

Н. А. Фонсова, И. Ю. Сергеев, В. А. Дубынин

# АНАТОМИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

УЧЕБНИК ДЛЯ СПО

*Рекомендовано Учебно-методическим отделом  
среднего профессионального образования в качестве учебника  
для студентов образовательных учреждений среднего  
профессионального образования*

Книга доступна в электронной библиотечной системе  
[biblio-online.ru](http://biblio-online.ru)

Москва ■ Юрайт ■ 2017

УДК 612.82(075.32)

ББК 28.706я723

Ф78

**Авторы:**

**Фонсова Наталия Александровна** — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, доцент кафедры психофизиологии Департамента психологии факультета социальных наук Национального исследовательского университета «Высшая школа экономики»;

**Сергеев Игорь Юрьевич** — кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры физиологии человека и животных биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

**Дубынин Вячеслав Альбертович** — доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии человека и животных биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

**Рецензенты:**

*Кошелев Владимир Борисович* — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии и общей патологии факультета фундаментальной медицины Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

*Титов Сергей Алексеевич* — профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры дифференциальной психологии и психофизиологии факультета медицинской психологии Института психологии имени Л. С. Выготского Российского государственного гуманитарного университета.

**Фонсова, Н. А.**

Ф78

Анатомия центральной нервной системы : учебник для СПО / М. : Издательство Юрайт, 2017. — 338 с. — Серия : Профессиональное образование.

ISBN 978-5-534-00669-8

В учебнике рассматриваются строение нервной ткани, спинного и головного мозга; строение периферического, проводникового и коркового отделов сенсорных систем; онтогенез и филогенез нервной системы, история и методики изучения анатомии нервной системы; в первой главе излагаются базовые знания по биологии, необходимые для усвоения курса анатомии нервной системы.

В учебнике также представлены сведения по физиологии человека, что в дальнейшем поможет облегчить изучение таких курсов, как «Физиология центральной нервной системы», «Нейрофизиология», «Физиология сенсорных систем», «Нейропсихология», «Психофизиология», «Физиология высшей нервной деятельности» и др.

Соответствует актуальным требованиям Федерального государственного образовательного стандарта среднего профессионального образования и профессиональным требованиям.

*Для студентов и преподавателей учебных заведений среднего профессионального образования биологического, психологического и педагогического профилей.*

УДК 612.82(075.32)

ББК 28.706я723



Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав. Правовую поддержку издательства обеспечивает юридическая компания «Дельфи».

© Фонсова Н. А., Сергеев И. Ю.,  
Дубынин В. А., 2016

© ООО «Издательство Юрайт», 2017

ISBN 978-5-534-00669-8

## Оглавление

Список сокращений.....	8
Предисловие .....	9

### Раздел I. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

<b>Глава 1. Строение и функции живых организмов .....</b>	<b>14</b>
1.1. Химический состав живых организмов.....	14
1.1.1. Макро- и микроэлементы. Неорганические вещества организма .....	14
1.1.2. Углеводы.....	16
1.1.3. Липиды.....	17
1.1.4. Белки .....	18
1.1.5. Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты.....	21
1.2. Строение клетки.....	23
1.2.1. Цитоплазматическая мембрана .....	23
1.2.2. Клеточное ядро.....	27
1.2.3. Клеточные органоиды .....	28
1.3. Обмен веществ.....	30
1.4. Ткани животных.....	31
1.5. Физиологические системы органов .....	34
1.6. Регуляция функций организма.....	37
1.6.1. Нервная и гуморальная регуляция.....	37
1.6.2. Эндокринная система.....	38
1.6.3. Регуляторные функции иммунной системы.....	41
<i>Вопросы для самопроверки .....</i>	<i>42</i>
<i>Тесты .....</i>	<i>43</i>
<i>Темы для рефератов.....</i>	<i>45</i>

### Раздел II. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

<b>Глава 2. Нервная ткань .....</b>	<b>49</b>
2.1. Состав и функции нервной ткани.....	49
2.2. Микроскопическое строение нейрона.....	52
2.3. Отростки нейрона.....	54
2.4. Классификация нейронов.....	57
2.5. Синапсы .....	60
2.6. Нейроглия .....	64
2.7. Электрические и химические принципы работы нейронов .....	71

<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	74
<i>Тесты</i> .....	75
<i>Темы для рефератов</i> .....	76
<b>Глава 3. Общие представления об устройстве и работе нервной системы. Основные понятия</b> .....	<b>77</b>
3.1. Части нервной системы .....	77
3.2. Серое и белое вещество нервной системы .....	79
3.3. Рефлекторный принцип работы нервной системы.....	81
3.4. Плоскости тела и основные анатомические термины .....	84
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	85
<i>Тесты</i> .....	86
<i>Темы для рефератов</i> .....	87
<b>Глава 4. Онтогенез и вспомогательные аппараты нервной системы</b> .....	<b>88</b>
4.1. Онтогенез нервной системы .....	88
4.2. Оболочки центральной нервной системы.....	97
4.3. Полости центральной нервной системы.....	98
4.4. Кровоснабжение мозга.....	100
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	102
<i>Тесты</i> .....	103
<i>Темы для рефератов</i> .....	105
<b>Раздел III. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ</b>	
<b>Глава 5. Спинной мозг</b> .....	<b>109</b>
5.1. Общее строение спинного мозга.....	109
5.2. Рефлекторные дуги спинного мозга.....	113
5.3. Серое вещество спинного мозга.....	117
5.4. Белое вещество спинного мозга.....	120
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	126
<i>Тесты</i> .....	127
<i>Темы для рефератов</i> .....	128
<b>Глава 6. Головной мозг. Ствол мозга</b> .....	<b>129</b>
6.1. Общий обзор строения головного мозга.....	129
6.2. Черепные нервы и их ядра.....	132
6.3. Продолговатый мозг .....	138
6.4. Варолиев мост .....	141
6.5. Четвертый мозговой желудочек .....	142
6.6. Средний мозг .....	143
6.7. Ретикулярная формация мозгового ствола.....	148
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	150
<i>Тесты</i> .....	151
<i>Темы для рефератов</i> .....	153
<b>Глава 7. Головной мозг. Мозжечок</b> .....	<b>154</b>
7.1. Общее строение .....	154
7.2. Кора мозжечка .....	158
7.3. Белое вещество мозжечка .....	161

7.4. Перешеек заднего мозга.....	161
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	162
<i>Тесты</i> .....	162
<i>Темы для рефератов</i> .....	164
<b>Глава 8. Головной мозг. Промежуточный мозг.....</b>	<b>165</b>
8.1. Таламус.....	166
8.2. Гипоталамус.....	170
8.3. Эпиталамус и субталамус .....	175
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	176
<i>Тесты</i> .....	177
<i>Темы для рефератов</i> .....	178
<b>Глава 9. Головной мозг. Конечный мозг (большие полушария).....</b>	<b>179</b>
9.1. Белое вещество полушарий.....	180
9.2. Базальные ядра.....	180
9.3. Кора больших полушарий .....	184
9.3.1. Основные принципы деления корковой поверхности .....	184
9.3.2. Древняя и старая кора.....	190
9.3.3. Новая кора.....	191
9.3.4. Функциональные зоны коры больших полушарий.....	194
9.4. Лимбическая система.....	199
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	200
<i>Тесты</i> .....	201
<i>Темы для рефератов</i> .....	203
<b>Глава 10. Автономная (вегетативная) нервная система.....</b>	<b>204</b>
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	209
<i>Тесты</i> .....	210
<i>Темы для рефератов</i> .....	212

## Раздел IV. СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ (АНАЛИЗАТОРЫ)

<b>Глава 11. Общие принципы организации сенсорных систем.....</b>	<b>215</b>
11.1. Отделы сенсорной системы .....	215
11.2. Многообразие рецепторов.....	217
11.3. Основные принципы кодирования и передачи сенсорной информации.....	219
11.4. Сенсорные области в центральной нервной системе.....	222
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	223
<i>Тесты</i> .....	223
<i>Темы для рефератов</i> .....	225
<b>Глава 12. Сенсорные системы с рецепторами химической чувствительности (хемотрецепторами) .....</b>	<b>226</b>
12.1. Внутренняя рецепция (висцерорецепция).....	227
12.2. Вкусовая сенсорная система.....	228
12.3. Обонятельная сенсорная система.....	230

12.4. Вомероназальный орган (дополнительная обонятельная система) .....	233
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	235
<i>Тесты</i> .....	235
<i>Темы для рефератов</i> .....	237
<b>Глава 13. Зрительная сенсорная система .....</b>	<b>238</b>
13.1. Периферический отдел зрительной сенсорной системы. Орган зрения .....	238
13.2. Сетчатка .....	242
13.3. Проводниковый отдел зрительной сенсорной системы .....	246
13.4. Коровый отдел зрительной сенсорной системы .....	248
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	249
<i>Тесты</i> .....	250
<i>Темы для рефератов</i> .....	252
<b>Глава 14. Слуховая и вестибулярная сенсорные системы .....</b>	<b>253</b>
14.1. Строение уха. Вестибулярные и слуховые рецепторы .....	253
14.2. Периферический отдел слуховой сенсорной системы .....	257
14.3. Проводниковый и корковый отделы слуховой сенсорной системы .....	259
14.4. Вестибулярная сенсорная система .....	261
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	265
<i>Тесты</i> .....	266
<i>Темы для рефератов</i> .....	267
<b>Глава 15. Соматическая чувствительность .....</b>	<b>268</b>
15.1. Кожная сенсорная система .....	269
15.2. Мышечная сенсорная система .....	272
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	275
<i>Тесты</i> .....	276
<i>Темы для рефератов</i> .....	277
<b>Раздел V. ФИЛОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И СПОСОБЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ</b>	
<b>Глава 16. Филогенез нервной системы .....</b>	<b>281</b>
16.1. Основные направления эволюции нервной системы .....	281
16.2. Эволюция нервной системы беспозвоночных животных .....	285
16.3. Эволюция нервной системы хордовых животных .....	289
16.4. Эволюция мозга человека .....	298
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	299
<i>Тесты</i> .....	300
<i>Темы для рефератов</i> .....	301
<b>Глава 17. История и методики изучения анатомии нервной системы .....</b>	<b>302</b>
17.1. Методы изучения анатомии нервной системы .....	302
17.2. Анатомическая номенклатура .....	310
17.3. История изучения анатомии нервной системы .....	311

<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	320
<i>Тесты</i> .....	321
<i>Темы для рефератов</i> .....	322
<b>Глоссарий</b> .....	<b>323</b>
<b>Ответы к тестам</b> .....	<b>325</b>
<b>Список основных терминов по анатомии нервной системы (с латинским переводом)</b> .....	<b>326</b>
<b>Краткий список латинских терминов по анатомии нервной системы (с русским переводом)</b> .....	<b>332</b>
<b>Рекомендуемая литература</b> .....	<b>336</b>
<b>Новые издания по дисциплине «Анатомия центральной нервной системы» и смежным дисциплинам</b> .....	<b>338</b>

## Список сокращений

**АТФ** — аденозинтрифосфорная кислота

**ВНС** — вегетативная (автономная) нервная система

**ГМ** — головной мозг

**ГЭБ** — гематоэнцефалический барьер

**ЛС** — лимбическая система

**МГУ** — Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

**НС** — нервная система

**ПД** — потенциал действия

**РФ** — ретикулярная формация

**СМ** — спинной мозг

**ЦНС** — центральная нервная система



## Предисловие

Изучением человека во всем его многообразии занимаются как гуманитарные, так и естественные, в первую очередь биологические, науки. В связи с этим полноценное образование студентов целого ряда направлений и специальностей требует серьезного знакомства с такими разделами биологии, как анатомия, антропология, физиология, генетика. Перечисленные дисциплины преподаются обычно в первые годы обучения и формируют ту естественнонаучную базу, на которую в дальнейшем опирается образование будущего психолога, педагога, медика, дефектолога и т.д. Первой (в хронологическом и смысловом порядке) из этих дисциплин является как правило анатомия мозга, имеющая особую актуальность и значимость.

*Предметом курса «Анатомия центральной нервной системы» является строение головного и спинного мозга, клеточная и структурная организация основных ядер и областей, их взаимные связи, функции и последствия возможных повреждений, особенности становления в ходе онтогенеза (индивидуального развития человека) и филогенеза (эволюционного процесса).*

Материалы учебника основаны на дисциплинах, которые преподаются авторами студентам МГУ (факультет психологии, биологический факультет, факультет фундаментальной медицины и т.д.), а также межфакультетских курсах<sup>1</sup> и курсах повышения квалификации<sup>2</sup>.

Данный учебник является дополненным и расширенным вариантом вышедшего в 2004 г. пособия «Функциональная анатомия нервной системы»<sup>3</sup>; при его подготовке также использованы материалы пособия по физиологии сенсорных систем<sup>4</sup>.

Устройство нашего организма эволюционно определено выполняемыми им функциями. В связи с этим анатомия — наука, которая изучает строение тканей, органов, систем органов, — тесно взаимодействует с физиологией — наукой о жизнедеятельности целостного организма и отдельных его составляющих (клеток, органов, функциональных систем). Изучение работы нервной системы немыслимо без знаний о ее строении, и наибольшая результативность в современных науках о мозге достигается при комплексных морфофункциональных исследованиях. Знание функций тех или иных структурных образований позволяет сделать изучение анатомии (в том числе анатомии центральной нервной системы) более эффектив-

<sup>1</sup> URL: <http://media.msu.ru/?cat=373> (дата обращения: 04.05.2016).

<sup>2</sup> URL: <http://media.msu.ru/?p=6237> (дата обращения: 04.05.2016).

<sup>3</sup> Фонсова Н. А., Дубынин В. А. Функциональная анатомия нервной системы. М., 2004.

<sup>4</sup> Фонсова Н. А., Дубынин В. А. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем : учеб. пособие. М., 2007. Ч. 1 : Физиология сенсорных систем.

ным, использовать полученные знания на практике. Поэтому в предлагаемый вашему вниманию учебник включены не только анатомические сведения, но и значительное количество физиологической информации, что обуславливает комплексный характер представленного материала.

Анатомия и физиология нервной системы являются основополагающими предметами прежде всего для будущих специалистов — психологов, педагогов, дефектологов. Действительно, мозг является материальным субстратом психической деятельности детей и взрослых, именно с его функционированием связано огромное множество психических процессов. Вместе с тем, разнообразные нарушения психики обычно обусловлены именно патологией нервной системы.

Издание предназначено в первую очередь для студентов учреждений среднего профессионального образования, однако его материалы могут быть полезны также для программ повышения квалификации, программ профессиональной переподготовки и для самостоятельного приобретения знаний. Усвоение материала учебника позволит успешно сдать экзамен по анатомии нервной системы и сформирует серьезную основу для изучения таких дисциплин, как «Физиология центральной нервной системы», «Нейрофизиология», «Физиология сенсорных систем», «Нейропсихология», «Психофизиология», «Физиология высшей нервной деятельности» и др.

Существующие в настоящее время учебники по анатомии нервной системы рассчитаны главным образом на тех, кто имеет глубокие базовые знания по биологии. Однако в последнее время нам приходится иметь дело с большим количеством студентов, для которых восприятие информации, изложенной в классических учебниках по анатомии человека, оказывается затруднительным. Наш учебник учитывает проблемы таких учащихся. Так, для облегчения понимания представленного материала в первой главе приведены базовые сведения об устройстве организма человека. Однако это только сводка данных о строении клеток, тканей, систем органов; она представлена лишь в том объеме, который необходим для понимания основного материала настоящего учебника. Кроме того, первая глава не снабжена всеми необходимыми рисунками, и студентам предлагается обращаться к иллюстрациям в стандартных школьных учебниках, справочниках по биологии для поступающих в вузы, а также к специализированным сайтам Интернета.

В результате изучения дисциплины студенты должны освоить:

***трудовые действия***

- владение основными анатомическими терминами и понятиями;
- владение знаниями о строении и функциях нервной ткани;
- владение знаниями о строении центральной и периферической нервной системы и различных отделов ЦНС;
- владение навыками использования полученных знаний по анатомии ЦНС в организации психических процессов;
- владение способами нахождения и использования информации о современных исследованиях в области анатомии и физиологии нервной системы;

### ***необходимые умения***

- находить на объемных анатомических моделях и плоскостных изображениях анатомических препаратов детали строения спинного и головного мозга;
- определять на таблицах и изображениях анатомических препаратов топографию черепных, спинномозговых и вегетативных нервов, их сплетений, нервных узлов;
- находить на анатомических моделях и изображениях анатомических препаратов детали строения органов чувств;
- видеть различные анатомические структуры на изображениях срезов головного мозга в анатомическом атласе;
- схематично рисовать основные срезы головного мозга;
- указать порядок расположения черепных нервов;
- нарисовать рефлекторные дуги соматического и вегетативного рефлексов;
- определять рецепторы, с помощью которых организм получает различные виды сенсорной информации;

### ***необходимые знания***

- предмет, цель, задачи дисциплины, а также ее значение для будущей профессиональной деятельности;
- современная анатомическая номенклатура, касающаяся анатомии нервной системы;
- история изучения нервной ткани и нервной системы;
- основные методы изучения нервной ткани и нервной системы в целом;
- особенности нервной системы на основных этапах фило- и онтогенеза;
- строение и основные функции клеток нервной ткани — нейронов и нейроглиоцитов;
- принципы структурно-функциональной организации нервной системы человека;
- рефлекторный принцип деятельности нервной системы и строение основных рефлекторных дуг;
- строение и основные функции спинного мозга;
- строение головного мозга со знанием особенностей организации и функций отдельных его частей;
- строение и области иннервации черепных нервов;
- строение и топографию серого и белого вещества;
- строение и функции проводящих путей, их роли в управлении поведением человека;
- строение и основные функции РФ и лимбической системы мозга, их влияние на психическую деятельность;
- особенности структурной организации соматической и вегетативной нервной системы;
- анатомия и функциональные особенности сенсорных систем.

Международный язык анатомии — латинский. Каждый анатомический объект имеет латинское наименование, которое приводится в большин-

стве учебников по анатомии. Тем не менее мы не считаем целесообразным перегружать учебник латынью и в основном тексте приводим перевод лишь наиболее употребляемых латинских названий, некоторые из которых широко используются в русской транслитерации. Методический комплекс учебника содержит краткий латинско-русский словарь основных понятий, имеющих отношение к НС; глоссарий с основными биологическими терминами, употребляемыми в учебнике.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук Т. Б. Голубевой, заведующему кафедрой психофизиологии НИУ ВШЭ Б. В. Чернышеву, доценту кафедры высшей нервной деятельности МГУ Д. В. Евтихину за полезные обсуждения и замечания в ходе работы над этим изданием.

**Раздел I**  
**ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ**  
**ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ**



# Глава 1

## СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

---

В результате изучения данной главы студент должен:

### **знать**

- особенности и отличительные признаки живого организма;
- устройство и функционирование клетки как открытой системы;
- современные представления о строении и функционировании живого организма;
- современные представления о регуляторных системах организма, а также основные принципы их деятельности;

### **уметь**

- использовать полученные знания, касающиеся общего строения организма, для понимания строения и функционирования отдельных его частей (прежде всего – НС);
- грамотно ориентироваться в информации о строении и функционировании живого организма, компетентно оценивать ее достоверность;

### **владеть**

- знаниями об уровнях организации живого;
  - знаниями о строении клетки, тканей, функциональных систем организма человека;
  - навыками работы с учебной и научной литературой по биологии, анатомии и физиологии;
  - навыками разрешения проблем, возникающих в ходе анализа деятельности организма человека, в том числе при развитии различных отклонений от нормы и патологических процессах.
- 

Любой живой организм состоит из биологических макромолекул, т.е. нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов и др. Отдельные молекулы организуются в клетки — элементарные единицы живого. В многоклеточных организмах группы сходных клеток образуют ткани, из тканей формируются органы, а из них — системы органов. Последние в своей совокупности создают целостный организм.

Принципы строения и функционирования на всех этих уровнях организации (молекулярном, клеточном, тканевом, системном, организменном) у живых существ разной степени сложности во многом схожи. В этой главе мы рассмотрим общие закономерности устройства клеток, тканей и систем органов.

### 1.1. Химический состав живых организмов

#### 1.1.1. Макро- и микроэлементы. Неорганические вещества организма

Клетки всех живых организмов сходны по химическому составу. В них обнаружено около 80 химических элементов, которые по количественному

содержанию в живом веществе делятся на три группы: макроэлементы, на долю которых приходится более 99% содержимого организма; микроэлементы, доля которых составляет 0,1%; ультрамикроэлементы — менее 0,01%.

**Макроэлементы** делят на две группы. К первой относят кислород, углерод, водород, азот, на которые в сумме приходится около 98% массы клетки. Из кислорода и водорода состоит вода; углерод, кислород и водород присутствуют во всех органических соединениях клетки, а азот входит в любую белковую молекулу. Вторую группу составляют кальций, фосфор, калий, натрий, хлор, сера, железо, магний, сумма которых составляет 1,9%. Несмотря на небольшое количество, они играют важную роль в жизнедеятельности организма, и недостаток или отсутствие любого из них может привести к заболеваниям.

Основные **микроэлементы** — это медь, цинк, йод, фтор, марганец, никель, кобальт. Они входят в состав биологически активных веществ — ферментов, витаминов и гормонов.

Роль большинства **ультрамикроэлементов** в организме до сих пор не выяснена. К ним относятся золото, серебро, бром, селен, мышьяк, бор и др.

Все химические соединения в клетке делят на **неорганические** и **органические**. К неорганическим относят воду и соли; к органическим — углеводы, липиды, белки, нуклеотиды, нуклеиновые кислоты, витамины.

**Вода** ( $H_2O$ ) — это самое распространенное в живых организмах неорганическое соединение. Ее содержание колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов вода составляет по массе около 10%, а в клетках развивающегося зародыша — более 90%. Количество воды в клетке указывает на степень ее физиологической активности. Это обусловлено, в первую очередь, тем, что все биохимические реакции в клетке осуществляются в водном растворе.

Хотя молекула воды в целом не заряжена, из-за расположения в ней электронов каждый из двух атомов водорода обладает частично положительным зарядом, а атом кислорода несет частично отрицательный заряд. Поэтому молекула воды полярна и является диполем (имеет два полюса). Благодаря полярности своих молекул вода является очень хорошим растворителем. Она легко растворяет ионные соединения (соли, кислоты, основания). Хорошо растворяются в воде и некоторые не ионные, но полярные соединения, т.е. соединения, в молекуле которых присутствуют заряженные (полярные) группы, например сахара, простые спирты, аминокислоты. Вещества, хорошо растворимые в воде, называются **гидрофильными** (*hygros* — влажный и *philia* — дружба, склонность). Вещества, плохо или вовсе нерастворимые в воде, называются **гидрофобными** (*phobos* — страх). К ним относятся жиры, нуклеиновые кислоты, некоторые белки. Такие вещества могут образовывать с водой поверхности раздела, на которых протекают многие химические реакции. Следовательно, тот факт, что вода не растворяет неполярные вещества, для живых организмов также очень важен.

Вода имеет еще ряд свойств, важных для жизнедеятельности. Здесь мы отметим только, что ее молекулы способны диссоциировать на ионы водо-

рода  $H^+$  и гидроксила  $OH^-$ , которые принимают участие во многих биохимических процессах.

Многие соли в организме, находясь в водном растворе, диссоциируют до заряженных частиц — ионов. Из катионов для организма особенно важны  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ , а из анионов —  $Cl^-$ ,  $H_2PO_4^-$ ,  $H_2PO_4^{2-}$ ,  $HCO_3^-$ . Для нормальной работы нервной системы, строению которой посвящена эта книга, в первую очередь необходимы ионы калия, натрия, кальция и хлора, обеспечивающие электрические процессы в нервных клетках (см. параграф 2.7).

### 1.1.2. Углеводы

В состав организма входит большое количество органических веществ, многие из которых отличаются очень большим размером молекул, вследствие чего их называют макромолекулами. Они состоят из соединенных между собой более мелких молекул, которые называют *мономерами*, а саму макромолекулу — *полимером*. Если полимер состоит из одинаковых мономеров, его называют регулярным (периодическим) или гомополимером, а если из разных — нерегулярным (непериодическим) или гетерополимером.

**Углеводы (сахара, сахариды)** — это органические вещества, общая формула которых как правило  $(CH_2O)_n$ . Углеводы составляют около 1% массы сухого вещества в животных клетках, а в клетках печени и мышц до 5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки (до 90% сухой массы).

Различают две группы углеводов:

- простые сахара (моносахариды);
- сложные сахара, образованные остатками простых сахаров. Это — олигосахариды, содержащие от 2 до 10 моносахаридных остатков, и полисахариды, состоящие из неопределенно большого, до нескольких сотен или тысяч, остатков молекул моносахаридов.

*Моносахариды* хорошо растворяются в воде и имеют сладкий вкус. В зависимости от числа атомов углерода, входящих в их молекулу (3, 4, 5, 6 и т.д.), их называют триозами, тетрозам, пентозам, гексозам и т.д. Наиболее важными моносахаридами являются некоторые пентозы и гексозы. Пентозы — рибоза и дезоксирибоза — входят в состав ДНК, РНК, нуклеотидов. Из гексоз наиболее распространены глюкоза, фруктоза и галактоза.

Глюкоза (виноградный сахар) в свободном виде встречается и у растений, и у животных. Фруктоза широко распространена в природе. В свободном виде встречается в плодах, особенно много ее в меде, фруктах. Она значительно слаще глюкозы и других сахаров. Поскольку метаболизм фруктозы не регулируется инсулином, она имеет важное значение при питании больных сахарным диабетом. Галактоза содержится в молоке.

*Олигосахариды* также растворяются в воде и, как правило, обладают сладким вкусом. Наиболее широко распространены в природе дисахариды: мальтоза (солодовый сахар), состоящая из двух остатков глюкозы; сахароза (свекловичный сахар) — из остатков глюкозы и фруктозы; лактоза (молочный сахар) — из остатков глюкозы и галактозы.



*Полисахариды* состоят из неопределенно большого (до нескольких сотен или тысяч) числа остатков молекул моносахаридов. С увеличением количества мономеров растворимость полисахаридов уменьшается и исчезает сладкий вкус. Обычно полисахариды являются гомополимерами. В самых известных из них — клетчатке (целлюлозе), крахмале и гликогене (животном крахмале) мономером является клетчатка, а сами молекулы отличаются друг от друга степенью разветвленности. Клетчатка имеет линейную форму, молекула крахмала менее разветвлена, чем молекула гликогена.

**Функции углеводов:**

— *энергетическая*. Это главная функция углеводов. При их ферментативном расщеплении и окислении молекул углеводов выделяется и запасается энергия, которая обеспечивает жизнедеятельность организма. При полном расщеплении 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж;

— *запасующая*. При избытке углеводы накапливаются в клетке в виде крахмала (у растений) или гликогена (у животных и грибов) и при необходимости используются организмом как источник энергии.

— *структурная (строительная)*. 20—40% материала клеточных стенок растений составляет целлюлоза.

### 1.1.3. Липиды

Под термином «липиды» объединяют жиры и жироподобные вещества различной структуры, имеющие общие свойства. Главное свойство липидов — *гидрофобность*: они не растворяются в воде, но растворяются в органических растворителях (бензине, эфире, ацетоне и др.). В некоторых клетках липидов мало (5—15% от сухой массы), а в клетках подкожной жировой клетчатки млекопитающих их содержание достигает 90%.

Липиды подразделяют:

- на простые (жиры и воски);
- сложные (фосфолипиды, гликолипиды, липопротеиды);
- стероиды — полициклический спирт холестерин и его производные (например, стероидные гормоны — кортикостероиды и половые гормоны).

**Жиры** — наиболее простые и широко распространенные липиды. Это соединения трехатомного спирта глицерина («головка») и трех остатков высокомолекулярных жирных кислот («хвосты»). Среди них различают жиры, остающиеся твердыми при температуре 20°C, и масла, которые в этих условиях становятся жидкими. Масла более характерны для растений, но встречаются и у животных. **Воска́** покрывают кожу, шерсть, перья животных, что предохраняет их от действия воды. Стебли, листья и плоды многих растений также могут быть покрыты восковым защитным слоем.

**Фосфолипиды** по своей структуре сходны с жирами, но в их молекуле один или два остатка жирных кислот замещены остатком фосфорной кислоты. Фосфолипиды являются основным составным компонентом клеточных мембран. **Гликолипиды** — соединения липидов с углеводами, которые также обычно входят в состав клеточных мембран, присутствуя преимущественно на наружной поверхности. **Липопротеиды** — соединения различных белков с липидами.

### **Функции липидов:**

— *структурная (строительная)*. Липиды входят в состав всех биологических мембран. Это в первую очередь фосфолипиды и холестерин, а также их соединения с белками — липопротеиды;

— *энергетическая*. При полном окислении 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии. Следовательно, жиры дают более чем в 2 раза больше энергии по сравнению с углеводами. У позвоночных животных примерно половина энергии, потребляемой клетками в состоянии покоя, образуется за счет окисления жиров;

— *запасающая*. Жиры являются основным запасующим веществом у животных, а также у некоторых растений. Жиры могут использоваться также в качестве *источника воды* (эндогенная вода), так как при окислении 1 кг жира образуется 1,1 кг воды. Это особенно важно для пустынных животных (вспомните горб у верблюда);

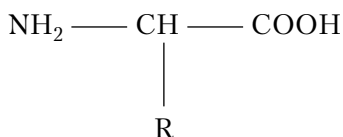
— *теплоизоляционная*. Благодаря низкой теплопроводности липиды служат для теплоизоляции организмов. У многих позвоночных животных хорошо выражен подкожный жировой слой, что позволяет им жить в условиях холодного климата, а у китообразных он играет еще и другую роль — способствует плавучести;

— *защитная*. Подкожная жировая клетчатка, а также жир, который откладывается вокруг внутренних органов, хорошо защищает организм от механических воздействий. Восковой налет на листьях растений предохраняет их от излишнего испарения воды;

— *регуляторная*. Осуществляется стероидными гормонами.

### **1.1.4. Белки**

Из органических веществ в организме больше всего белков — 10–20% массы клетки. Белки являются гетерополимерами, мономерами которых являются **аминокислоты**. Все аминокислоты похожи по строению. Каждая из них содержит аминогруппу ( $-\text{NH}_2$ ) и карбоксильную группу ( $-\text{COOH}$ ). Отличаются аминокислоты частью, которую называют радикал (R) (рис.1.1).



*Рис. 1.1. Структурная формула аминокислоты*

В клетках и тканях обнаружено свыше 170 различных аминокислот, но в состав белковой молекулы входит только 20 из них. В зависимости от того, могут ли аминокислоты синтезироваться в организме, различают: *заменимые* аминокислоты — десять аминокислот, синтезируемых в организме, и *незаменимые* аминокислоты, которые в организме не синтезируются. Незаменимые аминокислоты должны поступать в организм вместе с пищей.

В зависимости от аминокислотного состава белки бывают *полноценными*, если содержат весь набор незаменимых аминокислот, и *неполноценными*, если хотя бы одна незаменимая аминокислота в их составе отсутствует.

Когда две аминокислоты соединяются друг с другом, от аминогруппы одной кислоты и карбоксильной группы другой отщепляется молекула  $H_2O$ , и за счет освободившихся валентностей остатки аминокислот соединяются. Образовавшееся при этом соединение называют дипептидом, а связь между аминокислотами — пептидной связью (рис.1.2).

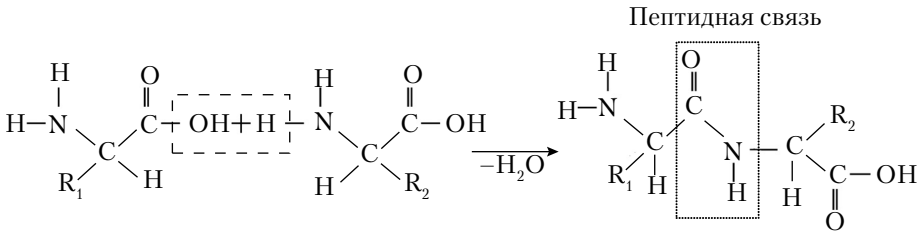


Рис. 1.2. Образование пептидной связи между двумя аминокислотами:

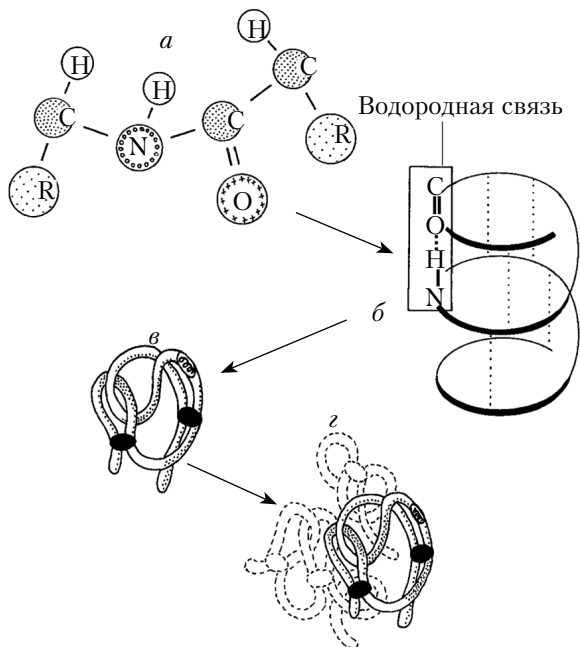
$R_1, R_2$  — радикалы двух разных аминокислот

В случае соединения трех аминокислот образуется трипептид, нескольких — полипептид. Таким образом, белки представляют собой полипептиды, т.е. цепочки из аминокислотных остатков. Последовательность этих остатков в белковой молекуле определяет его первичную структуру. Она определяет свойства молекул белка и ее пространственную конфигурацию. Замена всего лишь одной аминокислоты на другую в полипептидной цепочке может привести к изменению свойств и функций белка. По мере образования белковой цепочки она закручивается в спираль — вторичную структуру белка. Полипептидная спираль определенным образом укладывается в пространстве, формируя третичную структуру. У каждого вида белков третичная структура имеет свою конфигурацию. Некоторые белки имеют и четвертичную структуру, в этом случае несколько молекул с третичной структурой объединяются, образуя одну молекулу (рис.1.3).

В зависимости от конфигурации молекулы белки делятся на **три группы**:

- *глобулярные*, форма молекулы которых более или менее сферическая;
- *фибриллярные*, которые имеют вытянутую форму;
- *мембранные*, которые несколько раз проходят через клеточную мембрану; при этом их части выходят из мембраны в цитоплазму клетки и в межклеточную среду.

Кроме того, белки делят на *простые (протеины)*, которые образованы только аминокислотами, и *сложные (протеиды)*, содержащие помимо аминокислот небелковую часть (например, липопротеиды — соединения белков с липидами, нуклеопротеиды — белков и нуклеиновых кислот, гликопротеиды — белков и углеводов).



**Рис. 1.3. Структура белковой молекулы:**

*а* — первичная; *б* — вторичная; *в* — третичная; *г* — четвертичная

Белковые молекулы очень разнообразны. Они отличаются друг от друга количеством входящих в их состав аминокислот (от ~50 до ~5000) и последовательностью аминокислот в полипептидной цепочке. Эта последовательность закодирована в генах ДНК. Каждый организм содержит огромное количество белков. При этом часть из них видоспецифична, т.е. одинакова для всех представителей конкретного вида. Например, молекула инсулина в норме у всех людей одинакова, но у представителей других видов она отличается по строению (самый близкий к человеческому инсулин принадлежит свиньям). Но многие белки индивидуальны даже в пределах одного вида, т.е. многие белки одного человека отличаются по строению от белков другого.

Белки играют чрезвычайно важную роль в работе организма, причем из-за сложности строения, а также разнообразия форм и состава функции белков очень многочисленны. Выделяют следующие **функции белков**:

— **строительная (структурная)**. Белки входят в состав многих структур организма, как клеточных, так и внеклеточных — цитоплазматических мембран, костей, волос, ногтей, сухожилий и пр.;

— **ферментативная (каталитическая)**, одна из важнейших функций белков. Ферменты — это биокатализаторы, т.е. вещества, в десятки тысяч раз ускоряющие течение биохимических реакций. Молекула фермента обычно гораздо крупнее, чем молекула вещества, на которое он действует (субстрата). На молекуле фермента есть участок, который называется «активный центр». В этом участке субстрат связывается с ферментом

по принципу «ключ к замку», субстрат должен соответствовать по форме и заряду активному центру. Ферменты обладают высокой специфичностью — каждый из них взаимодействует с одним субстратом и выполняет одно действие, например, разрывает молекулу субстрата на две части или, наоборот, объединяет две молекулы разных или одинаковых субстратов в одну, восстанавливает или окисляет молекулу субстрата и т.д. Некоторые ферменты кроме белковой имеют небелковую часть — кофермент, или кофактор. Белковую часть фермента в этом случае называют апофермент. Коферментами могут быть производные витаминов, ионы некоторых металлов и др.;

- *транспортная* (например, гемоглобин в эритроцитах транспортирует кислород; ряд мембранных белков осуществляет мембранный транспорт);
- *регуляторная*. Ряд гормонов являются белками или полипептидами;
- *двигательная*. Белки актин и миозин обеспечивают мышечное сокращение;
- *сигнальная*. В клеточную мембрану встроены белки, способные изменять свою форму под действием некоторых факторов. Это приводит к различным изменениям в работе клетки;
- *защитная*. Антитела, обезвреживающие чужеродные вещества, фибриноген, обеспечивающий свертывание крови, интерферон, подавляющий деятельность вирусов, являются примерами защитных белков;
- *запасаящая* (например, белок молока казеин);
- *энергетическая*. В этом качестве белки используются только тогда, когда не остается других источников для получения энергии (углеводов и жиров).

### 1.1.5. Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты

**Нуклеотиды** — это сложные соединения, состоящие из трех частей: во-первых, одного из азотистых оснований; во-вторых, пятиуглеродного сахара рибозы (у рибонуклеотидов) или дезоксирибозы (у дезоксирибонуклеотидов); в-третьих, одного, двух или трех остатков фосфорной кислоты. Азотистыми основаниями являются аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т), цитозин (Ц) и урацил (У). В зависимости от азотистого основания, которое входит в состав нуклеотида, его называют адениновым, гуаниновым, тиминным, цитозинным и урациловым.

Особое значение в организме имеет рибонуклеотид **АТФ**, состоящий из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. АТФ является «энергетической валютой клетки», т.е. в ней аккумулируется энергия, которая используется организмом для различных процессов жизнедеятельности. При расщеплении АТФ, осуществляемом с помощью фермента АТФазы (аденозинтрифосфатазы), от молекулы отщепляется один остаток фосфорной кислоты, и образуется АДФ (аденозиндифосфорная кислота). При расщеплении АДФ освобождается еще один остаток фосфорной кислоты, и образуется АМФ (аденозинмонофосфорная кислота). Эти реакции сопровождаются выделением большого количества энергии (примерно 40 кДж/моль). Связи, при разрушении которых выделяется много энергии, называются макроэргическими. В АТФ две такие связи.

Кроме мононуклеотидов в обмене веществ большое значение имеют динуклеотиды, особенно НАД<sup>+</sup> (никотинамидадениндинуклеотид) и НАДФ<sup>+</sup> (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), принимающие участие в окислительно-восстановительных реакциях.

**Нуклеиновые кислоты** (НК) назвали так потому, что впервые они были найдены в ядре (*nucleus*) клетки. В дальнейшем они были обнаружены еще и в митохондриях и хлоропластах, а РНК — и в цитозоле клетки. НК — гетерополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Во всех живых клетках присутствует два вида НК — ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота). Исключением являются вирусы, которые не имеют клеточного строения и в которых присутствует только одна из этих кислот (ДНК- и РНК-содержащие вирусы).

**ДНК** образована двумя цепочками (нитьями) дезоксирибонуклеотидов, закрученных спиралью (двойная спираль) и содержит четыре вида нуклеотидов — адениновый, гуаниновый, тиминный и цитозинный (А, Г, Т, Ц). Таким образом, каждый нуклеотид содержит одно из азотистых оснований, дезоксирибозу и остаток фосфорной кислоты. Азотистые основания нуклеотидов каждой из цепочек обращены внутрь спирали и соединены с нуклеотидами соседней цепочки по *принципу комплементарности* (дополнительности) — связи образуются только между адениновым и тиминным (А — Т) и между гуаниновым и цитозинным (Г — Ц) нуклеотидами разных цепочек.

Комплементарность обеспечивает одно из главных свойств ДНК — способность к репликации (самоудвоению). Она возможна за счет того, что на каждой из цепочек ДНК, как на матрице, можно построить комплементарную ей цепочку. Такой процесс происходит со всеми молекулами ДНК перед каждым клеточным делением, позволяя сохранять и передавать генетическую информацию дочерним клеткам и обеспечивая одно из важнейших свойств живого — наследственность.

**РНК** отличается от ДНК тремя характеристиками. Во-первых, ее молекула состоит из одной цепочки; во-вторых, в качестве сахара в ней присутствует рибоза; в-третьих, у нее нет тиминного нуклеотида, и его заменяет урациловый (У). Существует три типа молекул РНК: информационная (иРНК), транспортная (тРНК) и рибосомная (рРНК). Все виды РНК служат для реализации в процессе жизнедеятельности наследственной информации, что проявляется в синтезе белковых молекул. Синтез белка осуществляется на рибосомах, находящихся в цитоплазме клетки. Итак, иРНК переносят информацию о строении белка от ядерной ДНК к рибосомам; тРНК способна связывать аминокислоты и транспортировать их к месту синтеза; рРНК входит в состав рибосом. НК обеспечивают все свойства живого, они играют центральную роль в хранении наследственной информации, в передаче ее в ряду поколений при размножении, а также от материнской клетки к дочерней при росте и развитии организма. Не менее важно и то, что нуклеиновые кислоты обеспечивают реализацию наследственной информации в процессе жизнедеятельности.

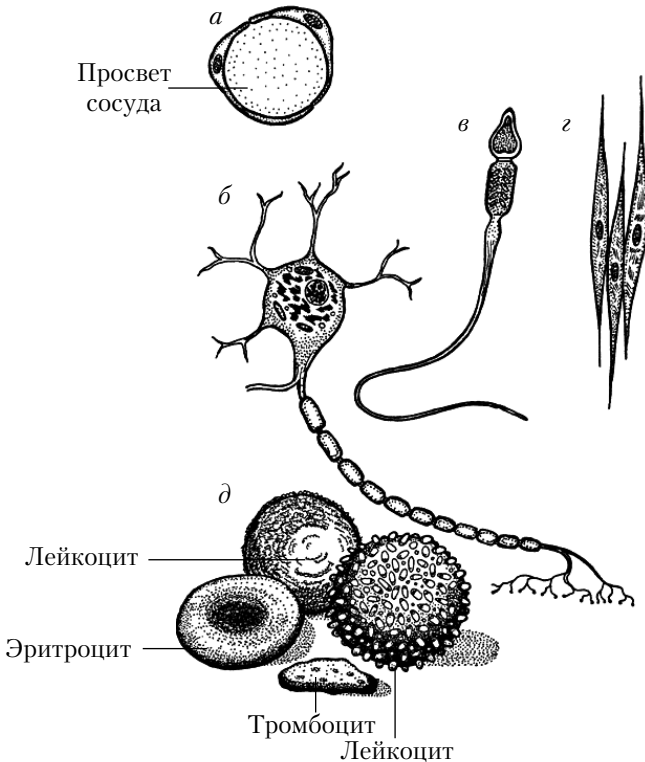
## 1.2. Строение клетки

### 1.2.1. Цитоплазматическая мембрана

Изучением строения клетки и принципов ее жизнедеятельности занимается наука цитология. Большинство клеток можно увидеть только при помощи микроскопа (средние по размеру клетки имеют диаметр от 20 до 100 мкм).

**Клетка** — элементарная структурно-функциональная единица живого, обладающая всеми свойствами живых систем: ростом и развитием, размножением, наследственностью и изменчивостью, обменом веществ, саморегуляцией, раздражимостью.

Все многоклеточные и большинство одноклеточных организмов относятся к эукариотам — ядерным, т.е. имеющим клеточное ядро. В группу прокариот (безъядерных) входят главным образом бактерии. Форма, размеры и функции клеток многоклеточного организма очень разнообразны (рис. 1.4), но основной план строения для всех клеток одинаков.



**Рис. 1.4. Разнообразие клеток организма:**

*а* — клетки, выстилающие сосуды; *б* — нервная клетка; *в* — сперматозоид;  
*г* — гладкомышечные клетки; *д* — клетки крови