясная извилина, структуры обонятельного мозга (обонятельные луковицы, обонятельные бугорки, области коры над миндалиной, а также частично кора лобной, островковой и височной долей; *подкорковые структуры* (миндалины, ядра перегородки, передние ядра таламуса). гипоталамус, сосцевидные тела. Все лимбические структуры связаны между собой и с другими отделами мозга. Особенно богаты связи с гипоталамусом. *Кора лобных долей регулирует деятельность лимбической системы.* Через лимбическую систему проходят сигналы, направляющиеся от всех органов чувств в кору полушарий, а также в обратном направлении. Она обуславливает эмоциональный настрой человека и мотивации, т. е. побуждение к действию, поведение, процессы научения и памяти, а также обеспечивает общее улучшение приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям внешней среды (Р. Шмидт, Г. Тевс, 1985).

Ретикулярная формация (лат. ге*е - сеть) представляет собой совокупность клеток, клеточных скоплений и нервных волокон, расположенных на всем протяжении ствола мозга (продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг) и в центральных отделах спинного мозга. Ретикулярная формация получает информацию от всех органов чувств, внутренних и других органов, оценивает ее, фильтрует и передает в лимбическую систему и кору большого мозга. Она регули-

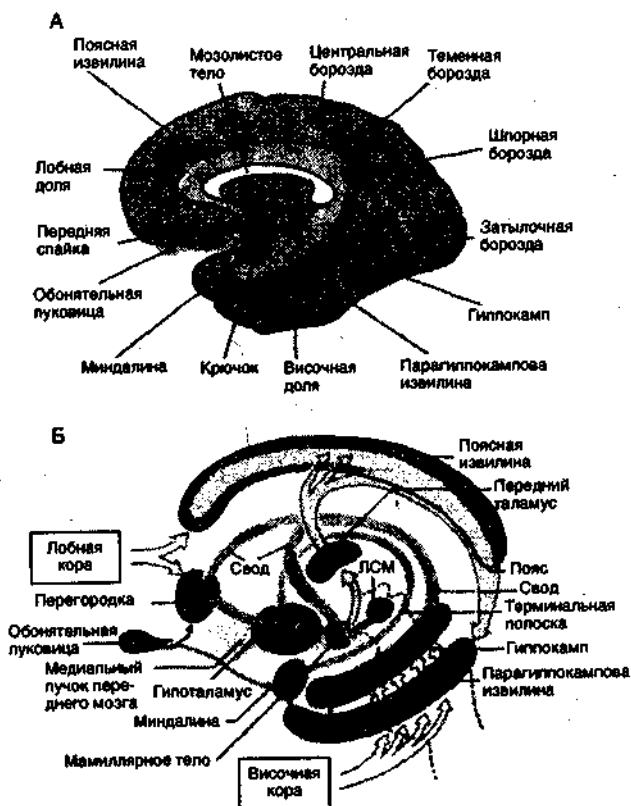


Рис. 154. Схема строения, расположения (А) и связей (Б) лимбической системы (по В. Янигу)

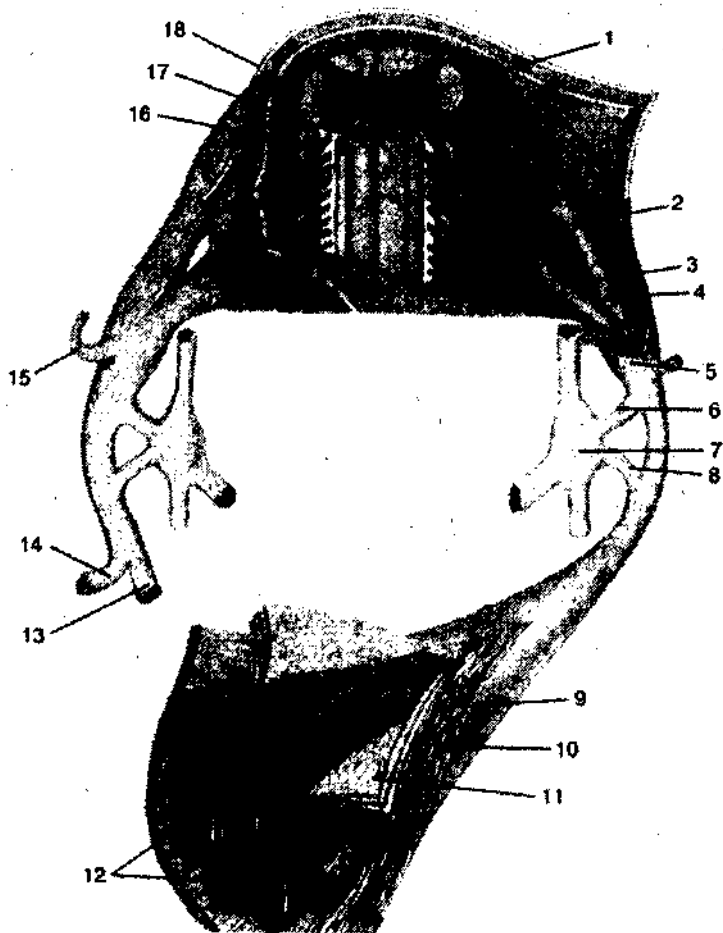
рует уровень возбудимости и тонуса различных отделов центральной нервной системы, включая кору большого мозга, играет важную роль в сознании, мышлении, памяти, восприятии, эмоциях, сне, бодрствовании, вегетативных функциях, целенаправленных движениях, а также в механизмах формирования целостных реакций организма. Ретикулярная формация прежде всего выполняет функцию фильтра, который позволяет важным для организма сенсорным сигналам активировать кору мозга, но не пропускает привычные для него или повторяющиеся сигналы.

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Периферическая нервная система образована узлами (спинномозговыми, черепными и вегетативными), нервами (31 пара спинномозговых и 12 пар черепных) и нервными окончаниями. Последние представлены рецепторами, воспринимающими раздражения внешней и внутренней среды, а также эффекторами, передающими нервные импульсы исполнительным органам. Каждый нерв состоит из миелинизированных и немиелинизированных нервных волокон. Снаружи нерв окружен соединительнотканной оболочкой - эпиневрием, в который входят питающие его сосуды. Нерв состоит из пучков, которые, в свою очередь, покрыты периневрием, а отдельные волокна - эндоневрием (рис. 156).

В зависимости от выполняемой функции различают чувствительные, двигательные и преимущественно смешанные. В периферической нервной системе человека преобладают смешанные нервы, содержащие те и другие, а также симпатические волокна. *Чувствительные нервы* сформированы отростками (дендритами) нервных клеток чувствительных узлов черепных нервов или спинномозговых узлов. *Двигательные нервы* состоят из отростков (аксонов) нервных клеток, лежащих в двигательных ядрах черепных нервов или в ядрах передних столбов спинного мозга. *Вегетативные нервы* образованы отростками клеток вегетативных ядер черепных нервов или боковых столбов спинного мозга.

Черепные нервы- От ствола головного мозга отходит 12 пар черепных нервов (рис. 156). В их состав входят афферентные, т. е. «приходящие», эфферентные, т. е. «уходящие», а также вегетативные волокна. Черепные нервы имеют собственные названия и порядковые номера, обозначаемые римскими цифрами. *Чувствительные нервы*: обонятельный, зрительный, преддверно-улитковый. *Обонятельные нервы* (I) состоят из отростков рецепторных клеток, располагающихся в слизистой оболочке обонятельной области полости носа, а *зрительные* (II) - из отростков ганглиозных клеток сетчатой оболочки глаза. В отличие от обонятельных нервов, которые образуют 15-20 нитей (нервов), зрительный нерв представлен единым стволом. Войдя в полость черепа, правый и левый зрительные нервы перекрещиваются и продолжают в зрительные тракты. *Преддверно-улитковый нерв* (VIII) образован центральными



**Рис. 155. Строение спинномозгового нерва
(по Р. Крстичу, с изменениями):**

- 1 – спинной мозг, 2 – задний корешок спинномозгового нерва, 3 – передний корешок спинномозгового нерва, 4 – спинномозговой узел, 5 – спинномозговой нерв, 6 – белая соединительная ветвь, 7 – узел симпатического ствола, 8 – серая соединительная ветвь, 9 – эпиневррий, 10 – периневррий (волоконнистая часть), 11 – эпителиальная часть периневррия, 12 – пучки нервных волокон, 13 – передняя ветвь спинномозгового нерва, 14 – задняя ветвь спинномозгового нерва, 15 – менингеальная ветвь спинномозгового нерва, 16 – мягкая оболочка спинного мозга, 17 – паутинная оболочка спинного мозга, 18 – твердая оболочка спинного мозга

отростками нейронов, залегающими в преддверном и улитковом узлах. Периферические отростки клеток последних формируют нервы, заканчивающиеся соответственно в вестибулярной части перепончатого лабиринта внутреннего уха (орган равновесия) и в спиральном органе улиткового протока (орган слуха).

Двигательные нервы: глазодвигательный, блоковой, отводящий (VI), добавочный (XI), подъязычный (XII). *Глазодвигательный* (III), *блоковой* (IV) и *отводящий* (VI) нервы иннервируют мышцы глазного яблока и мышцу, поднимающую верхнее веко. В составе *глазодвигательного нерва* проходят также парасимпатические волокна, которые иннервируют мышцы глазного яблока, суживающие зрачок, и ресничную. *Добавочный нерв* (XI) делится на две ветви. Одна из них присоединяется к блуждающему нерву, а наружная направляется к грудино-ключично-сосцевидной и трапециевидной мышцам. *Подъязычный нерв* (XII) иннервирует мышцы языка.

Смешанные нервы: тройничный, лицевой, языкоглоточный, блуждающий. *Тройничный нерв* (V) осуществляет чувствительную иннервацию твердой мозговой оболочки, кожи головы и слизистых оболочек глаза, полости носа и рта, придаточных пазух носа, передних 2/3 языка, слюнных желез, двигательную иннервацию жевательных мышц и некоторых мышц шеи.

В состав *лицевого нерва* (VII) входят двигательные ветви (собственно лицевой нерв), иннервирующие мимические мышцы и смешанный (промежуточный) нерв. Последний образован чувствительными (вкусовыми) и парасимпатическими волокнами: первые распространяются в передних 2/3 языка, а парасимпатические предназначены для слезной железы, а также желез слизистой оболочки полости носа, подчелюстной и подъязычной слюнных желез.

В составе *языкоглоточного нерва* (IX) проходят двигательные, чувствительные и парасимпатические волокна. Нерв осуществляет чувствительную иннервацию слизистой оболочки задней трети языка, глотки, среднего уха, а также иннервирует мышцы глотки и околоушную слюнную железу.

Блуждающий нерв (X) осуществляет парасимпатическую иннервацию органов шеи, грудной и брюшной полостей (до сигмовидной ободочной кишки), а также содержит чувствительные и двигательные волокна, которые иннервируют часть твердой

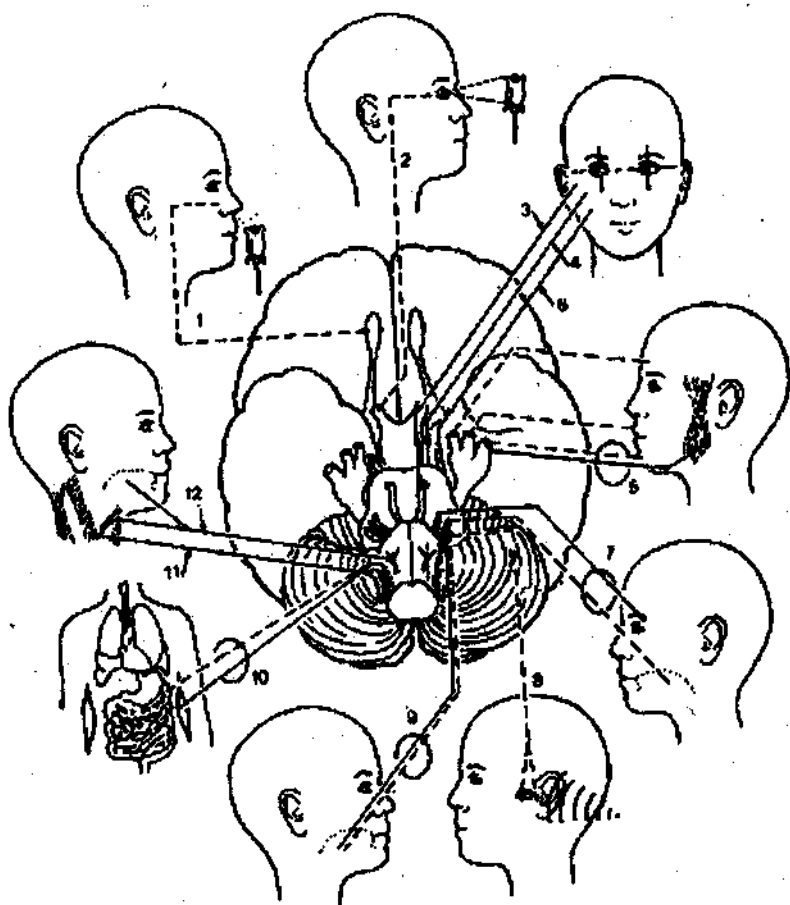


Рис. 156. Расположение и функции 12 пар черепно-мозговых нервов (по Ж. Годфруа):

Нервы:

- 1 – обонятельный,
- 2 – зрительный,
- 3 – глазодвигательный,
- 4 – блоковый,
- 5 – тройничный,
- 6 – отводящий,
- 7 – лицевой,

- 8 – слуховой:
улитковая ветвь,
вестибулярная ветвь,
- 9 – языкоглоточный,
- 10 – блуждающий,
- 11 – добавочный,
- 12 – подъязычный

- чувствительные
волокна
- двигательные
волокна

оболочки головного мозга, кожу наружного слухового прохода и ушной раковины, слизистую оболочку и мышцы-сжиматели глотки, мышцы мягкого нёба, слизистую оболочку и мышцы гортани, трахею, бронхи, пищевод, сердце. В брюшной полости от ствола нерва отходят желудочные, печеночные и чревные ветви.

Спинномозговые нервы. Спинномозговые нервы (31 пара) формируются из двух корешков, отходящих от спинного мозга - переднего (эфферентного) и заднего (афферентного), которые, соединяясь между собой в межпозвоночном отверстии, образуют ствол спинномозгового нерва (см. рис. 153). Это 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1 копчиковый нерв. Спинномозговые нервы соответствуют сегментам спинного мозга. К заднему корешку прилежит чувствительный спинномозговой узел, образованный телами крупных афферентных Т-образных нейронов. Длинный отросток (дендрит) направляется на периферию, где заканчивается рецептором, а короткий аксон в составе заднего корешка входит в задние рога спинного мозга. Волокна обоих корешков (переднего и заднего) образуют смешанные спинномозговые нервы, содержащие чувствительные, двигательные и вегетативные (симпатические) волокна. Последние имеются не во всех боковых рогах спинного мозга, а только в VIII шейном, всех грудных и I-II поясничных нервах. В грудном отделе нервы сохраняют сегментарное строение (межреберные нервы), а в остальных соединяются друг с другом петлями, образуя сплетения: шейное, плечевое, поясничное, крестцовое и копчиковое, от которых отходят периферические нервы, иннервирующие кожу и скелетные мышцы (рис. 157).

От *шейного сплетения* отходят чувствительные (кожные) нервы, иннервирующие кожу затылочной области, ушной раковины, наружного слухового прохода, шеи; двигательные (мышечные) ветви к близлежащим мышцам шеи и смешанный диафрагмальный нерв, иннервирующий диафрагму.

Нервы *плечевого сплетения* иннервируют часть мышц шеи, мышцы плечевого пояса, плечевой сустав, кожу и мышцы верхней конечности. 12 пар передних ветвей *грудных нервов* - это смешанные межреберные нервы, иннервирующие все ventральные мышцы стенок грудной и брюшной полостей, кожу передней и боковой поверхности груди и живота, молочную железу и осуществляющие чувствительную иннервацию кожи туловища.

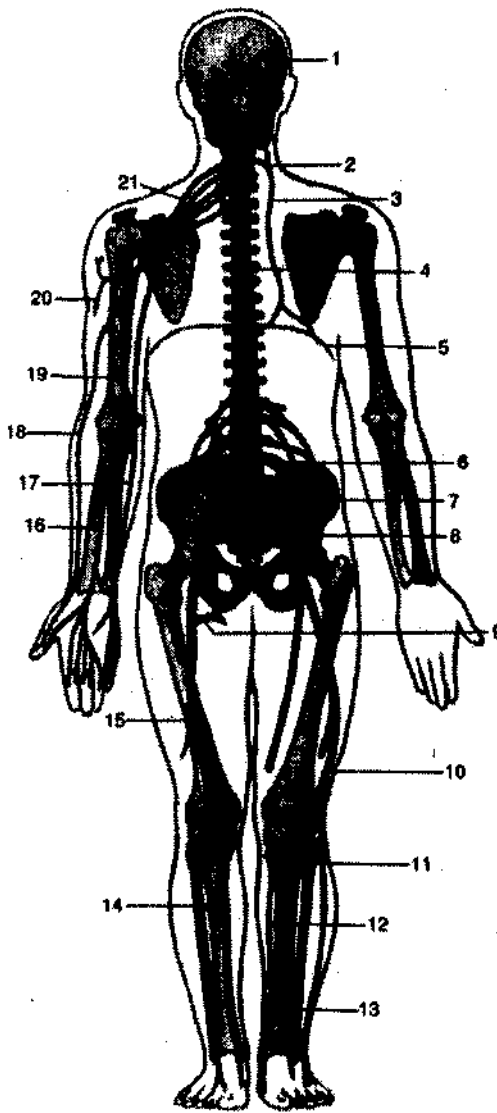


Рис. 157. Спинномозговые нервы:

1 – головной мозг в полости черепа, 2 – шейное сплетение (C_{1-VI}), 3 – диафрагмальный нерв, 4 – спинной мозг в позвоночном канале, 5 – диафрагма, 6 – поясничное сплетение (L_{1-IV}), 7 – бедренный нерв, 8 – крестцовое сплетение (L_{IV-V}, S_{1-III}), 9 – мышечные ветви седалищного нерва, 10 – общий малоберцовый нерв, 11 – поверхностный малоберцовый нерв, 12 – подкожный нерв, 13 – глубокий малоберцовый нерв, 14 – большеберцовый нерв, 15 – седалищный нерв, 16 – срединный нерв, 17 – локтевой нерв, 18 – лучевой нерв, 19 – мышечно-кожный нерв, 20 – подмышечный нерв, 21 – плечевое сплетение (C_{V-VIII}, T_1)

тно бедра, голени $I_c T O " T$ брюшной стенк * * Ч
 Мышечные нервы иннеовип ^ Наружных поло вых органе
 Редней и мед и 4 но? Х^Р С „ Т тцы стенок жив ^ . п
 ние иннерв ирует мышТи час ^ Г ^ ' ^ т « о в < * тм ^
 -и и промежности, кожу н Г ружны Т Г Г ^ 7 Я Г О Д т м о * < * * «
 мышцы задней поверхности б ^ п Г Половых ° Р ганов, кожу!
 кожу голени и стопы ^ ^ Т ' тм тм ' Су ставы: « " шцы ^
 в и Р Г к о ж у в о б л а с т и Г 4 ^ ^ ^

Вегетативная (лат. уе*е*о - „„„*
 вал система поддерживает по ° н! 1 У * Да ют, 03 К и в л ж °) нерв-
 ганизма, координирует и ре Г у Г о ' ? В н у т р е н н е й < * е д ы о р «
 них орунов, обмен веществ ^ н к п Д в я т е л ь н о с т ь в н у т р е *
 тканей. Пожалуй, наиболее в а ж н ? ? а л ь н у ю а к т м в н о с т *
 тивной нервной системы кото Г я ? у н и в е н с а л ь н о с т ь в е г е т а -
 ключения) организм, в с ^ ^ н Т ^ н Т Г ^ 1 " ^ (б 3 И с н
 ная система не находится пол ^ 1 1 В е г е т а т м * н а я н е р в - <
 сознания, однако ее ф т у н Г ^ 2 Г ^ Р а с т в е в н ы м « К р о д е м . ;
 ми мозга. ВНС Дей ст в у е т с о ^ е е Г п 1 1 ^ ^ И с ш ш о Г д е л а . .
 системой. совместно с соматической нервной

Т и : с " * т м ^ ^ * « Д в е ч а с -
 приемчивый к влиянию» и *нашеимг*, Чувствител ь н ы й , в о с -
 возле, при). Каждая из них имеет 2, П а т и ч е с к у ю « П * ч . р а г а -
 вескую части. Ц е н т р ы е ^ т м ^ ? т м * * * т м т м и * * Р и ф е р и -
 положены в четырех отделах го ? Г е р в о ю с и с ^ М ы р а с -
 - них - п а р а с и м ' п а т и Г с ^
 мозга и один-вкрестцовом от дел ^ г т ! ~ с т в о л е г о л о в н о г о
 ный центр симпатичной Г с Г 2 О з Г а н Е д и н с т в е н -
 вомбоковых столбах (боковы, т м а х т Ш е й н о т м * П р в о М и л е " -
 ных и 1-Ц поясничных сегмент!

Периферическая чаг^Г спинного мозга.
 Рааова, ав?ход тм ^ ^
 ными нервами, ветвями и нервные Г » ° Г о м о з Г а в е г * т м и в -
 нервными волокнами, вегетативны-

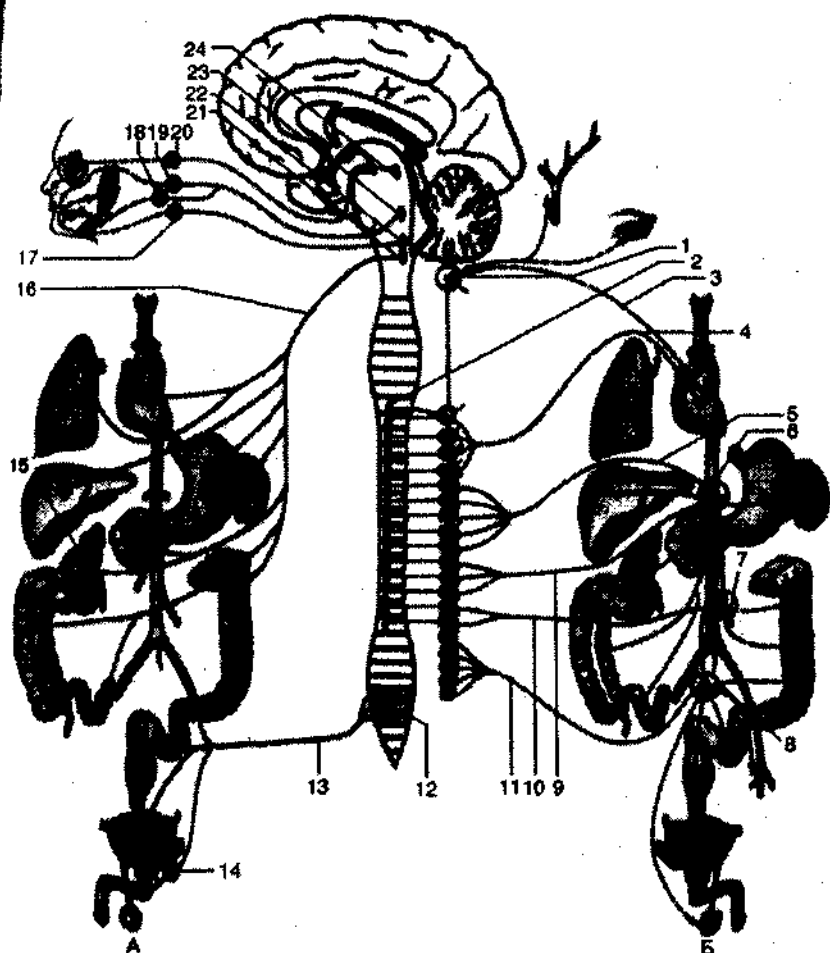


Рис. 158. Вегетивная (автономная) нервная система
(справа – симпатическая часть, слева – парасимпатическая часть):

- 1 – верхний шейный узел симпатического ствола, 2 – боковой рог (столб) спинного мозга, 3 – верхний шейный сердечный нерв, 4 – грудные сердечные и легочные нервы, 5 – большой внутренностный нерв, 6 – чревное сплетение, 7 – нижнее брыжеечное сплетение, 8 – верхнее и нижнее подчревные сплетения, 9 – малый внутренний нерв, 10 – поясничные внутренностные нервы, 11 – крестцовые внутренностные нервы, 12 – крестцовые парасимпатические ядра, 13 – тазовые внутренностные нервы, 14 – тазовые (парасимпатические) узлы, 15 – парасимпатические узлы (в составе органов сплетений), 16 – блуждающий нерв, 17 – ушной (парасимпатический) узел, 18 – подчелюстной (парасимпатический) узел, 19 – крыловидно-нёбный (парасимпатический) узел, 20 – ресничный (парасимпатический) узел, 21 – дорсальное ядро блуждающего нерва, 22 – нижнее слюноотделительное ядро, 23 – верхнее слюноотделительное ядро, 24 – добавочное ядро глазодвигательного нерва, стрелками показаны пути нервных импульсов к органам

ми сплетениями и их узлами (ганглиями), лежащими кпереди от позвоночника (предпозвоночные - превертебральные) и рядом с позвоночником (околопозвоночные - паравертебральные) а также расположенными вблизи крупных сосудов возле органов и в их толще.

Рефлекторная дуга вегетативной нервной системы может быть представлена следующим образом (см. рис. 147). Рецепторы передают возбуждение по волокнам афферентных нейронов, расположенных в спинномозговых узлах либо в узлах черепных нервов или в узлах вегетативных сплетений. Аксоны этих нейронов в составе задних корешков вступают в спинной мозг (направляясь в боковые рога) или в составе черепных нервов - в вегетативные ядра мезенцефалического или бульварного отдела головного мозга. В боковых рогах, а также в указанных ядрах ствола головного мозга залегают ассоциативные мультиполярные нейроны. Их аксоны выходят из мозга в составе передних корешков спинномозговых или черепных нервов. Это *преганглионарные (предузловые) волокна*, которые обычно миелинизированы. Они следуют к узлам внеорганных или внутриорганных вегетативных сплетений, где образуют синапсы с их клетками. В узлах лежат мультиполярные (вторые) нейроны эфферентного вегетативного пути. Их аксоны, выйдя из ганглиев, образуют *постганглионарные волокна* (чаще всего немиелинизированные), которые направляются к органам и тканям. Вегетативные волокна идут в составе соматических нервов или самостоятельно в виде вегетативных нервов в оболочках стенок кровеносных сосудов. Одной из особенностей вегетативной нервной системы является образование сплетений, к которым подходят симпатические или парасимпатические преганглионарные волокна.

Околопозвоночные узлы *симпатической части вегетативной нервной системы*, соединяясь между собой с каждой стороны позвоночника межузловыми ветвями, образуют *правый и левый симпатические стволы*, расположенные по бокам от позвоночника. В каждом стволе различают 3 шейных, 11* 11 грудных, 4 поясничных и 4 крестцовых узла. На передней поверхности крестца оба ствола сходятся, образуя непарный узел. Аксоны нейронов боковых рогов спинного мозга вначале идут в составе передних корешков спинномозговых нервов затем в составе этих нервов и отходящих от них белых соединительных ветвей вступают в симпатический

ствол (преганглионарные волокна). Часть этих волокон заканчивается синапсами на клетках узлов симпатического ствола. Аксоны этих клеток в виде постганглионарных волокон выходят из симпатического ствола (паравerteбральных узлов) в составе серых соединительных ветвей (немиелинизированные), присоединяются к спинномозговым нервам и иннервируют все органы и ткани, где эти нервы разветвляются, в том числе кровеносные сосуды, волосные луковицы и потовые железы кожи. Другая часть преганглионарных волокон (отростки клеток первого нейрона эфферентного пути) не прерывается в узлах симпатического ствола, а проходит через них транзитом и в составе ветвей симпатического ствола (внутренностных нервов) входит в узлы симпатических сплетений брюшной полости и таза (чревное, аортальное, брыжеечные, верхнее и нижнее подчревные). В узлах (превертебральных) этих сплетений преганглионарные волокна заканчиваются синапсами на нейронах узлов. Нервные клетки, расположенные в превертебральных узлах сплетений, являются вторыми нейронами эфферентного пути симпатической иннервации внутренних органов брюшной полости, таза, кровеносных и лимфатических сосудов.

Аксоны эфферентных нейронов, расположенных в узлах симпатических сплетений брюшной полости и таза, идут по двум направлениям: в составе вегетативных нервов, содержащих постганглионарные волокна, к внутренним органам, в виде постганглионарных волокон, расположенных в оболочках кровеносных сосудов, также к внутренним органам и другим органам, где эти сосуды разветвляются.

Преганглионарные волокна *парасимпатической части* обычно более длинные, чем преганглионарные симпатические, они идут в составе III, VII, IX и X пар черепных и П-IV крестцовых нервов. Аксоны парасимпатических нейронов доходят до окологанглионарных вегетативных узлов или ганглионарных вегетативных сплетений (сердечного, легочного, пищеводного, желудочных, кишечного и др.), в которых залегают тела клеток вторых эфферентных парасимпатических нейронов, чьи аксоны идут к рабочим органам. *Парасимпатическая часть глазодвигательного нерва* иннервирует ресничную мышцу и мышцу-сфинктер зрачка. *Парасимпатическая часть лицевого нерва* иннервирует слезную железу, а также железы слизистой оболочки полости носа, нёба, поднижнечелюстную и

подъязычную слюнные железы. *Парасимпатическая часть языкоглоточного нерва* иннервирует околоушную слюнную железу. *Парасимпатическая часть блуждающего нерва* осуществляет парасимпатическую иннервацию гладкой мускулатуры и желез органов шеи, груди и живота. *Крестцовый отдел парасимпатической части* вегетативной нервной системы осуществляет парасимпатическую иннервацию гладких мышц и желез органов таза.

Большинство внутренних органов иннервируется обеими частями вегетативной нервной системы, которые оказывают на них различное, иногда противоположное влияние (табл. 20), обусловленное действиями медиаторов. *Основным медиатором симпатической нервной системы является норадреналин, парасимпатической ~ ацетилхолин.*

Симпатическая нервная система опосредует реакцию организма типа «борьбы или бегства». Расширение бронхов и увеличение легочной вентиляции, увеличение частоты и силы сердечных сокращений, сужение артерий кожи, желудочно-кишечного тракта, почек и расширение артерий мышц, миокарда приводит к увеличению доставки кислорода мыш-

Таблица 20
Влияние симпатических и парасимпатических нервов на различные органы

Орган или система	Влияние	
	парасимпатической части	симпатической части
Сосуды головного мозга	Сужение	Расширение
Зрачок	Сужение	Расширение
Слюнные железы	Усиление секреции	Снижение секреции
Периферические артериальные сосуды	Сужение	Расширение
Бронхи	Сужение	Расширение
Сердечные сокращения	Замедление	Ускорение и усиление
Потоотделение	Уменьшение	Усиление
Желудочно-кишечный тракт	Усиление двигательной активности	Ослабление двигательной активности
Надпочечник	Снижение секреции гормонов	Усиление секреции гормонов
Мочевой пузырь	Сокращение	Расслабление

цам и сердцу, благодаря чему они усиливают сокращения. Этому способствует усиление распада гликогена в печени и жира в жировой ткани, что улучшает снабжение мышц, сердца и мозга глюкозой и жирными кислотами.

Преобладание активности *парасимпатической системы* обеспечивает реакции типа «отдыха и восстановления», что приводит к восстановлению сил организма. При этом сила, частота сердечных сокращений и просвет воздухоносных путей уменьшаются, артерии скелетных мышц суживаются, а желудочно-кишечного тракта расширяются. Это приводит к уменьшению кровотока в мышцах, миокарде и увеличению в пищеварительном тракте, что усиливает пищеварение.

Эрекция полового члена и клитора, возбуждение женских половых органов связаны с возбуждением парасимпатических нейронов крестцового отдела спинного мозга; во время оргазма происходит активация симпатических нейронов нижних грудных и верхних поясничных сегментов.

Центральная регуляция функций вегетативной нервной системы осуществляется корой больших полушарий через гипоталамус и ствол мозга (главным образом продолговатый мозг). Из этих структур выходят основные проводящие пути, которые направляются к преганглионарным нейронам.

О Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие классификации нервной системы вы знаете?
2. Чем отличается аксон от дендрита (по строению и по функции)?
3. Что называют сегментом спинного мозга?
4. Какие части выделяют в сером веществе спинного мозга?
5. Перечислите основные отделы спинного мозга.
6. Ядра каких анализаторов в коре большого мозга вы знаете?
7. В чем заключается функциональная специализация полушарий спинного мозга?
8. Каково строение и функция гипоталамуса (подбугорья)?
9. Назовите основные структуры мозжечка и опишите его функцию.

10. Какие центры продолговатого мозга вы знаете?

П. Каковы структуры мозга, участвующие в эмоциях?

11. Перечислите закономерности строения периферической нервной системы.

13. Назовите чувствительные, двигательные и смешанные черепные нервы и порядковый номер каждого из них.

14. Назовите нервные сплетения и зоны их иннервации.

15. Перечислите основные принципы строения вегетативной нервной системы и назовите ее части.

16. Назовите ядра (центры) автономной (вегетативной) нервной системы и места их расположения.

17. Назовите анатомические образования, входящие в состав вегетативной нервной системы и расскажите об их функциях.

18. Сравнительно-анатомическая характеристика отделов вегетативной нервной системы и расскажите об их функциях.

19. Назовите чувствительные и двигательные черепные нервы.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Взаимодействие организма с внешней средой осуществляется органами чувств, или анализаторами. Выделяют органы зрения, слуха, равновесия, вкуса, обоняния и осязания (кожного чувства).

С помощью органов чувств человек не только «ощущает» внешний мир благодаря труду и членораздельной речи, на основе ощущений человек обладает особыми, присущими только ему социальными формами отражения - сознание, самосознание, способность предвидения (прогнозирования), творчество и др.,

И. П. Павлов разработал принципиально новое учение об анализаторах. Согласно ему каждый анализатор является комплексным «механизмом» который не только воспринимает сигналы внешней среды и преобразует их энергию в нервный импульс, но и производит высший анализ и синтез.

Каждый анализатор состоит из трех частей. *Периферическая часть* (рецепторная клетка), которая воспринимает энергию внешнего раздражения и перерабатывает ее в нервный импульс. При этом каждая рецепторная клетка воспринимает раздражения с определенной зоны - рецептивного поля, представляющего собой все точки периферического отдела анализатора, возбуждение которых влияет на данный нейрон. Чем больше число рецепторов, воспринимающих стимул, и частота нервных импульсов, тем больше размеры воспринимаемого раздражения и его сила. Следующее звено - *проводящие пути*, по которым нервный импульс следует к нервному центру. Проводящие пути проходят через несколько уровней переключения (в спинном мозге, стволе, головном мозге и таламусе) и достигают *коркового конца анализатора* (сенсорный центр), который расположен в соответствующих участках коры головного мозга (см. рис. 148). В корковом центре сигналы внешне-

го мира реконструируются, сличаются. Сигналы, поступающие от различных анализаторов, интегрируются с информацией, которая хранится (накапливается) в памяти для создания определенного восприятия внешнего мира, т. е. имеет место высший анализ.

Любое ощущение имеет четыре параметра: пространственный, временной, интенсивность (или количество) и качество (или модальность) (табл. 21).

Каждый анализатор реагирует оптимально только на определенные адекватные стимулы. Однако специфичность анализаторов связана со специфичностью рецепторов и характером центральной обработки информации.

Для восприятия важную роль играет предшествующий опыт. Раздражения внешней среды интерпретируются мозгом с учетом накопленной информации. Если же информация новая или неполная, мозг выдвигает некую гипотезу (Ж. Годфруа, 1992). Восприятие человека осуществляется по определенным принципам. Самый важный из этих принципов состоит в том, что *любой образ или предмет воспринимается как фигура, выделяющаяся на каком-то фоне*. Наш мозг действительно имеет тенденцию (по-видимому, врожденную) структурировать сигналы таким образом, что все, что меньше или имеет более правильную конфигурацию, а главное, то, что имеет для нас какой-то смысл, воспринимается как фигура; она выступает на некотором фоне, а сам фон воспринимается гораздо менее структурированным. Это относится прежде всего к зрению, но также и к другим чувствам. Второй принцип - это *принцип заполнения пробелов*, проявляющийся в том, что наш мозг всегда старается свести фрагментарное изображение в фигуру с простым и полным контуром. Поэтому, когда предмет, образ, мелодия, слово или фраза представлены лишь разрозненными элементами, мозг будет систематически пытаться собрать их воедино и добавить недостающие части. *Объединение (группировка) элементов* - это еще один аспект организации восприятия. Элементы могут объединяться по разным признакам, например таким, как близость, сходство, непрерывность (воображаемая) или симметрия. *Принцип сходства* состоит в том, что нам легче объединять схожие элементы. Элементы будут также организовываться в единую форму, если они сохраняют одно направление. Это *принцип непрерывности*. Окружающий мир воспринимается в трех измерениях благодаря

Таблица 21

**Основные категории
области сенсорных процессов - модальность и качество
(по Ф. Блуму и соавт. с изменениями)**

Модальность	Чувствительный орган	Качество	Рецепторы
Зрение	Сетчатка глаза Контрастность Движение Размеры Цвет	Яркость	Палочки и кол- бочки - отростки фоторецептор- ных клеток
Слух	Улитка	Высота Тембр	Волосковые ре- цепторные клетки
Равновесие	Вестибулярный орган	Сила тяжести Вращение	Волосковые ре- цепторные клетки
Осязание	Кожа	Давление Вибрация Тепло Холод	Рецепторы кожи
Вкус	Язык (вкусовые почки)	Вкус: сладкий, кислый, горький, солёный	Вкусовые сосоч- ки языка (вкусо- вые клетки)
Обоняние	Обонятельная область слизистой оболочки полости носа	Запахи: цветочные (душистые), фруктовые (эфирные), мускусные (амброзиевые), камфарные или миндальные (ароматные), чесночные, хлорные или серные (чесночные), горелые, потовые, зловонные (отгалкивающие) гнилостные (тошнотворные)	Обонятельные клетки

наличию парных симметрично расположенных органов чувств. Кроме того, человек воспринимает движение и время, последнее имеет пределы от 1/18 до 2 с.

В центральной нервной системе, куда поступают нервные импульсы, вся информация обрабатывается в структурах моз-

га, ответственных за членораздельную речь. В результате и возникает восприятие – способность видеть, слышать, осязать, ощущать вкусы, запахи и положение тела в пространстве.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения состоит из глазного яблока со зрительным нервом и вспомогательных органов глаза. Глазное яблоко человека шаровидной формы, относительно велико, его объем у взрослого человека в среднем $7,5 \text{ см}^3$. Глазное яблоко состоит из ядра, образованного тремя оболочками: фиброзной, сосудистой и внутренней, или сетчаткой (рис. 159). Наружная фиброзная оболочка подразделяется на задний отдел – скле-

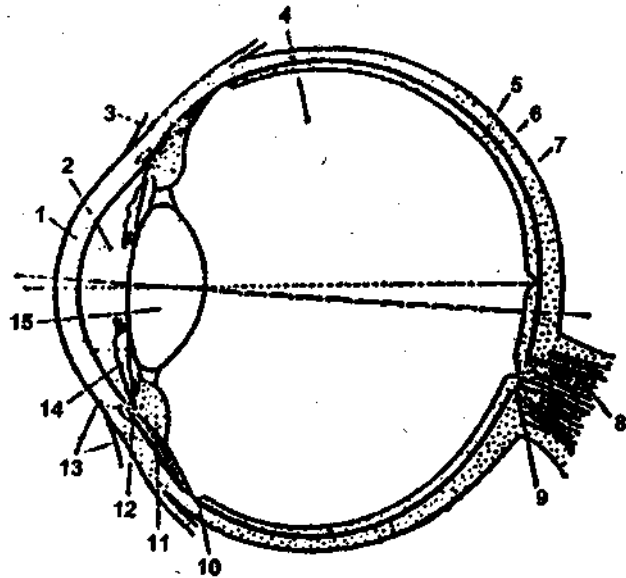


Рис. 159. Глаз человека
(разрез глазного яблока в горизонтальной плоскости, полусхематично):

- 1 – роговица, 2 – передняя камера, 3 – мышца ресничного тела, 4 – стекловидное тело,
- 5 – сетчатка, 6 – сосудистая оболочка, 7 – склера, 8 – зрительный нерв,
- 9 – ретикулярная пластинка, 10 – зубчатая линия, 11 – ресничное тело, 12 – задняя камера, 13 – конъюнктура, 14 – радужная оболочка, 15 – хрусталик. Штриховой линией обозначена оптическая ось глаза, пунктирной – зрительная

ру (плотная соединительнотканная оболочка) и прозрачную выпуклую *роговицу*, лишенную кровеносных сосудов.

Сосудистая оболочка глазного яблока (хориоидея) расположена под склерой, имеет толщину 0,1–0,22 мм. Она богата кровеносными сосудами и состоит из трех частей: собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужки. Основу *собственно сосудистой оболочки* составляет густая сеть переплетающихся между собой артерий и вен, между которыми располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, богатая крупными пигментными клетками.

Кпереди сосудистая оболочка переходит в утолщенное *ресничное тело* кольцевидной формы, которое предназначено для аккомодации глаза, поддерживая, фиксируя и растягивая хрусталик. На разрезах, проведенных через меридианы глазного яблока, ресничное тело выглядит как треугольник, обращенный своим основанием в переднюю камеру глаза, а кзади вершиной, переходящей в собственно сосудистую оболочку. Ресничное тело делится на две части: внутреннюю - ресничный венец и наружную - ресничный кружок. От поверхности последнего по направлению к хрусталику отходят 70–75 ресничных отростков длиной около 2 мм каждый, к которым прикрепляются волокна ресничного пояска (цинновой связки), идущие к хрусталику. Сзади ресничное тело и его отростки покрыты ресничной частью сетчатки. Большая часть ресничного тела - это ресничная мышца. При ее сокращении хрусталик расправляется, округляется, вследствие этого выпуклость и преломляющая сила его увеличиваются, происходит аккомодация на близлежащие предметы. Гладкие мышечные клетки в старческом возрасте частично атрофируются, на их месте появляются участки соединительной ткани, что приводит к нарушению аккомодации и возникновению дальнозоркости.

Ресничное тело кпереди продолжается *радужку*, которая, располагаясь между роговицей и хрусталиком, представляет собой круглый диск с отверстием в центре (зрачок). В толще сосудистого слоя радужки проходят две мышцы. Волокна одной, расположенные циркулярно, образуют сфинктер (суживатель) зрачка; другой, расширяющей зрачок (его дилататор), имеют радиальное направление и лежат в задней части сосудистого слоя глазного яблока. Расширитель зрачка иннервируется симпатическими, сфинктер - парасимпатическими волокнами. Различное количество и качество пигмента мелани-

на в радужке обуславливает цвет глаз - карий, черный (при наличии большого количества пигмента) или голубой, зеленоватый (если мало пигмента), альбиносов.

Многие издревле старались выявить связь между жизнью, наклонностями к различным психическим, эмоциональным состояниям и зрачком. В наше время все большее внимание привлекается к иридодиагностике, когда радужку приравнивают к своеобразному табло, информирующему о локализации в теле различных заболеваний.

Внутренняя светочувствительная оболочка глазного яблока - сетчатка на всем протяжении прилежит к сосудистой оболочке. Она состоит из двух листков: внутреннего - светочувствительного (нервная часть) и наружного - пигментного. В десятислойной сетчатке выделяют радиально ориентированные трехнейронные цепи, представленные наружным *фоторецепторным слоем*, средним *ассоциативным* и внутренним - *ганглионарным* (рис. 160). К сосудистой оболочке снаружи прилежит слой, состоящий из пигментных эпителиальных клеток, которые соприкасаются со слоем *палочек и колбочек* (рис. 161). И те, и другие представляют собой *периферические отростки фоторецепторных клеток (I нейрон)*. Каждая палочка состоит из наружного и внутреннего сегментов. Первый - светочувствительный - образован сдвоенными мембранными дисками, которые представляют собой складки плазматической мембраны (отделенные от нее), в которую встроены зрительный пурпур - родопсин. Во внутреннем сегменте залегают органеллы. Колбочки отличаются от палочек большей величиной и характером дисков. В наружном сегменте колбочек впячивание плазматической мембраны образуют полудиски, которые сохраняют связь с мембраной. Зрительный пигмент поглощает часть падающего на него света и отражает остальную часть. Каждая палочка или колбочка содержит пигмент, который поглощает лучи с определенной длиной световой волны. Поглощая фотон света, зрительный пигмент меняет свою конфигурацию, при этом освобождается энергия, которая используется для осуществления цепи химических реакций, что и приводит к возникновению нервного импульса.

В сетчатке глаза человека содержится один тип палочек и три типа колбочек, каждый из которых воспринимает свет определенной длины волны: от 400 до 700 нм. Количество колбочек в сетчатке глаза человека достигает 6-7 млн, палоч-

Восприятие цвета колбочками

Колбочки	Воспринимаемый цвет
Все виды	Белый
Синие	Фиолетовый
Синие, зеленые	Синий , сине-зеленый
Зеленые, красные	Желтый

Хрусталик - абсолютно прозрачная двояковыпуклая линза диаметром около 9 мм. Коэффициент преломления хрусталика в поверхностных слоях равен 1,32, в центральных - 1,42. Хрусталик как бы подвешен на цинновой связке, волокна кото-

Рис. 161. Палочковидная (I) ^{3<} •'Лажж [МАШЯКЖИМЛЛ

и колбочковидная (II)

зрительные клетки - фоторецепторные клетки. Ультрамикроскопическое строение (по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову, 1978):
 1 - наружный сегмент палочки,
 2 - связующий отдел между наружным и внутренним сегментами палочки,
 3 - внутренний сегмент палочки,
 4 - диски, 5 - клеточная оболочка, \$ - двойные микрофибриллы,
 7 - митохондрии, 8 - пузырьки эндоплазматической сети,
 9-ядро, 10-область синапса с биполярным нейронитом,
 11 - пальцевидные отростки внутреннего сегмента колбочковидной зрительной клетки,
 12 - глиальная клетка

ЭТШЖП к(\МИ.'» • • ' ^1
 ^|\&Ш*Ж* ' ^ \ ИчГк .!*\\$Г
 8 V»a7 , | ' ' |y/*? ?»%*!.
 / .Я{1Л ' * v* »АтйГЧИЕ'
 /XШх!К 0> ' ' ['1шМгЩКяХ'
 "тИт! • (\ * Кб'1,'*Да1' '1 ^
 Г'Пвк'! ' \ " «ЕУЧЛИВ" • /
 *'НЕ<Н</ ' V ЧШШШШ^Ц'
 ^ИРВу * ' \ ^ РРТ" ^^
 V?? / \$ " ' Як " \ \ " < * » ' /
 Ы44 ' А в Р'л'ЧЙЛ' /
 / г т > 19 . . 1\ЗЙ&Ч
 Наш » * 1*?Т»1Р! |
 А ^ б . а * А 1 > < * > 1 » * 1
 Ш1ШЛ » * * ^ МА ' ' ' ' Ч
 шВШш^ * 4 'Л§ий1р\$йг-1Г»
 ЧВЧвЧР^1^ ' © П ж ч г \ Ю
] и

рой также прозрачны, они сливаются с веществом хрусталика и передают ему движения ресничной мышцы. При натяжении связки (расслабление ресничной мышцы) хрусталик уплощается (установка на дальнее видение), при расслаблении связки (сокращение ресничной мышцы) выпуклость хрусталика увеличивается (установка на ближнее видение). Это и называется *аккомодацией глаза*. При нормальном зрении человек способен четко видеть предметы на расстоянии 60 м. Минимальный предел четкого видения меняется с возрастом: в 10 лет - 7 см, в 20 лет - 15 см, в 40 лет - 25 см, в 50 лет - 40 см, что связано с возрастными изменениями хрусталика и развитием дальновзоркости. Глаз человека значительно менее совершенен, чем у многих животных. Так, например, беркут замечает зайца с высоты более 3 км, а сокол - голубя на расстоянии более 8 км.

Стекловидное тело, заполняющее пространство между сетчаткой и хрусталиком, представляет собой прозрачное аморфное межклеточное вещество желеобразной консистенции, его индекс светопреломления (1,334) близок к индексу светопреломления хрусталика (1,32-1,42).

Принцип устройства фотоаппарата аналогичен строению глаза. Роль диафрагмы в глазу выполняет зрачок, который в зависимости от освещенности суживается (при ярком свете) или расширяется (при тусклом свете). Объективом служат хрусталик и стекловидное тело. Световые лучи в глазу попадают на сетчатку, при этом изображение перевернутое.

Пучок света благодаря светопреломляющим средам (и в первую очередь аккомодации хрусталика) попадает на желтое пятно сетчатки, являющееся зоной наилучшего видения. Световые волны достигают колбочек и палочек лишь после того, как пройдут почти всю толщу сетчатки.

На нижней поверхности мозга зрительные нервы перекрещиваются, причем перекрещиваются лишь волокна, идущие от медиальной (носовой) половины сетчатки. В каждом зрительном тракте проходят волокна, несущие импульсы от клеток медиальной половины сетчатки противоположного глаза и латеральной (височной) половины своей стороны. Часть волокон зрительного тракта после «переключения» в одном из подкорковых центров несут импульсы к клеткам коры затылочной доли больших полушарий возле шпорной борозды, где

и заканчиваются (корковый конец зрительного анализатора). Другая часть волокон образует синапсы с нейронами верхнего холмика четверохолмия, откуда нервные импульсы следуют в ядра глазодвигательного нерва, иннервирующие мышцы глаза, мышцу, суживающую зрачок, и ресничную. Таким образом, в ответ на попадание световых волн в глаз зрачок суживается, а глазные яблоки поворачиваются в направлении пучка света.

Вспомогательные органы глаза. Глазное яблоко может вращаться так, чтобы на рассматриваемом предмете сходились обе зрительные оси. Этому, кроме того, способствуют аккомодация, а также движения тела и головы. *Четыре прямые* (верхняя, нижняя, медиальная, латеральная) и *две косые* (верхняя и нижняя) поперечнополосатые мышцы составляют двигательный аппарат глаза. Прямые мышцы поворачивают глазное яблоко в соответствующем направлении, косые - вокруг сагиттальной оси: верхняя вниз и кнаружи, нижняя - вверх и кнаружи. Благодаря содружественному действию указанных мышц движения обоих глазных яблок - синхронные.

Веки защищают глазное яблоко спереди. Они представляют собой кожные складки, ограничивающие глазную щель и



Рис. 162. Слезный аппарат правого глаза:

1 - слезная железа, 2 - верхнее веко, 3 - слезный каналец, 4 - слезное озеро,
5 - слезный мешок, 6 - носослезный проток

закрывающие ее при смыкании. В толще хрящей века заложены открывающиеся по их краям разветвленные сальные (мейбомиевы) железы. Задняя поверхность век покрыта конъюнктивой, которая продолжается в конъюнктиву глаза. Конъюнктивa - тонкая слизистая оболочка, которая ограничивает конъюнктивальный мешок. По краям век располагаются в 2-3 ряда ресницы, в их волосяные сумки открываются выводные протоки сальных и потовых ресничных желез. На каждом веке около 80 ресниц, которые защищают глаза от попадания инородных частиц. Ресницы обновляются примерно в течение 100 дней. Человек регулярно моргает, примерно один раз за 5 секунд.

Слезный аппарат включает одноименную железу и систему слезных путей. От 5 до 12 выводных канальцев открываются в конъюнктивальный мешок. У медиального угла глаза, на краях век, там, где они расходятся, окружая слезное озеро, расположен слезный сосочек, на котором имеются узкие отверстия - слезные точки, дающие начало слезным канальцам (рис. 162), впадающим в слезный мешок, нижний конец которого переходит в носо-слезный проток, открывающийся в полость носа. Вот почему при обильном слезовыделении человек начинает сморкаться.

Слезы увлажняют конъюнктиву глаза и обезвреживают микроорганизмы. Без слез конъюнктивa и роговица высохли бы и человек ослеп. Ежедневно слезные железы вырабатывают около 100 мл слезы. Со слезами выделяются из организма химические вещества, образующиеся при нервном напряжении или эмоциональном стрессе. Гормон пролактин способствует выработке и выделению слезной жидкости, поэтому женщины плачут значительно чаще, чем мужчины. Слеза имеет слабощелочную реакцию, в основном состоит из воды, в которой содержится около 1,5% NaCl, 0,5% альбумина и слизи. Кроме того, в слезе имеется лизоцим, обладающий бактерицидным действием.

Глаз издревле наделялся священными функциями. Поэтому умершему глазу сразу стараются закрыть, дабы Он «не сглазил». В любом языке имеется много эмоциональных эпитетов, связанных с органом зрения. Весьма сложна символика, касающаяся левого и правого глаза, «дурного глаза», количества глаз (циклопы, «третий глаз» и т. п.).

ПРЕДДВЕРНО-УЛИТКОВЫЙ ОРГАН (ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ)

Органы слуха и равновесия (статического чувства) у века объединены между собой в сложную систему, разделенную на три отдела: наружное ухо, среднее ухо и внутреннее ухо (рис. 163).

Наружное ухо. *Ушная раковина* - эластический хрящ сложной формы, на дне которого находится наружное слуховое отверстие. Считают, что расстояние между ушами полагает определению направления источника звука. Одновременно человек получает информацию о времени, фазе и силе звука. Рисунок ушной раковины человека индивидуален, изменяется с возрастом. Мифологичны представления о форме мочки уха, его оттопыренности, символике ношения сержек. Мышцы ушной раковины почти не развиты, поэтому не в состоянии «наострить уши», «держаться ушки на макушке», «держаться ухо остро», «хлопать ушами» и т. п. Ушная раковина отнюдь не массивный рупор. Здесь на маленькой площади встречаются пять нервов различной природы (тройничный, веточки шейного сплетения, промежуточного, языкоглоточного, блуждающего нервов). Отсюда не только обусловлена рефлекторная связь с внутренними органами, но и представительство последних на ушной раковине. Иными словами, на ушной раковине представлена вся чувствительность тела и внутренних органов. Поэтому можно использовать ушную раковину для получения биологически важной информации о состоянии любого органа.

Наружный слуховой проход длиной 33-35 мм закрыт барабанной перепонкой, которая отделяет наружное ухо от среднего. Она представляет собой пластинку толщиной 0,1 мм, имеющую форму эллипса, размерами 9x11 мм. В эпителии, выстилающем наружный слуховой проход, наряду с большим количеством сальных желез имеются особые трубчатые серные железы (видоизмененные потовые), вырабатывающие вязкий, желтоватый секрет - «ушную серу». Вот почему даже при самой сильной жаре у человека из наружного слухового прохода не выделяется пот.

Среднее ухо представляет собой воздухоносную барабанную полость объемом около 1 см³, расположенную в толще пирамиды височной кости. В барабанной полости находятся

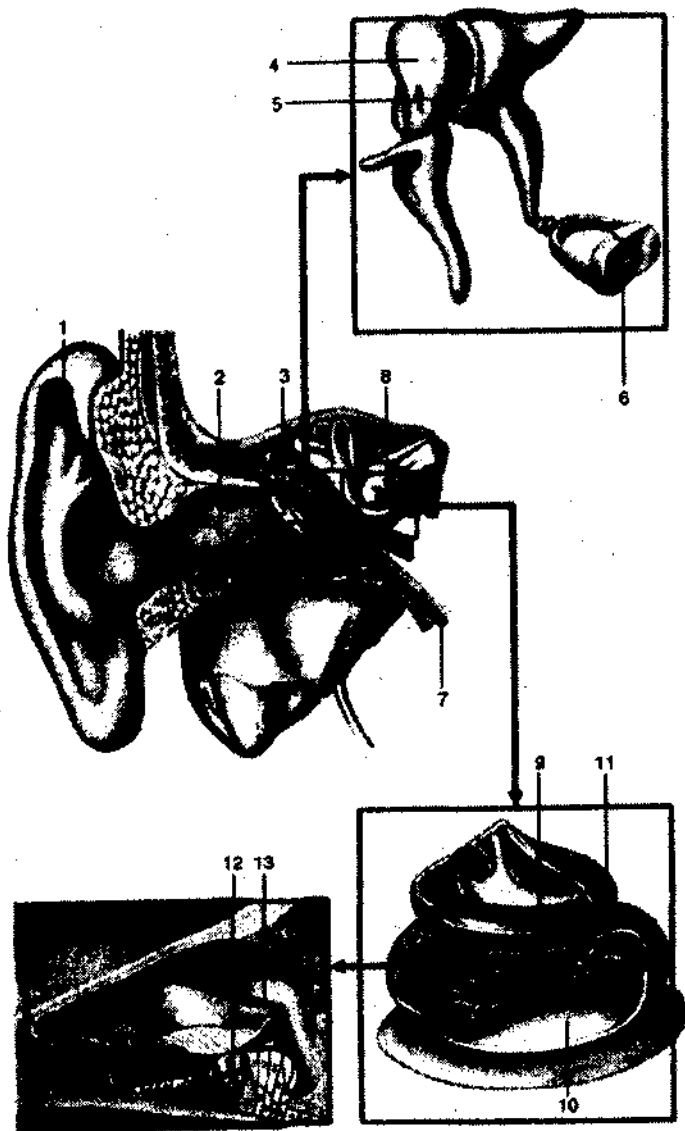


Рис. 163. Орган слуха:

1 – ушная раковина, 2 – наружный слуховой проход, 3 – барабанная перепонка, 4 – молоточек, 5 – наковальня, 6 – стремя, 7 – слуховая труба, 8 – улитка, 9 – лестница преддверия, 10 – барабанная лестница, 11 – улитковый проток, 12 – спиральный (кортиева) орган, 13 – покровная мембрана

три слуховые косточки и сухожилия мышц. Барабанная полость продолжается в слуховую (*евстахиеву*) трубу, которая открывается в носовой части глотки. Труба выполняет очень важную функцию - способствует выравниванию давления воздуха внутри барабанной полости по отношению к наружному. Слуховые косточки (*стремя, наковальня, молоточек*) составляют цепь, передающую звуковые колебания и соединяющую барабанную перепонку с закрытым вторичной барабанной перепонкой окном преддверия, ведущим в полость внутреннего уха. Рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой, а его головка сочленена с телом наковальни. Длинный отросток наковальни сочленяется с головкой стремечка, основание которого входит в окно преддверия. Косточки покрыты слизистой оболочкой. Две мышцы (напрягающая барабанную перепонку и стремечная) регулируют движение косточек.

Внутреннее ухо, расположенное в пирамиде височной кости, состоит из *перепончатого лабиринта*, который залегает в *костном лабиринте*. Между обоими лабиринтами имеется пространство, заполненное перилимфой. Три костных полукружных канала лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: сагиттальной, горизонтальной, фронтальной. Каждый канал имеет по две ножки, одна из которых (ампулярная костная ножка) перед впадением в Преддверие расширяется, образуя ампулу. Соседние ножки переднего и заднего каналов соединяются, образуя общую костную ножку, поэтому три канала открываются в преддверие пятью отверстиями. Костная улитка образует 2,5 витка вокруг горизонтально лежащего стержня-веретена.

Перепончатый лабиринт, повторяющий форму костного, заполнен эндолимфой. Лабиринт состоит из двух частей: вестибулярного и улиткового лабиринтов. *Вестибулярный лабиринт* - периферический отдел статокINETического анализатора (орган равновесия) - состоит из двух мешочков: *эллиптического (маточка)* и *сферического*, которые сообщаются между собой, а также *трех полукружных протоков*, залегающих в одноименных костных каналах. Одна их ножек каждого протока, расширяясь, образует *перепончатые ампулы*. Участки стенки мешочков, выстланные чувствительными рецепторными клетками, называются пятнами, аналогичные участки ампул - гребешками (рис. 164).

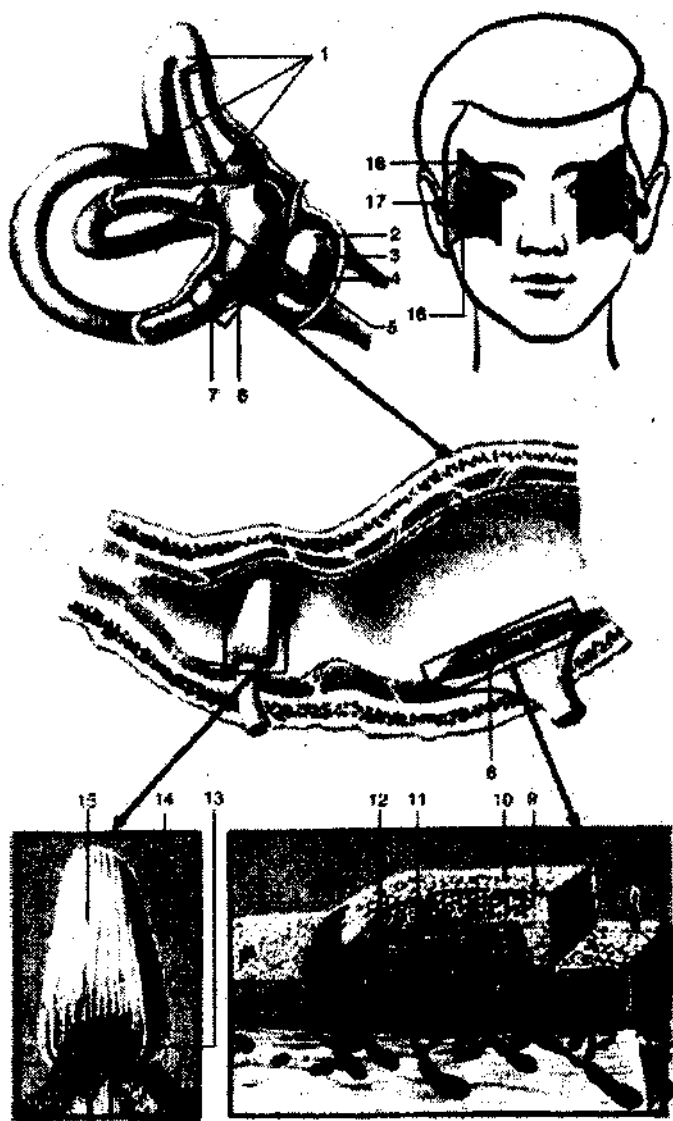


Рис. 164. Орган равновесия:

- 1 – полукружные каналы, 2 – преддверие, 3 – сферический мешочек, 4 – пятно сферического мешочка, 5 – эндолимфатический проток, 6 – эллиптический мешочек, 7 – ампула, 8 – отолитовый аппарат, 9 – статоконы, 10 – мембрана статоконий, 11 – поддерживающие клетки, 12, 13 – волосковые сенсорные клетки, 14 – ампулярный гребешок, 15 – купол, 16 – латеральный полукружный канал, 17 – передний полукружный канал, 18 – задний полукружный канал

Эпителий пятен содержит воспринимающие (рецепторные) волосковые клетки, на верхних поверхностях которых имеется по 60-80 волосков (микроворсинок), обращенных в полость лабиринта. Кроме волосков, каждая клетка снабжена одной ресничкой. Поверхность клеток покрыта студенистой мембраной, содержащей кристаллы углекислого кальция (статолиты). Мембрана поддерживается статическими волосками волосковых клеток.

Нервные окончания разветвляются, окружая наподобие чаш рецепторные клетки, формируют синапсы с их телами. Рецепторные клетки пятен воспринимают изменения силы тяжести, прямолинейные движения и линейные ускорения. *Ампулярные гребешки* выстланы аналогичными волосковыми клетками и покрыты желатинообразным куполом, в который проникают реснички. Они воспринимают изменение углового ускорения.

При изменении силы тяжести, положения головы, тела, при ускорении движения мембрана скользит, а купол смещается. Это приводит к напряжению волосков, что вызывает изменение активности различных ферментов волосковых клеток и возбуждение мембраны, которое в конечном итоге передается ядрам мозжечка, спинному мозгу и коре теменной и височной долей больших полушарий, где находится корковый центр анализатора равновесия.

Улитковый лабиринт - периферический конец слухового анализатора залегает в костной улитке. Костный спиральный канал разделяет проток на три части, занимая среднюю из них: верхняя - так называемая лестница преддверия, нижняя - барабанная лестница. В них находится перил имфа. Улитковый проток заполнен эндолимфой и представляет собой соединительнотканый мешок длиной около 3,5 см. Улитковый проток на поперечном разрезе имеет треугольную форму. На барабанной стенке и по всей длине улиткового канала располагается воспринимающий звуки *спиральный орган* (кортиева). По всей его длине тянется в виде спирали покровная мембрана - лентовидная пластинка желеобразной консистенции, касаясь вершин его рецепторных волосковых клеток, лежащих на базилярной соединительнотканной мембране. Мембрана образована примерно 24 тыс. тонких радиальных коллагеновых волокон, длина которых возрастает от основания улитки к ее вершине.

Рецепторные клетки несут на своей поверхности слуховые волоски (микроворсинки), верхушки которых прикрепляются к описанной покровной пластинке. К телам волосковых клеток подходят нервные окончания, образующие с ними синапсы. Тела афферентных нейронов (первые нейроны) залегают в спиральном ганглии, расположенном в толще спиральной костной пластинки. Высокие звуки раздражают только волосковые клетки, расположенные на нижних завитках улитки, а низкие звуки - волосковые клетки вершины улитки и часть клеток на нижних завитках.

Звуковые волны через наружный слуховой проход достигают барабанной перепонки. Ее колебания передаются через цепь слуховых косточек на окно преддверия, что вызывает передвижение перилимфы и воспринимается в улитковом протоке эндолимфой. Благодаря этому происходит волнообразное движение основной мембраны, которая в зависимости от частоты и интенсивности звука колеблется по всей своей длине (рис. 165). Эти колебания вызывают в волосковых клетках определенные химические процессы, в результате кото-

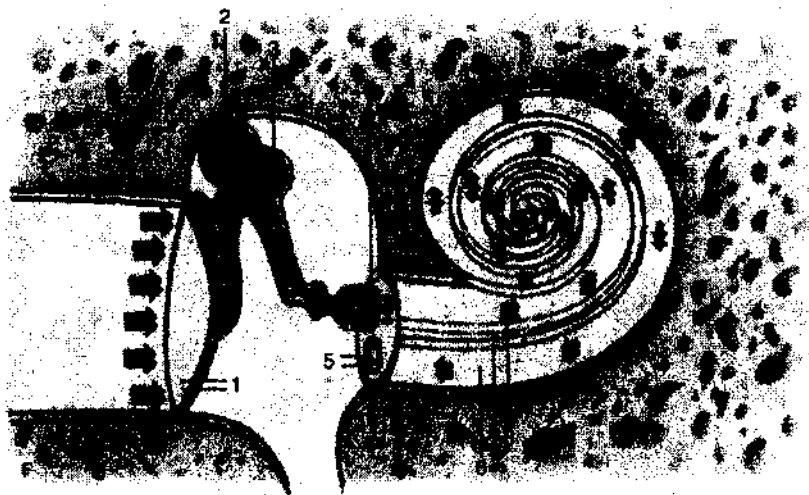


Рис. 165. Распространение звуковой волны (показано стрелками) в наружном среднем и внутреннем ухе:

- 1 - барабанная перепонка, 2 - молоточек, 3 - наковальня, 4 - стремя, 5 - круглое окно, 6 - барабанная лестница, 7 - улитковый проток, 8 - лестница преддверия

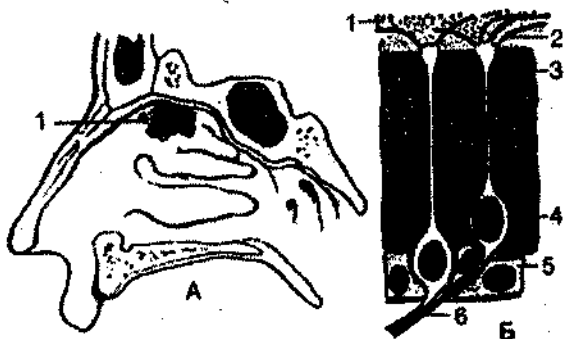


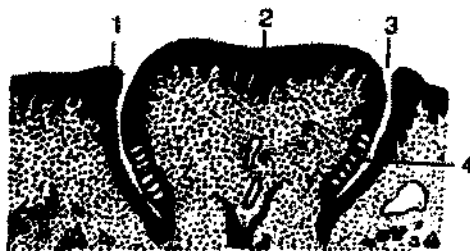
Рис. 166. Орган обоняния:

А – обонятельная область слизистой оболочки полости носа (1); Б – схема строения обонятельного эпителия: 1 – слой слизи, 2 – обонятельные жгутики, 3 – опорная клетка, 4 – рецепторная клетка, 5 – базальная клетка, 6 – аксоны рецепторных клеток

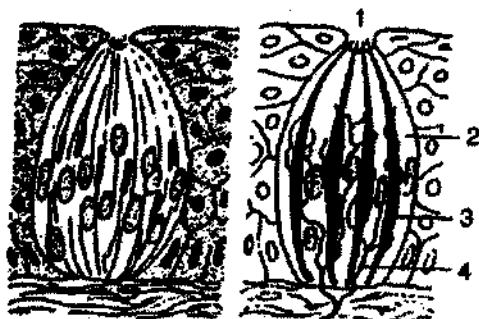
ко различным групп запах, человек способен различить около трех тысяч. Человек ощущает запах при концентрации около 500 млн молекул в 1 м^3 воздуха. У многих животных обоняние развито значительно лучше, чем у человека. Так, например, собака различает до **100 000** запахов при концентрации вещества около **200 000** молекул в 1 м^3 воздуха, т. е. в **2500** раз меньше, чем человек. Асамец бабочки «ночной павлиний глаз» способен уловить запах неоплодотворенной самки на расстоянии более **10 км**

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса у человека образован примерно **2000** вкусовых почек, расположенных в толще многослойного эпителия боковых поверхностей желобоватых, листовидных и грибовидных сосочков языка, а также в слизистой оболочке неба, зева и надгортанника (рис.167). На вершине вкусовой почки имеется отверстие, которое ведет в маленькую ямку, образованную верхушками вкусовых клеток. На верхней поверхности каждой вкусовой клетки имеется около 40-50 микроворсинок. Нервные волокна заходят во вкусовую почку и образуют множество синапсов с вкусовыми клетками. Растворенное



А



Б

Рис. 167. Схема строения органа вкуса:

- А – сосочек, окруженный валом:
 1 – валлик, 2 – сосочек,
 3 – ролик, 4 – вкусовые почки;
 Б – схема строения вкусовой
 почки: 1 – вкусовая пора,
 2 – поддерживающая клетка,
 3 – вкусовая клетка, 4 – нервное
 волокно

вещество, обладающее вкусом, проникает во вкусовые почки через отверстие на его вершине, реагирует с рецепторными белками цитолеммы микроворсинок, в результате чего возникает нервный импульс. Для возникновения сладкого вкуса достаточно содержания в продукте 0,5% сахара, соленого – 0,25% соли, горького – 0,002% и кислого – 0,001% кислоты.

Импульс передается по ветвям VII, IX, X пар черепных нервов, через ряд подкорковых центров к корковому концу вкусового анализатора, расположенному в коре парагиппокампальной извилины, крючке и аммоновом роге больших полушарий головного мозга.

КОЖА

Кожа выполняет многообразные функции: защитную, терморегуляционную, дыхательную, обменную, является депо крови и органом осязания (анализатор общей чувствительности). Железы кожи вырабатывают пот, кожное сало. С потом

у человека в течение суток в обычных условиях выделяется около 500 мл воды/солей, конечных продуктов азотистого обмена. Кожа активно участвует в обмене витаминов, особенно важен синтез в коже витамина *V* под влиянием ультрафиолетовых лучей. Площадь кожного покрова взрослого человека достигает 1,5-2 м². Эта поверхность является рецепторным полем осязания, болевой, температурной чувствительности и важнейшей эрогенной зоной.

Кожа состоит из эпидермиса и дермы (рис. 168). *Эпидермис* - это многослойный плоский ороговевающий эпителии, толщина которого зависит от выполняемой функции. Так, на участках, подвергающихся постоянному механическому давлению, его толщина достигает 0,5-2,3 мм (например, ладони, подошвы); на груди, животе, бедре, плече, предплечье, шее толщина не превышает 0,02-0,05 см. Пигментация кожи зависит от количества меланоцитов - пигментных клеток. Пигментация у представителей разных рас различна.

Дерма, или собственно кожа, толщиной 1-2,5 мм образована соединительной тканью. В ней различают сосочковый и сетчатый слои. Благодаря наличию сосочков на поверхности кожи видны гребешки, разделенные бороздками. Сложное переплетение гребешков и бороздок образует рисунок, индивидуальный для каждого человека и не меняющийся в течение всей его жизни. В сосочковом слое имеются гладкие мышечные клетки. В сетчатом слое залегают корни волос, потовые и сальные железы. Подкожная клетчатка содержит жировую ткань. Этот слой играет важную роль в терморегуляции и является жировым депо организма.

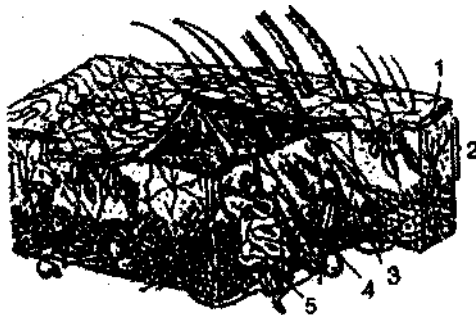


Рис. 168. Диаграмма схематического строения кожи человека:

1 - эпидермис, 2 - дерма, 3 - волос, 4 - сальные железы, 5 - потовая железа

Волосы - производное эпидермиса. Почти вся кожа покрыта волосами. Всего на теле человека от 200 тыс. до 1 млн волос. Исключение составляют ладони, подошвы, переходная часть губ, головка полового члена и малые половые губы. Наибольшее число волос обычно на голове. Характер оволосения зависит от пола, возраста и относится к вторичным половым признакам. Волос имеет выступающий над поверхностью кожи стержень и корень, лежащий в толще кожи. Длина стержня колеблется от 1-2 мм до 1,5 м, а толщина от 0,005 до 0,6 мм. Корень волоса расположен в волосяном фолликуле. Волосы меняются в сроки от 2-3 месяцев до 2-3 лет. Длина волос изменчива, связана с генетическими факторами, полом, возрастом, волосы растут со скоростью около 0,2 мм в сутки.

Подобно волосам ногти также являются производными эпидермиса. Ноготь представляет собой роговую пластинку, лежащую на ногтевом ложе, ограниченную у основания и с боков ногтевыми валиками. Ногти чувствительностью не обладают и кажутся поэтому, как и волосы, «мертвыми», т. е. как бы живущими независимо от тела. По форме и естественному цвету пытаются зачастую определить свойства человека, его судьбу. Ногти растут со скоростью около 0,15 мм в сутки, на пальцах кистей сменяются каждые 3, а на пальцах стоп - каждые 4,5 мес. На протяжении жизни человек отстригает примерно 4 метра ногтей!

Железы кожи относятся потовые, сальные и молочные. Последние описаны ранее. Количество *потовых желез* около 2-2,5 млн, они представляют собой простые трубчатые железы. Секрет потовых желез - пот, который на 98% состоит из воды и 2% органических и неорганических веществ (минеральные соли, мочевины, мочевая кислота). С потом теряется большое количество воды, микроэлементов. При испарении пота теплоотдача усиливается, что является одним из важных механизмов терморегуляции. Потовая система - это не только наша система охлаждения, но и своеобразный половой признак, несущий запаховую информацию. В течение суток при обычном режиме человек выделяет около 0,7 л пота, однако в жарком климате потоотделение может достигнуть 4 л в сутки, при интенсивной физической нагрузке - до 10 л.

Сальные железы отсутствуют лишь на ладонях и подошвах, наибольшее количество их на голове, спине. Вырабатываемое ими кожное сало, будучи бактерицидным, не толь-

ко смазывает волосы и эпидермис, но в известной мере предохраняет его от микробов. В периоде полового созревания у мальчиков функция сальных желез активизируется, что связано с влиянием мужских половых гормонов.

Кожа иннервируется чувствительными нервами, отходящими от спинномозговых и черепных нервов, а также волокнами вегетативных нервов, подходящих к сосудам, гладким мышечным волокнам и железам. Кожа весьма обильно снабжена нервными окончаниями. В зависимости от характера воспринимаемого раздражения различают *терморецепторы*, *механорецепторы* и *ноцирецепторы*. Первые воспринимают изменения температуры, вторые - прикосновения к коже, ее сдавливание, третьи - болевые раздражения. Эти виды кожной чувствительности в совокупности с проприорецепцией и болевой чувствительностью всего тела могут быть объединены в *соматовисцеральную чувствительность*, которая отличается от описанных выше признаков (зрение, слух, обоняние, вкус). Рецепторы соматовисцеральной чувствительности разбросаны по всему телу и не образуют обособленных органов чувств. Аfferентные нервные волокна, по которым распространяются импульсы от указанных рецепторов, являются дендритами чувствительных клеток, залегающих в спинномозговых узлах и чувствительных узлах черепных нервов.

Осязание (механорецепция) включает восприятие ощущений давления, прикосновения, вибрации, щекотки, которые воспринимаются лишь в определенных осязательных точках кожи. В среднем на 1 см^2 кожи приходится около 170 чувствительных нервных окончаний. Наибольшая плотность осязательных точек в коже губ и подушечках пальцев, наименьшая - на спине, плечах, бедрах. В коже человека преобладают рецепторы прикосновения. По-видимому, каждый отдельный рецептор воспринимает определенное осязательное ощущение, но при воздействии на кожу различных механических стимулов одновременно реагирует несколько типов рецепторов. Терморецепторы воспринимают соответствующие раздражений, причем различные точки кожи воспринимают тепло или холод, последние преобладают. Наиболее чувствительна к температурным раздражителям кожа лица, на 1 см^2 которой приходится от 16 до 19 Холодовых Точек, в то время как вся кожа лица воспринимает тепло. На 1 см^2 кожи кисти приходится 1-5 холодных точек и лишь 0,4-0,5 тепловых.

Количество болевых точек кожи значительно больше, чем тактильных (примерно в 9 раз) и температурных (примерно в 10 раз). Болевые ощущения воспринимаются ноцирецепторами. Время реагирования кожи различно для разных ощущений: 0,9 с для боли; 0,2 с для осязания; 0,1 с для температурных. Особенно развита чувствительность кисти - пальцев; так, кожа пальца способна воспринять вибрацию с амплитудой 0,02 мкм.

Э Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите общую модель строения сенсорной системы.
л. Что мы ощущаем?
3. Перечислите и охарактеризуйте органы чувств.
4. Назовите оболочки глазного яблока. Расскажите их строение.

п п п, ^ * 3 0 * т м а н а т о м и ч е с к и е с т р у к т у р", относящиеся к прозрачным средам глаза/какова функция каждой из них?

б. Перечислите вспомогательные органы глаза, лизато а И С У Й Т е С Х е М у П Р о в о Д я щ е г о п у т и з р и т е л ь н о г о а н а -

8. Перечислите отделы органа слуха и равновесия.
9. Перечислите анатомические образования, выделяемые в перепончатом лабиринте внутреннего уха.

10. Как построены анатомические образования вестибулярного аппарата внутреннего уха (пятна и гребешки), транс- и ^ п у л Г с Т ¹⁴¹¹⁶ Э Н Е Р Г Ш о Д В И Ж Е Н И Я т е л а <<*•"•>> в нервный

п. Какими видами клеток представлен слуховой (кортиев) орган? Как они располагаются друг относительно друга?

г. Опишите проводящие пути и центры анализаторов слуха и равновесия.

13. Укажите, какое место в слизистой оболочке полости носа занимает обонятельная область.

14. Назовите виды эпителиальных клеток слизистой оболочки в области обонятельной области, назовите назначение клетки каждого вида.

15. Назовите извилины головного мозга, к которым направляются нервные импульсы от органа обоняния.

16. Перечислите клетки, образующие вкусовую луковицу.

17. Где находится корковый ^и центр вкуса.'

18. Перечислите клеточные слои эпидермиса кожи.

19. Благодаря каким структурам дермы образуются на поверхности кожи гребешки и бороздки, формирующие индивидуальный рисунок, имеющий значение в криминалистике /

20. Перечислите, какие виды волос выделяют на теле человека. Приведите примеры.

21. Укажите, какие изменения в структуре волос приводят к тому, что волосы седеют.

22. Какие типы рецепторов кожи вы знаете?

ЭНДОКРИННЫЙ АППАРАТ

Эндокринология {греч. епслоп - внутри, кппо - выделяю
Юеоз -слово, учение)- это наука о железах внутренней секреции. Эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют вырабатываемые ими гормоны (*греч.* погтао - побуждаю, привожу в движение) или инкреты непосредственно в кровь или лимфу.

Выделяемые гормоны отличаются от других биологически активных веществ рядом свойств:

1. Действие гормонов носит дистантный характер - иными словами, органы, на которые гормоны действуют, расположены далеко от железы.

2. Действие гормонов строго специфично. Некоторые гормоны действуют лишь на определенные клетки-мишени, другие на множество различных клеток.

3. Гормоны обладают высокой биологической активностью

4. Гормоны действуют только на живые клетки. Гормоны участвуют в регуляции гомеостаза (постоянства внутренней среды), в обмене веществ, влияют на рост, дифференцировку, размножение; обеспечивают ответную реакцию организма на изменения внешней среды. Эндокринные железы анатомически и топографически разобщены (рис. 169).

В настоящее время принято деление эндокринных желез на *зависимые* и *не зависящие от передней доли гипофиза*. К первым относятся щитовидная железа, надпочечник (корковое вещество) и половые железы. Взаимоотношения между передней долей гипофиза и зависящими от нее железами строятся по типу прямых и обратных связей. Тропные {греч *гороз - направление) гормоны передней доли гипофиза активизируют деятельность указанных желез, а их гормоны, в свою очередь, воздействуют на нее, угнетая образование и выделение соответствующего гормона. Прочие железы (параши-

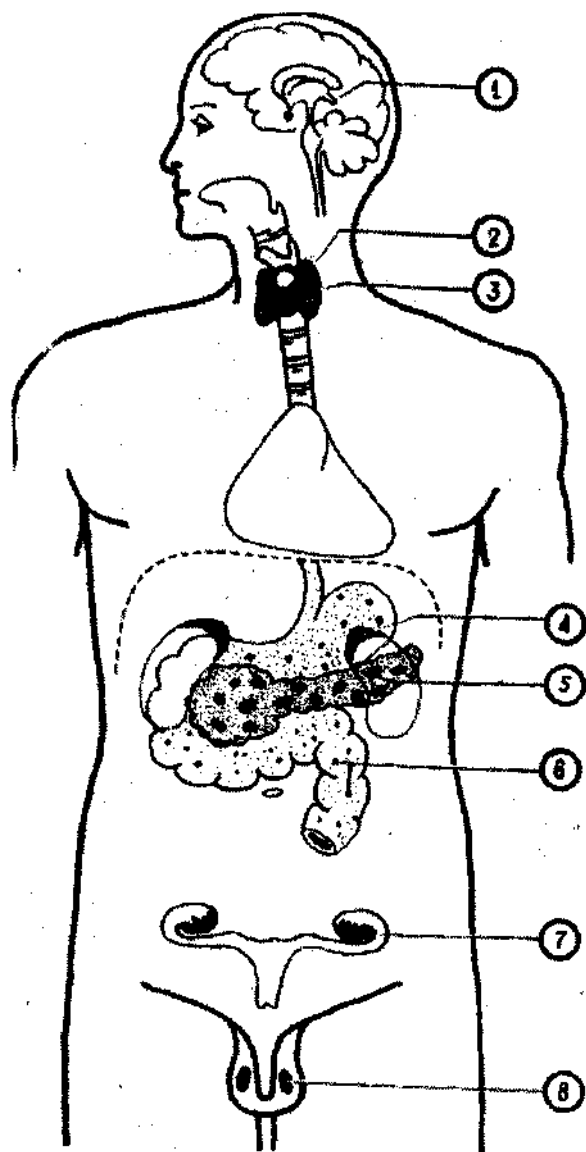


Рис. 169. Эндокринные железы:

1 – гипофиз, 2 – паращитовидные железы, 3 – щитовидная железа, 4 – надпочечники,
 5 – эндокринная часть поджелудочной железы, 6 – эндокринные клетки
 желудочно-кишечного тракта, 7 – яичник, 8 – яичко

регулирует функции желез внутренней секреции. Это осуществляется как путем непосредственной иннервации желез, так благодаря регуляции гипоталамусом деятельности гипофиза

Гипоталамус является высшим центром регуляции эндокринных функций, он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в общую нейроэндокринную систему* координирует нервные и гормональные механизмы регуляции функций внутренних органов (рис. 170). В гипоталамусе имеются нейроны обычного типа и нейросекреторные клетки. И те и другие вырабатывают белковые секреты и медиаторы, однако в нейросекреторных клетках синтез белка преобладает, а нейросекрет выделяется в лимфу и кровь. Эти клетки формируют нервный импульс в нейрогормональный. *Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс, в котором первый играет регулирующую, а второй эффекторную роль.* Гипоталамус выделяет две группы веществ, которые воздействуют на клетки передней доли гипофиза; рилизинг-факторы, или либерины, стимулирующие синтез и выделение ими гормонов (кортиколиберин, люлиберин, соматолиберин, тиреолиберин и фоллиберин), статины тормозят синтез и выделение гормонов (дофамин и соматостатин). Гипофиз отвечает на поступающие в него из гипоталамуса сигналы выработкой своих тройных гормонов, которые направляются к периферическим эндокринным железам. Кроме того, супраоптическое и паравентрикулярное ядра гипоталамуса вырабатывают вазопрессин и окситоцин, которые по разветвлениям аксонов нейросекреторных клеток поступают в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью. В табл. 23 приведены сведения об эндокринных железах и их гормонах.

ГИПОФИЗ

Гипофиз является важнейшей железой внутренней секреции, которая регулирует деятельность целого ряда эндокринных желез. Он расположен в гипофизарной ямке турецкого седла клиновидной кости. Воронка соединяет гипофиз с гипоталамусом. Масса гипофиза у мужчин 0,5-0,6 г, у женщин 0,6-0,7 г. Будучи анатомически единым, гипофиз делится на две доли, имеющие различное происхождение: передняя доля (аденоги-

Железы внутренней секреции	Название гормонов, состав	Характер действия
Щитовидная	Тироксин (тетраiod-тиронин, триiod TM -ронин) (регулируется ТТГ)	Обеспечение роста, умственного и физического развития; стимуляция энергетического обмена, синтеза белка и окислительного катаболизма жиров и углеводов, поглощения кислорода и метаболизма всех клеток; повышение чувствительности клеток к катехоламинам; активация натриевого насоса
	Тиреокальцитонин	Регуляция метаболизма кальция и фосфора, снижение уровня кальция в крови
Паращитовидная	Паратгормон	Регуляция метаболизма кальция и фосфора, повышение уровня кальция в крови
	Инсулин	Регуляция обмена углеводов, белков, жиров, снижение уровня сахара в крови
Поджелудочная	Глюкагон	Стимуляция распада гликогена, повышение уровня сахара в крови
	Соматостатин	Регуляция выделения инсулина и глюкагона клетками островков поджелудочной железы; торможение двигательной активности и секреции двенадцатиперстной кишки
Надпочечники	Гидрокортизон (кортизол)(регулируется АКТГ)	Регуляция обмена углеводов, белков, жиров, катаболическое действие, противовоспалительное действие, повышение устойчивости к инфекции
а) корковый слой	Альдостерон	Регуляция минерального обмена и водно-солевого равновесия, увеличение активного транспорта натрия через клеточные мембраны, повышение реабсорбции натрия и воды в канальцах нефрона. Аналогичное влияние на клетки потовых, слюнных и кишечных желез. Участие в адаптации организма к повышенной температуре окружающей среды
	Андрогены	см. гормоны половых желез

Окончание табл. 23

Железы внутренней секреции	Название гормонов, состав	Характер действия
б) мозговой слой (не зависит от гипофиза)	Адреналин и норадреналин (катехоламины)	Симпатическая стимуляция. Увеличение частоты силы сердечных сокращений и кровотока в мышцах, мозге, миокарде. Увеличение вентиляции легких, доставки кислорода к мышцам, сердцу и мозгу. Повышение содержания глюкозы и жирных кислот в крови
Яичники	Эстрадио л, эстрон (регулируется ФСГ)	Половая дифференцировка у эмбриона, развитие половых органов, вторичных половых признаков, половое поведение. Обеспечение пролиферативной фазы эпителия слизистой оболочки матки. Анаболическое действие
	Прогестерон (регулируется ЛГ)	Подготовка слизистой оболочки матки к имплантации зародыша. Нормальное протекание беременности. Катаболический эффект
Семенники (яички)	Тестостерон (регулируется ЛГ)	Половая дифференцировка у эмбриона, развитие половых органов, вторичных половых признаков, половое поведение. Анаболическое действие
Эпифиз	Мелатонин	Выработка и концентрация пигмента в пигментных клетках, влияние на репродуктивную функцию
	Серотонин	Регуляция двигательной активности желудочно-кишечного тракта, выделение слизи. Серотонинергические нейроны головного мозга участвуют в регуляции поведения, она, терморегуляции

пофиз), которая крупнее (70–80% от всей массы), и задняя доля (нейрогипофиз).

Передняя доля образована эпителиальными перекладинами, между ними располагаются тонкие соединительнотканые прослойки, в которых лежат синусоидные капилляры. Задняя доля образована мелкими многоотростчатыми клетками! питуицитами и аксонами клеток ядер гипоталамуса, которые вырабатывают гормоны вазопрессин и окситоцин. По этим аксонам гормоны транспортируются в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью.

Секреция гормонов гипофизозависимых желез регулируется по принципу обратной связи: при снижении концентрации определенного гормона в крови соответствующие клетки гипоталамуса вырабатывают Либерины, который поступает по разветвлениям аксонов в переднюю долю гипофиза. В ответ на это клетки передней доли гипофиза выделяют тропный гормон, стимулирующий образование гормона клетками конкретной железы. И наоборот, повышение содержания гормона в крови является сигналом для клеток гипоталамуса прекратить выработку либерина, клетки гипофиза отвечают на это замедлением секреции и освобождением тройного гормона, что приводит к подавлению секреции гормона эндокринной железой. Иными словами, *уровень гормона в крови регулируется по принципу обратной связи.*

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа расположена на шее впереди гортани и верхнего отдела трахеи. В ней различают две доли и перешеек. Масса железы взрослого человека составляет 20–30 г, в старческом возрасте меньше. Железа покрыта снаружи фиброзной капсулой, от которой внутрь железы отходят перегородки трабекулы, которые, разветвляясь, разделяют ее на дольки. Паренхима железы состоит из пузырьков-фолликулов, являющихся основными структурными и функциональными единицами. Стенка фолликула образована одним слоем тироцитов, лежащих на базальной мембране. Форма тироцита зависит от его функционального состояния: чем клетка выше, тем активнее в ней происходят синтетические процессы. В полости фолликула содержится густой вязкий коллоид

щитовидной железы. Тироциты вырабатывают белковый компонент тиреоглобулина, кроме того, они захватывают йод. Йодирование молекул происходит в полости фолликула, в коллоиде. Под влиянием тиреотропного гормона передней доли гипофиза усиливается синтез гормона, поглощение клетками йода и йодирование, а также расщепление тиреоглобулина. Коллоид захватывается псевдоподиями тироцитов, поступает из фолликула в клетку, подвергается воздействию лизосомальных ферментов, в результате чего освобождаются три- и тетраiodтиронин, которые проходят через тироциты и поступают в капилляры.

В стенках фолликулов наряду с тироцитами между ними в базальной мембране имеются более крупные, светлые *околофолликулярные клетки* (их верхушка не достигает просвета фолликула), продуцирующие гормон *тиреокальцитонин*, участвующий в регуляции обмена кальция и фосфора. Этот гормон является антагонистом гормона парашитовидной железы. Он тормозит всасывание кальция из костей и уменьшает содержание кальция в крови.

НАДПОЧЕЧНИК

Надпочечники располагаются забрюшинно в толще околопочечного жирового тела на уровне XI-XII грудных позвонков, причем правый несколько выше левого. Масса одного надпочечника взрослого человека около 8-13 г. Беременность вызывает некоторое увеличение массы желез.

Будучи анатомически единым, надпочечник по существу состоит из двух желез, представленных корковым и мозговым веществами.

В **корковом веществе** различают три зоны: клубочковую (наружную), пучковую (среднюю) и сетчатую (на границе с мозговым слоем). Указанные зоны достаточно четко отделены друг от друга анатомически и, по современным воззрениям, вырабатывают различные гормоны: *клубочковая* - минералокортикоиды (альдостерон), *пучковая* - глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизон и кортикостерон), *сетчатая* - андрогены, эстрогены и прогестерон (последние в небольшом количестве). Передняя доля гипофиза регулирует глюкокортикоидную и андрогенную функции (АКТГ).

Мозговое вещество продуцирует небольшое количество адреналина и норадреналина, и лишь при воздействии на организм сильных раздражителей секреция резко усиливается.

ПАРАЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Две пары мелких желез располагаются на задней поверхности долей щитовидной железы. Железы образованы паратироцитами, которые продуцируют белковый паратиреоидный гормон, регулирующий уровень кальция и опосредованно фосфора в крови, тем самым оказывая влияние на возбудимость нервной и мышечной систем. После удаления паращитовидных желез уровень кальция в крови снижается, а фосфора повышается. Гормон действует на кости, вызывая усиление функции остеокластов, которые производят деминерализацию костной ткани, выделение Ca^{2+} в кровь, тем самым поддерживается определенный уровень Ca^{2+} в крови. Избыток фосфора, также выделяющийся при этом из кости, удаляется почками. Вместе с тем гормон способствует уменьшению выделения кальция почками и увеличению его всасывания в кишечнике. Антагонистом паратиреоидного гормона является тиреокальцитонин, вырабатываемый околофолликулярными клетками щитовидной железы. Секреция обоих гормонов контролируется уровнем кальция в крови. Его снижение приводит к возбуждению секреции паратиреоидного гормона и соответственно к выделению кальция в кровь. Повышенный уровень кальция приводит к активизации околофолликулярных клеток щитовидной железы, они выделяют тиреокальцитонин, который усиливает фиксацию кальция, тем самым понижая его уровень.

ПАНКРЕАТИЧЕСКИЕ ОСТРОВКИ

Поджелудочная железа состоит из экзокринной и эндокринной частей. Экзокринная часть описана в разделе «Органы пищеварения». Эндокринная часть образована группами панкреатических островков (островки Лангерганса), которые сформированы клеточными скоплениями, богаты-

ми капиллярами. Общее количество островков колеблется в пределах 1-2 млн, а диаметр каждого 100-300 мкм. Клетки островков содержат множество покрытых мембраной гранул. Преобладают р-клетки (60-80%), которые секретируют инсулин; наряду с ними имеются а-клетки (10-30%), вырабатывающие глюкагон; Б-клетки (около 10%), которые синтезируют соматостатин. Последний угнетает выработку гипофизом гормона роста и синтез ферментов клетками экзокринной части поджелудочной железы, а также выделение инсулина и глюкагона р- и а-клетками. Открытие инсулина **Ф. Бантингом и Ч. Вестом (1922)** спасло миллионы жизней больных сахарным диабетом. За это открытие оба ученых были удостоены Нобелевской премии. Инсулин оказывает многостороннее влияние на организм, главным является снижение содержания сахара в крови. При повышении концентрации сахара в крови секреция инсулина р-клетками усиливается, и количество сахара уменьшается: это является стимулом для а-клеток, в которых активируется синтез глюкагона. Последний способствует распаду гликогена в печеночных клетках и выходу сахара в кровь.

ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО

Эпифиз располагается в бороздке между верхними холмиками четверохолмия и прикреплен поводками к обоим зрительным буграм. Эпифиз округлой формы, масса его у взрослого человека не превышает 0,2 г.

Эпифиз покрыт снаружи соединительнотканной капсулой, от которой внутрь железы отходят соединительнотканые трабекулы, разделяющие ее на дольки, состоящие из клеток двух типов: железистых пинеалоцитов и глиальных. Функция пинеалоцитов имеет четкий суточный ритм: ночью синтезируется мелатонин, днем - серотонин. Этот ритм связан с освещенностью, при этом свет вызывает угнетение синтеза мелатонина. Воздействие осуществляется при участии гипоталамуса. В настоящее время считают, что эпифиз регулирует функцию половых желез, в первую очередь половое Созревание, а также выполняет роль «биологических часов», которые регулируют циркадианные ритмы.

ДИФФУЗНАЯ НЕЙРОЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА (АРШ-СИСТЕМА)

В организме человека имеются клетки, продуцирующие вещества, обладающие гормональным действием. Эти клетки разбросаны в организме в виде клеточных групп или отдельных клеток. Все они объединены в АРШЭ-систему, к которой относятся парафолликулярные клетки щитовидной железы, клетки мозгового вещества надпочечников, нейросекреторные клетки гипоталамуса, пинеалоциты эпифиза, паратиреоциты околощитовидных желез, эндокриноциты передней доли гипофиза, плаценты, поджелудочной железы, желудочно-кишечного тракта. АРШ-система дополняет и связывает между собой нервную и эндокринную системы, осуществляя весьма чувствительный контроль гомеостаза.

ГОМЕОСТАЗ

Гомеостаз (*греч.* Ботоюв - такой же, сходный, зБавгв - стабильность, равновесие) - это совокупность скоординированных реакций, обеспечивающих поддержание или восстановление постоянства внутренней среды организма. В середине XIX в. французский физиолог Клод **Бернар** ввел понятие о внутренней среде, которую рассматривал как совокупность жидкостей организма. Это понятие расширил американский физиолог Уолтер Кэннон, который подразумевал под внутренней средой всю совокупность жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость), которые участвуют в обмене веществ и поддержании гомеостаза.

Организм человека приспосабливается к постоянно меняющимся условиям внешней среды, однако при этом внутренняя среда остается постоянной и ее показатели колеблются в очень узких границах. Поэтому человек может жить в различных условиях окружающей среды. Некоторые физиологические параметры регулируются особенно тщательно и тонко, например температура тела, артериальное давление, содержание глюкозы, газов, солей, ионов кальция в крови, кислотно-щелочное равновесие, объем крови, ее осмотическое давление, аппетит и многие другие. Регуляция осуществляется по принципу отрицательной обратной связи между рецепторами, улавливающими изменения указанных показателей и управляющих системами. Так, уменьшение одного из параметров улавливается соответствующим рецептором, от которого импульсы направляются в ту или иную структуру мозга, по команде которого вегетативная нервная система включает сложные механизмы выравнивания наступивших изменений.

Мозг использует для поддержания гомеостаза две основные системы: вегетативную и эндокринную. Напомним, что главная функция вегетативной нервной системы - это сохра-

нение постоянства внутренней среды организма, которое осуществляется благодаря изменению активности симпатической и парасимпатической частей вегетативной нервной системы. Последняя, в свою очередь, контролируется гипоталамусом, а гипоталамус - корой головного мозга. Эндокринная система регулирует функцию всех органов и систем посредством своих гормонов. Причем сама эндокринная система находится под контролем гипоталамуса и гипофиза.

Э Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Перечислите основные эндокринные железы.
2. Охарактеризуйте гормоны и перечислите их основные функции.
3. Приведите классификацию желез внутренней секреции, на чем она основана.
4. Расскажите о строении и функциях гипоталамо-гипофизарной системы.
5. Назовите доли гипофиза, вырабатываемые в них гормоны и расскажите об их функциях.
6. Расскажите о строении щитовидной железы и функциях ее гормонов.
7. Из каких желез состоят надпочечники? Расскажите об их гормонах.
8. Опишите панкреатические островки и их гормоны.
9. Расскажите о строении и функциях эпифиза. Почему эпифиз называют третьим глазом?
10. Как поддерживается постоянство внутренней среды организма?

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. *Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф К., Уотсон Дж.* Молекулярная биология клетки: В 5 т. М., 1987.
2. *Сапин М. Р., Билич Г.Л.* Анатомия человека: В 2 кн. М.: Высш. шк., 1996.
3. Физиология человека: В 3 т./Под ред. Р. Шмидта и Г. Тревса. М.: Мир, 1996.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
КЛЕТКА	A %
Клеточная теория	5
Прокариотические и эукариотические клетки	8
Химическая организация клетки	9
Строение клетки	16
Биологические мембраны	18
Поверхностный комплекс	21
Межклеточные соединения	28
Микроворсинки	30
Ядро	31
Хромосомы и ядрышки	34
Кариотип	38
Цитоплазма	39
Гиалоплазма	39
Органеллы	40
Органеллы общего значения	40
<i>Немембранные органеллы</i>	40
<i>Цитоскелет</i> >;	40
<i>Клеточный центр</i>	44
<i>Рибосомы Ц, \Л</i>	45
Мембранные органеллы	46
<i>Митохондрий</i>	47
<i>Эндоплазматическая сеть</i>	50

<i>Комплекс Гольджи</i>	52
<i>Лизосомы</i>	58
<i>Пероксисомы</i>	61
Специальные оргавеллы	62
<i>Реснички и жгутики</i>	62
Включения	65
Целостные реакции клетки	66
Эндоцитоз	66
Пиноцитоз	67
Фагоцитоз	69
Внутриклеточные биохимические реакции	70
Синтез белков	70
Основные реакции тканевого обмена	75
Экзоцитоз	79
Пути восприятия и передачи информации клеткой	80
Жизненный путь клеток	82
Клеточный цикл	84
<i>Интерфаза</i>	86
<i>Митоз</i>	90
<i>Мейоз</i>	94
ТКАНИ	102
Эпителиальная ткань	102
Соединительная ткань	109
Мышечные ткани	124
Нервная ткань	130
ОРГАНЫ, СИСТЕМЫ И АППАРАТЫ ОРГАНОВ	139
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ, РОСТА И РАЗВИТИЯ	
ЧЕЛОВЕКА	142
Биологическая и психосоциальная сущность пола	148
Анатомические ориентиры	152

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ	155 \
Пассивная часть опорно-двигательного аппарата	155
Скелет и его соединения	160
• Скелет туловища	166
Череп	172
Скелет конечностей	185
<i>Кости верхней конечности.</i>	186
<i>Кости нижней конечности.</i>	190
Активная часть опорно-двигательного аппарата	199
Скелетные мышцы	199
Работоспособность, работа, утомление и отдых	221
ВНУТРЕННИЕ ОРГАНЫ	229
Пищеварительная система	231
Полость живота. Брюшина и брюшинная полость	262
Дыхательная система	267
Функция дыхательной системы	280
Мочеполовой аппарат	286
Мочевые органы	286
Функция почек	292
Половая система	293
Мужские половые органы	293
<i>Внутренние мужские половые органы.</i>	295
<i>Наружные мужские половые органы.</i>	301
: Женские половые органы	306
<i>Внутренние женские половые органы.</i>	306
<i>Наружные женские половые органы.</i>	312
<i>Молочная железа.</i>	314
Промежность	316
Гаметогенез	316
Сперматогенез	319
Оогенез	321

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА	328
Кровеносная система	328
Сердце	333
Функции сердца	337
Кровоснабжение тела человека	342
Функция сосудистой системы	350
Лимфатическая система	352
ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ СИСТЕМЫ	354
Костный мозг	361
Тимус	362
Лимфоидная ткань стенок органов пищеварительной и дыхательной систем	363
Лимфатические узлы	365
Селезенка	367
НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ СОПРОТИВЛЯЕМОСТЬ ОРГАНИЗМА	369
НЕРВНАЯ СИСТЕМА	371
Центральная нервная система (ЦНС)	372
Спинной мозг	372
Головной мозг	374
Периферическая нервная система	388
Вегетативная (автономная) нервная система (ВНС)	394
ОРГАНЫ ЧУВСТВ	401
Орган зрения	404
Преддверно-улитковый орган (орган слуха и равновесия)	412
Орган обоняния	418
Орган вкуса	419
Кожа	420

ЭНДОКРИННЫЙ АППАРАТ	426
Гипофиз	430
Щитовидная железа	434
Надпочечник	435
Паращитовидные железы	436
Панкреатические островки	436
Шишковидное тело	437
Диффузная нейроэндокринная система (АР1Ш-система)	438
ГОМЕОСТАЗ	439
Рекомендуемая литература	441

Серия «В помощь абитуриенту и студенту»

Учебное издание

Билич Габриэль Лазаревич

БИОЛОГИЯ

ЦИТОЛОГИЯ, ГИСТОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ ЧЕЛОВЕКА

Учебное пособие

для старшеклассников и абитуриентов

В авторской редакции

Корректоры *Е. Э. Байер, И. М. Пьянкова*

Компьютерная верстка *П. И. Куренковой, М. Г. Столяровой*

ЛП № 000373 от 30 декабря 1999 г.

Подписано в печать 05.03.2001. Формат 60x90¹/16.

Гарнитура «Школьная». Бумага газетная. Печать офсетная.

Печ. л. 28. Тираж 8000 экз. Заказ № 1732.

Издательство «Союз»

101023, Санкт-Петербург, наб. р. Фонтанки, 59, комната 517А

К-шпИ: яоуиг(<fppr.clel(й.lшl

Отпечатано в гомомк диапоитион к АООТ «Типография "Правда"»

16111В, Оаинт Петербург, ул. Социалистическая, 14