

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	15
Список сокращений .....	16

### ЧАСТЬ I.

### БАЗОВЫЙ КУРС НОРМАЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

РАЗДЕЛ 1. ОСНОВЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ.....	19
-----------------------------------------	----

<b>ГЛАВА 1. Обмен веществ и энергии .....</b>	<b>21</b>
-----------------------------------------------	-----------

1.1. Обмен белков .....	22
1.2. Обмен жиров .....	22
1.3. Обмен углеводов .....	23
1.4. Обмен минеральных веществ и воды .....	24
1.5. Физиологическая роль витаминов .....	25
1.6. Обмен энергии .....	26
1.7. Основы рационального питания .....	29
Вопросы для самоконтроля .....	31

<b>ГЛАВА 2. Физиология возбудимых тканей .....</b>	<b>32</b>
----------------------------------------------------	-----------

2.1. Основные понятия физиологии .....	32
2.2. Биоэлектрические явления в живых тканях. Природа возбуждения .....	33
2.3. Законы раздражения возбудимых тканей .....	46
2.4. Физиология нервов и нервных волокон .....	49
2.5. Физиология синапсов .....	54
2.6. Физиология мышц .....	60
2.7. Физиология желёз .....	73
Вопросы для самоконтроля .....	76

РАЗДЕЛ 2. УПРАВЛЯЮЩИЕ СИСТЕМЫ ОРГАНИЗМА.....	77
----------------------------------------------	----

<b>ГЛАВА 3. Управление функциями в живом организме .....</b>	<b>78</b>
--------------------------------------------------------------	-----------

3.1. Принципы и механизмы управления.....	78
3.2. Саморегуляция физиологических функций .....	82
Вопросы для самоконтроля .....	86

<b>ГЛАВА 4. Нервный механизм управления</b> .....	87
4.1. Общая физиология центральной нервной системы .....	87
4.1.1. Функции центральной нервной системы .....	87
4.1.2. Методы исследования функций центральной нервной системы .....	88
4.1.3. Функциональная организация центральной нервной системы .....	94
4.1.4. Развитие рефлекторной теории .....	98
4.1.5. Основные свойства нервных центров .....	101
4.1.6. Торможение в центральной нервной системе .....	105
4.1.7. Принципы, лежащие в основе координационной деятельности центральной нервной системы .....	109
4.2. Частная физиология центральной нервной системы .....	113
4.2.1. Спинной мозг .....	113
4.2.2. Продолговатый мозг и варолиев мост .....	124
4.2.3. Мозжечок .....	138
4.2.4. Средний мозг .....	143
4.2.5. Промежуточный мозг .....	146
4.2.6. Лимбическая система .....	156
4.2.7. Базальные (подкорковые) ядра .....	160
4.2.8. Кора головного мозга .....	166
4.2.9. Межполушарные взаимоотношения .....	176
4.2.10. Физиология движений .....	178
Вопросы и задания для самоконтроля .....	187
<b>ГЛАВА 5. Автономная нервная система</b> .....	188
5.1. Симпатический отдел автономной нервной системы .....	188
5.2. Парасимпатический отдел автономной нервной системы .....	191
5.3. Метасимпатический отдел автономной нервной системы .....	194
5.4. Рецепторное звено рефлексов автономной нервной системы .....	195
5.5. Аfferентное звено висцеральных рефлексов .....	196
5.6. Центральное звено рефлексов автономной нервной системы .....	197
5.7. Эfferентное звено рефлексов автономной нервной системы .....	197
5.8. Функции висцеральных ганглиев .....	198
5.9. Виды рефлексов автономной нервной системы .....	198

5.10. Особенности синаптических процессов в автономной нервной системе .....	202
5.11. Надсегментарные уровни регуляции функций автономной нервной системы .....	205
5.12. Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы .....	210
Вопросы и задания для самоконтроля .....	211
<b>ГЛАВА 6. Гуморальный механизм управления</b> .....	212
6.1. Общая физиология эндокринной системы .....	212
6.1.1. Регуляция эндокринных функций .....	214
6.1.2. Роль и функции гормонов .....	218
6.1.3. Классификация гормонов .....	219
6.1.4. Свойства и особенности действия гормонов .....	220
6.1.5. Основные этапы жизни гормонов .....	221
6.1.6. Механизмы действия гормонов .....	224
6.1.7. Роль желёз внутренней секреции в развитии и формировании челюстно-лицевой области .....	226
6.2. Частная физиология желёз внутренней секреции .....	229
6.2.1. Гипоталамус как эндокринная структура .....	229
6.2.2. Гипофиз .....	231
Эффекторные гормоны гипофиза .....	232
Тропные гормоны гипофиза .....	233
Нейрогормоны гипофиза .....	235
Влияние гормонов гипоталамо-гипофизарной системы на структуры челюстно-лицевой области .....	235
6.2.3. Щитовидная железа .....	237
6.2.4. Околощитовидные железы .....	240
6.2.5. Надпочечники .....	241
Мозговой слой надпочечников .....	241
Корковый слой надпочечников .....	243
6.2.6. Поджелудочная железа .....	246
6.2.7. Половые железы .....	249
Гормональная регуляция менструального цикла .....	251
Регуляция деятельности половых желёз .....	254
6.2.8. Плацента и её гормоны .....	255
6.2.9. Эпифиз .....	256
6.2.10. Тимус .....	256
6.2.11. Диффузная эндокринная система .....	257
Вопросы и задания для самоконтроля .....	260



<b>РАЗДЕЛ 3. ФИЗИОЛОГИЯ ВИСЦЕРАЛЬНЫХ ФУНКЦИЙ</b> . . . . .	261
<b>ГЛАВА 7. Кровь</b> . . . . .	262
7.1. Общие свойства крови . . . . .	263
7.2. Характеристика плазмы и форменных элементов крови . . . . .	271
7.3. Свёртывание крови . . . . .	280
7.4. Группы крови . . . . .	294
7.5. Иммунные функции полости рта . . . . .	297
Вопросы для самоконтроля . . . . .	298
<b>ГЛАВА 8. Кровообращение</b> . . . . .	299
8.1. Свойства сердечной мышцы . . . . .	300
8.2. Фазовый анализ цикла сердечной деятельности . . . . .	308
8.3. Методы исследования деятельности сердца и сосудов . . . . .	311
8.4. Регуляция деятельности сердца . . . . .	317
8.5. Функциональная организация сосудистой системы . . . . .	324
8.6. Микроциркуляция . . . . .	326
8.7. Регуляция кровообращения . . . . .	328
8.8. Лимфообращение . . . . .	336
8.9. Особенности микроциркуляции в челюстно-лицевой области и органах полости рта . . . . .	340
Вопросы для самоконтроля . . . . .	343
<b>ГЛАВА 9. Дыхание</b> . . . . .	345
9.1. Внешнее дыхание. Биомеханика вдоха и выдоха . . . . .	346
9.2. Транспорт газов кровью . . . . .	353
9.3. Регуляция дыхания . . . . .	356
9.4. Роль полости рта в процессе дыхания . . . . .	364
Вопросы для самоконтроля . . . . .	366
<b>ГЛАВА 10. Пищеварение</b> . . . . .	367
10.1. Физиологические основы голода и насыщения . . . . .	370
10.2. Общая характеристика процесса пищеварения . . . . .	375
10.3. Функции желудочно-кишечного тракта . . . . .	378
10.4. Типы пищеварения . . . . .	379
10.5. Принципы регуляции процессов пищеварения . . . . .	381
10.6. Модульная концепция морфофункциональной организации деятельности крупных пищеварительных желёз . . . . .	382
10.7. Методы изучения функций пищеварительного тракта . . . . .	383
10.8. Пищеварение в полости рта . . . . .	388

10.9. Глотание . . . . .	396
10.10. Пищеварение в желудке . . . . .	397
10.11. Пищеварение в начальном отделе тонкой кишки . . . . .	405
10.12. Пищеварение в тонкой кишке . . . . .	413
10.13. Всасывание . . . . .	417
10.14. Пищеварение в толстой кишке . . . . .	419
10.15. Дефекация . . . . .	421
Вопросы и задания для самоконтроля . . . . .	422
<b>ГЛАВА 11. Терморегуляция</b> . . . . .	423
11.1. Значение температуры для жизненных процессов . . . . .	423
11.2. Температурный гомеостаз . . . . .	425
11.3. Химическая терморегуляция . . . . .	428
11.4. Физическая терморегуляция . . . . .	429
11.5. Температурная карта полости рта . . . . .	432
Вопросы для самоконтроля . . . . .	435
<b>ГЛАВА 12. Выделение</b> . . . . .	436
12.1. Выделительная функция почек . . . . .	437
12.2. Процесс образования мочи . . . . .	440
12.3. Гомеостатическая функция почек . . . . .	447
12.4. Регуляция мочеобразовательной функции почек . . . . .	451
12.5. Мочеиспускание и его регуляция . . . . .	452
Вопросы для самоконтроля . . . . .	454
<b>РАЗДЕЛ 4. ОСНОВЫ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЗМА</b> . . . . .	455
<b>ГЛАВА 13. Сенсорные системы</b> . . . . .	456
13.1. Общие принципы работы сенсорных систем . . . . .	457
13.2. Структурно-функциональная организация сенсорных систем . . . . .	458
13.3. Свойства сенсорных систем . . . . .	466
13.4. Кодирование информации в сенсорных системах . . . . .	469
13.5. Взаимодействие сенсорных систем . . . . .	471
13.6. Регуляция деятельности сенсорных систем . . . . .	471
Вопросы для самоконтроля . . . . .	472
<b>ГЛАВА 14. Частная физиология сенсорных систем</b> . . . . .	473
14.1. Сенсорная система зрения . . . . .	473



14.1.1. Рецепторный отдел зрительной сенсорной системы . . .	473
14.1.2. Проводниковый отдел сенсорной системы зрения. . .	476
14.1.3. Кортикальный отдел зрительной сенсорной системы . . .	478
14.1.4. Цветовое зрение . . . . .	480
14.1.5. Характеристики зрения . . . . .	481
14.2. Сенсорная система слуха . . . . .	486
14.2.1. Структурно-функциональная характеристика сенсорной системы слуха . . . . .	486
14.2.2. Восприятие высоты, силы звука и локализация источника звука. . . . .	490
14.3. Вестибулярная сенсорная система . . . . .	491
14.4. Сенсорная система движения (кинестетическая система) . . .	494
14.5. Внутренние (висцеральные) сенсорные системы . . . . .	496
14.6. Сенсорная система обоняния . . . . .	501
Вопросы для самоконтроля . . . . .	505
<b>ГЛАВА 15. Высшая нервная деятельность . . . . .</b>	<b>506</b>
15.1. Безусловные рефлексы. . . . .	506
15.2. Обучение. . . . .	509
15.3. Условные рефлексы . . . . .	513
15.3.1. Локализация и механизмы образования временной связи . . . . .	513
15.3.2. Конвергентный механизм формирования временной связи . . . . .	515
15.3.3. Условные рефлексы в стоматологии . . . . .	516
15.4. Торможение условных рефлексов . . . . .	517
15.4.1. Безусловное торможение . . . . .	518
15.4.2. Условное (внутреннее) торможение . . . . .	519
15.4.3. Механизмы условного (внутреннего) торможения. . .	520
15.5. Свойства нервных процессов . . . . .	522
15.6. Типы высшей нервной деятельности. . . . .	523
15.7. Влияние зубных протезов на физиологические функции . . .	525
Вопросы для самоконтроля . . . . .	527
<b>ГЛАВА 16. Высшие психические функции . . . . .</b>	<b>528</b>
16.1. Внимание . . . . .	528
16.1.1. Нейрофизиологические механизмы внимания . . . . .	529
16.1.2. Модулирующие системы мозга. . . . .	530
16.2. Память. . . . .	531
16.2.1. Виды памяти. . . . .	531

16.2.2. Процессы памяти . . . . .	534
16.2.3. Физиологические механизмы кратковременной памяти. . . . .	535
16.2.4. Физиологические механизмы долговременной памяти. . . . .	535
16.3. Мотивации . . . . .	536
16.4. Эмоции . . . . .	538
16.5. Мышление . . . . .	541
16.6. Язык. . . . .	542
16.7. Речь . . . . .	543
16.8. Сознание. . . . .	546
Вопросы и задания для самоконтроля. . . . .	550
<b>ГЛАВА 17. Физиология сна . . . . .</b>	<b>551</b>
Вопросы для самоконтроля. . . . .	558
<b>ГЛАВА 18. Системная организация поведения . . . . .</b>	<b>559</b>
18.1. Этапы (узловые механизмы) формирования функциональной системы поведенческого акта . . . . .	559
18.2. Системная организация трудовой деятельности человека. . .	562
18.2.1. Общая характеристика трудовой деятельности . . . . .	562
18.2.2. Отдых и профилактика утомления. . . . .	564
18.3. Труд учащихся и студентов (учебная деятельность) . . . . .	565
18.4. Особенности труда врача-стоматолога . . . . .	566
18.5. Деонтологические аспекты работы стоматолога . . . . .	570
Вопросы и задания для самоконтроля. . . . .	572
<b>ЧАСТЬ II.</b>	
<b>ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛЮСТНО-ЛИЦЕВОЙ ОБЛАСТИ</b>	
<b>ГЛАВА 1. Введение в предмет . . . . .</b>	<b>575</b>
Вопросы и задания для самоконтроля. . . . .	579
<b>ГЛАВА 2. Сенсорная функция . . . . .</b>	<b>580</b>
2.1. Сенсорная функция слизистой оболочки полости рта. . . . .	583
2.1.1. Тактильная сенсорная система . . . . .	585
2.1.2. Температурная сенсорная система. . . . .	587
2.1.3. Вкусовая сенсорная система . . . . .	591
2.1.4. Орган вкуса и функциональный элемент органа вкуса. . .	596



2.2. Системный характер восприятия	599
Вопросы и задания для самоконтроля	602
<b>ГЛАВА 3. Болевая сенсорная система</b>	603
3.1. Общая физиология боли	603
3.1.1. Определение и сущность боли	603
3.1.2. Классификация боли	604
3.1.3. Реакция организма на боль	606
3.1.4. Рецепция повреждения	607
3.1.5. Проводниковый и центральный отделы ноцицептивной системы	610
3.1.6. Эндогенная система контроля и регуляции болевой чувствительности	611
3.1.6.1. Уровни и механизмы регуляции болевой чувствительности	611
3.1.6.2. Механизмы эндогенного обезболивания	613
3.1.6.3. Нейрональные механизмы антиноцицепции	615
3.2. Боль в челюстно-лицевой области	617
3.2.1. Болевая чувствительность и рецепция боли	617
3.2.2. Проводники и центральные механизмы дентальной боли	620
3.2.3. Особенности дентальной боли	625
3.2.4. Эндогенная система контроля и регуляции дентальной боли	627
3.2.5. Взаимодействие ноцицептивной и антиноцицептивной систем	628
3.2.6. Физиологические основы и методы обезболивания	630
Вопросы для самоконтроля	632
<b>ГЛАВА 4. Защитная функция</b>	633
4.1. Константа целостности тканей организма	633
4.2. Исполнительные механизмы функциональной системы, обеспечивающей целостность тканей	635
4.2.1. Поведение	635
4.2.2. Саливация	635
4.2.3. Барьерные функции	639
4.2.4. Факторы неспецифической резистентности	643
4.2.5. Факторы специфической резистентности	652
4.2.6. Антитела к антигенам пищевых продуктов	656

4.3. Значение боли в организации функциональной системы, обеспечивающей целостность тканей	659
Вопросы для самоконтроля	662
<b>ГЛАВА 5. Пищеварительная функция</b>	663
5.1. Функциональная система, обеспечивающая формирование адекватного для проглатывания пищевого комка	663
5.1.1. Функциональные элементы зубочелюстной системы	668
5.1.1.1. Зубной орган	669
5.1.1.2. Функциональный элемент зуба	681
5.1.2. Системная организация жевания	687
5.1.3. Методы исследования жевательного аппарата	699
5.2. Секреторный компонент жевания	707
5.2.1. Структурно-функциональные особенности слюнных желёз	708
5.2.2. Секреторный цикл	714
5.2.3. Механизм образования слюны	716
5.2.4. Электрофизиологические особенности glanduloцитов	718
5.2.5. Функциональный элемент слюнных желёз	719
5.2.6. Биологические жидкости полости рта	723
5.2.6.1. Десневая жидкость	724
5.2.6.2. Слюна	726
5.2.7. Регуляция слюноотделения	734
5.3. Другие компоненты жевания	739
5.4. Всасывание в полости рта	740
5.5. Непищеварительные функции слюнных желёз	741
5.6. Глотание	744
Вопросы и задания для самоконтроля	748
<b>ГЛАВА 6. Коммуникативная функция</b>	749
6.1. Мимика	749
6.2. Речь	752
Вопросы и задания для самоконтроля	761
<b>ГЛАВА 7. Дыхательная функция</b>	762
7.1. Носовое дыхание	762
7.2. Ротовое дыхание	765

7.3. Взаимодействие дыхательной и пищеварительной функций .....	765
7.4. Взаимодействие дыхательной и речеобразовательной функций .....	768
Вопросы для самоконтроля .....	773
<b>ГЛАВА 8. Возрастные особенности физиологии челюстно-лицевой области .....</b>	<b>774</b>
8.1. Возрастная периодизация индивидуального развития .....	774
8.2. Концепции индивидуального развития .....	775
8.3. Формирование органов челюстно-лицевой области .....	780
8.3.1. Костный аппарат .....	780
8.3.2. Слизистая оболочка .....	786
8.3.3. Слюнные железы .....	788
8.4. Возрастные изменения органов челюстно-лицевой области .....	788
8.4.1. Изменения зубов .....	789
8.4.2. Изменения зубов и пародонта .....	790
8.4.3. Изменения периодонта .....	791
8.4.4. Изменения костей челюстей .....	793
8.4.5. Изменения мышц .....	797
8.4.6. Изменения слизистой оболочки полости рта .....	797
8.4.7. Изменения языка .....	798
8.4.8. Изменения слюнных желёз .....	800
8.4.9. Возрастные изменения лица .....	801
8.5. Системогенез акта жевания .....	802
8.6. Системогенез функции речи .....	814
8.7. Системогенез мимики .....	816
8.8. Системогенез вкусовой сенсорной системы .....	817
Вопросы и задания для самоконтроля .....	820
<b>ГЛАВА 9. Адаптация и компенсация .....</b>	<b>821</b>
9.1. Общие закономерности .....	821
9.2. Компенсация и адаптация в стоматологии .....	828
Вопросы для самоконтроля .....	837
Список литературы .....	838
Предметный указатель .....	843



## Глава 2

## ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

## 2.1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФИЗИОЛОГИИ

Организм человека обладает выраженной способностью адаптироваться к постоянно меняющимся условиям внешней среды. В основе приспособительных реакций организма лежит универсальное свойство живого объекта (клетки, ткани, органа и др.) — *раздражимость*, т.е. способность отвечать на действие раздражающих факторов — *раздражителей* — изменением структурных и функциональных свойств. Раздражимостью обладают все ткани животных и растительных организмов. В процессе эволюции происходила постепенная дифференциация тканей. При этом раздражимость некоторых из них достигла наивысшего развития и трансформировалась в новое свойство — *возбудимость*.

**Возбудимость** — способность ткани отвечать на раздражение возбуждением. **Возбуждение** — специализированная ответная реакция живого объекта на действие раздражителя, проявляющаяся в изменении обменных процессов, генерации электрических потенциалов и функциональной активности. При возбуждении живой объект переходит из состояния относительного физиологического покоя к состоянию физиологической активности. Возбудимостью обладают нервная, мышечная и железистая ткани, для которых проявлениями физиологической активности будут, соответственно, генерация и проведение возбуждения, сокращение, выделение секрета. Эти ткани называют *возбудимыми*. Основные физиологические свойства возбудимых тканей:

- *возбудимость*;
- *проводимость* — способность проводить возбуждение из места его возникновения к другим участкам мембраны;
- *лабильность* — способность приходить в состояние возбуждения с определённой скоростью (см. разд. 2.4);
- для мышечной ткани — *сократимость*, т.е. способность мышцы изменять длину или напряжение в ответ на действие раздражителя.

Возбудимость различных тканей неодинакова. Мерой возбудимости служит *порог раздражения* — минимальная сила раздражителя, которая способна вызвать возбуждение. Менее сильные раздражители называют *подпороговыми*, а более сильные — *сверхпороговыми*.

**Классификация раздражителей**

- Все раздражители по их природе можно разделить на группы:
  - *физические* (механические, термические, электрические, звуковые, световые);
  - *химические* (щёлочи, кислоты, гормоны, медиаторы, продукты обмена веществ и др.);
  - *физико-химические* (изменение осмотического давления, pH среды, ионного состава и др.);
  - *биологические* (антигены, токсины, микроорганизмы, алкалоиды);
  - *социальные* (материальные блага, условия проживания, безопасность, уровень общественного признания, профессиональная принадлежность);
  - *идеальные* (произведения искусства, информация).
- Раздражители могут быть адекватными и неадекватными.
  - *Адекватные* — раздражители, к действию которых биологический объект оказался приспособленным в процессе эволюции. Например, адекватным раздражителем для фоторецепторов является квант света, для скелетной мышцы — нервный импульс. Адекватные раздражители имеют малую величину порога раздражения.
  - *Неадекватные* — такие раздражители, которые действуют на структуру, специально не приспособленную для реагирования на их действие. Например, скелетная мышца может реагировать возбуждением на действие электрического тока или механический удар. Эти раздражители для скелетной мышцы неадекватны, и их пороговая сила в сотни или тысячи раз превышает таковую адекватного раздражителя.

2.2. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЖИВЫХ ТКАНЯХ.  
ПРИРОДА ВОЗБУЖДЕНИЯ

Первые попытки последовательной разработки учения о «животном электричестве» связаны с именем Л. Гальвани (1792). Он заметил, что прикосновение железной проволоки к нерву препарата задних



лапок лягушки, подвешенного на медном крючке, приводит к сокращению мышцы. Ученый предположил, что сокращение мышц лапок вызвано «животным электричеством», которое возникает в спинном мозге и передается к ним по металлическим проводникам. Этот опыт в настоящее время известен как *первый опыт Гальвани* (опыт с металлами).

Физик А. Вольта, повторив опыт Л. Гальвани, установил, что описанные явления не связаны с «животным электричеством». Источником тока, по его мнению, являлся не спинной мозг, как полагал Л. Гальвани, а разность потенциалов, образующаяся в месте контакта разнородных металлов — меди и железа. В ответ на эти возражения Л. Гальвани усовершенствовал опыт, исключив из него металлы. Он набрасывал препарированный седалищный нерв на мышцы голени лапки лягушки. При этом иногда возникало сокращение мышц. Этот опыт известен как *второй опыт Гальвани*, или опыт без металлов.

Позже было выявлено, что сокращение мышц во втором опыте Гальвани возникало только тогда, когда нерв одновременно соприкасался с их поврежденной и неповрежденной поверхностями. В дальнейшем ряд экспериментов разных исследователей привел к окончательному утверждению мнения о наличии «сил животного электричества». К числу таких экспериментов следует отнести опыт вторичного тетануса, полученного К. Маттеучи на двух нервно-мышечных препаратах. Нерв одного препарата раздражали электрическим током, а биотоки сокращающейся мышцы раздражали нерв второго нервно-мышечного препарата. При этом сокращались мышцы обоих препаратов.

Благодаря работам Л. Германа и Э. Дюбуа-Раймона было показано, что наружная поверхность мышцы в покое заряжена положительно по отношению к её внутреннему содержимому. Эта разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки была названа *мембранным потенциалом покоя* (МПП), или *мембранным потенциалом* (МП). Его величина у разных клеток составляет 60–90 мВ. При возбуждении наружная поверхность мышцы приобретает отрицательный заряд, между её частями идет кратковременный электрический ток, который может быть зарегистрирован в виде потенциала действия (ПД) или пикового потенциала (ПП), амплитуда которого может достигать 130 мВ.

Природу МПП объясняет *мембранно-ионная теория*, экспериментально обоснованная в 1949–1952 гг. Ходжкиным, Хаксли, Катцем. Согласно этой теории, возникновение МПП обусловлено различной

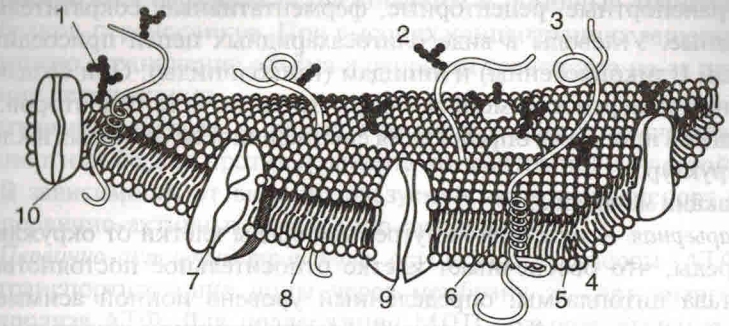


Рис. 2.1. Строение мембраны: 1, 2, 3 — мембранные рецепторы; 4, 5, 8 — бимолекулярный слой фосфолипидов; 6 — белковая часть рецептора; 7 — потенциалозависимый специфический канал; 9 — хемозависимый специфический канал; 10 — канал утечки

концентрацией ионов натрия, калия, кальция, хлора внутри клетки и во внеклеточной среде, а также неодинаковой проницаемостью плазматической мембраны для этих ионов.

В цитоплазме нервных и мышечных клеток содержится в 30–50 раз больше ионов калия, в 8–10 раз меньше ионов натрия и в 20 раз меньше ионов хлора, чем во внеклеточной жидкости (табл. 2.1). Градиент концентраций ионов между внутренней и наружной средами клетки обусловлен барьерными свойствами клеточной (плазматической) мембраны. Это тончайшая оболочка толщиной 6–12 нм, состоящая из липидов, белков и углеводов (рис. 2.1).

Таблица 2.1. Содержание ионов в клетке и внеклеточной среде

Ион	Внутри клетки, ммоль/л	Вне клетки, ммоль/л	Градиент концентраций внутри/вне клетки
Na <sup>+</sup>	10	145	1/14
K <sup>+</sup>	150	4,5	33/1
Ca <sup>2+</sup>	0,00 005	1,2	1/24 000
Cl <sup>-</sup>	6	114	1/20
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	8	24	1/3

Согласно общепринятой трёхмерной жидкостно-мозаической модели мембраны Сингера–Николсона (1972), основу мембраны (*матрикс*) составляет двойной слой липидов (в основном фосфолипидов). В него встроены молекулы белков, которые выполняют функции: структур-



ные, транспортные, рецепторные, ферментативные, сократительные, адгезивные. Углеводы в виде олигосахаридных цепей присоединены к белкам (гликопротеины) и липидам (гликолипиды). Они создают на наружной поверхности мембран разветвлённую сеть рецепторов, участвующих в процессах определения специфичности белковых и клеточных структур.

#### Функции мембраны:

- *барьерная* — отделение внутренней среды клетки от окружающей среды, что обеспечивает клетке относительное постоянство состава цитоплазмы, определённый уровень ионной асимметрии с внешней средой, участие в генерации электрических явлений;
- *транспортная*, связанная с движением ионов через мембрану, т.е. с формированием ионных токов через ионные каналы, насосы и ионообменники;
- *рецепторная*, благодаря которой клетка реагирует на сигналы внешней среды или изменения состава внутренней среды;
- *регуляторная*, включающая тонкие изменения активности внутриклеточных ферментных систем в связи с действием биологически активных веществ;
- *контактная*, благодаря которой обеспечивается механическая связь между клетками, а также их функциональное взаимодействие;
- *информационная*, выражающаяся в передаче химических, электрических, электромагнитных сигналов от одной клетки к другой.

#### Транспорт веществ через мембрану

Транспорт веществ через мембрану необходим для поступления в клетку питательных веществ и удаления продуктов метаболизма, генерации мембранного потенциала покоя, процессов возбуждения, секреции. Различают транспорт микро- и макромолекул. Первый может быть пассивным или активным. Важная роль в транспорте макромолекул принадлежит белкам мембраны, которые образуют каналы и переносчики.

**Пассивный транспорт** осуществляется без затраты энергии на перенос вещества. Он включает фильтрацию, осмос и диффузию. Для создания МПП наиболее существенную роль играет диффузия — движение вещества по концентрационному или электрохимическому градиенту. Различают простую и облегчённую диффузию.

- *Простая диффузия* происходит через липидный матрикс или через ионные каналы мембраны.

- *Облегченная диффузия* осуществляется с помощью транспортных белков-переносчиков. При высоких концентрациях вещества возможно ограничение объёма и скорости транспорта из-за насыщения переносчиков.

**Активный транспорт** — перенос веществ с помощью специальных транспортных белков против градиента концентраций с затратой энергии. В зависимости от вида используемой энергии транспорт может быть первично-активным и вторично-активным.

- *Первично-активный транспорт* осуществляют насосы (АТФазы), транспортирующие ионы через мембрану за счёт энергии гидролиза АТФ. Для поддержания МПП большое значение имеет  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насос, который переносит ионы  $\text{Na}^+$  наружу, а ионы  $\text{K}^+$  внутрь клетки с использованием одной молекулы АТФ на один цикл работы насоса. Работа этого насоса поддерживает концентрационный градиент для  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ , а также используется для вторично-активного транспорта.
- *Вторично-активный транспорт* использует для переноса веществ энергию градиента концентраций какого-либо иона, например  $\text{Na}^+$ , создаваемого работой  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насоса. Таким способом в клетках слизистой оболочки кишки или в канальцах почки транспортируются глюкоза и аминокислоты. Переносчик перемещает ионы  $\text{Na}^+$  по электрохимическому градиенту и одновременно с ним переносит в клетку против градиента концентраций молекулы глюкозы или аминокислот. Такой вариант переноса называется «*котранспорт*» или «*симпорт*». Вместе с тем существует и вторично-активный транспорт в противоположных направлениях — «*антипорт*», или «*ионообмен*». Примером служит работа  $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ - или  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -ионообменников.

**Транспорт макромолекул:** белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот — осуществляется путём эндоцитоза и экзоцитоза.

- *Эндоцитоз* заключается в образовании углубления с последующим отшнуровыванием участка мембраны, с которым контактируют макромолекулы. Существуют три вида эндоцитоза.
  - *Пиноцитоз* — захват внеклеточной жидкости с растворёнными в ней макромолекулами. Последние используются для нужд клетки или для переноса сквозь клетку.
  - *Собственно эндоцитоз* — захват веществ после их взаимодействия с рецепторами мембраны. Образовавшиеся эндосомы транспортируются к лизосомам для ферментативного расщепления.