

**Н. В. Вдовина**

**ОРГАНИЗМ ЧЕЛОВЕКА  
ПРОЦЕССЫ  
ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ  
И ИХ РЕГУЛЯЦИЯ**

**МОНОГРАФИЯ**

2-е издание, переработанное и дополненное

**Книга доступна в электронной библиотеке [biblio-online.ru](http://biblio-online.ru),  
а также в мобильном приложении «Юрайт.Библиотека»**

**Москва ■ Юрайт ■ 2019**

УДК 57.01+612  
ББК 28.707.3  
В25

**Автор:**

**Вдовина Наталья Всеволодовна** — кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории индивидуальной химиотерапии рака НИИ биомедицинских технологий Приволжского исследовательского медицинского университета (г. Нижний Новгород).

**Рецензенты:**

*Щербатюк Т. Г.* — доктор биологических наук, заведующий кафедрой биологии Приволжского исследовательского медицинского университета (г. Нижний Новгород);

*Дерюгина А. В.* — профессор, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского;

*Гольцман Г. Н.* — профессор, доктор физико-математических наук, заведующий кафедрой общей и экспериментальной физики Института физики, технологии и информационных систем Московского педагогического государственного университета;

*Семенов В. В.* — доктор химических наук, заведующий лабораторией Института металлоорганической химии РАН имени Г. А. Разуваева.

**Вдовина, Н. В.**

В25      **Организм человека: процессы жизнедеятельности и их регуляция : монография / Н. В. Вдовина.** — 2-е изд., пер. и доп. — М. : Издательство Юрайт, 2019. — 342 с. — (Серия : Актуальные монографии).

ISBN 978-5-534-09214-1

Данная работа является попыткой систематизации, структурирования и «сжатия» информации о процессах жизнедеятельности организма человека, и их саморегуляции в рамках системного подхода. Описание различных аспектов жизнедеятельности и их регуляции дано в форме, доступной для понимания студентами как биологического профиля, так и других направлений.

*Книга может быть полезна не только для студентов и магистрантов, но будет интересна для начинающих свою научную деятельность исследователей: биологов, врачей, а также физиков, химиков, математиков, инженеров, которые в содружестве с врачами и биологами разрабатывают и испытывают аппаратуру для исследования живых систем, моделируют различные процессы жизнедеятельности.*

УДК 57.01+612  
ББК 28.707.3



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».

ISBN 978-5-534-09214-1

© Вдовина Н. В., 2014  
© Вдовина Н. В., 2019, с изменениями  
© ООО «Издательство Юрайт», 2019

# Оглавление

Предисловие автора .....	6
<b>Глава 1. Организм человека как саморегулирующаяся система. Элементы структуры организма .....</b>	<b>10</b>
1.1. Понятийный аппарат описания организма человека как системы .....	10
1.2. Структура организма человека и системы его саморегуляции .....	25
<i>Литература</i> .....	39
<b>Глава 2. Жизнедеятельность как взаимодействия внутри организма .....</b>	<b>41</b>
2.1. Вещества, необходимые для жизнедеятельности ( <i>Кислород. Вода. Минеральные вещества. Органические вещества.</i> ) .....	41
2.2. Общая характеристика метаболизма .....	46
2.3. Ферменты — регуляторы метаболизма в клетках организма .....	51
2.3.1. Биологическое значение, строение и механизм действия ферментов .....	51
2.3.2. Активность фермента и факторы, ее определяющие .....	56
2.3.3. Классификация ферментов .....	61
2.3.4. Витамины и их значение в регуляции метаболизма .....	66
2.4. Метаболизм как сопряжение катаболизма и анаболизма .....	73
2.4.1. Основные процессы катаболизма ( <i>Ферментативный гидролиз экзогенных веществ в пищеварительном тракте. Гликолиз. Пентозофосфатный цикл. Аэробное окисление глюкозы. Цикл Кребса. Окислительное фосфорилирование (ОКФОС). Окисление глицерина. Окисление жирных кислот. Декарбоксилирование, дезаминирование, переаминированием аминокислот.</i> ) .....	73
2.4.2. Основные процессы анаболизма ( <i>Глюконеогенез. Биосинтез глицерина. Биосинтез жирных кислот. Биосинтез холестерина. Биосинтез кетоновых тел. Биосинтез триглицеридов, фосфолипидов. Система транспорта липидов. Биосинтез нуклеотидов. Биосинтез мочевины. Биосинтез белка и нуклеиновых кислот.</i> ) .....	104
2.5. Состояния клеток организма (жизнь, гибель) и некоторые аспекты их регуляции ( <i>Клеточный цикл. Аутофагия. Апоптоз. Регуляция переходов от одного состояния клеток к другому</i> ) .....	122
<i>Литература</i> .....	136

<b>Глава 3. Основные элементы системы саморегуляции организма и их функции .....</b>	<b>138</b>
3.1. Вещества-регуляторы — химические сигналы системы саморегуляции организма.....	138
3.1.1. Механизм взаимодействия веществ-регуляторов с клетками организма.....	144
3.1.1.1. Рецепторы веществ-регуляторов .....	144
3.1.1.2. Основные системы посредников, активируемые при взаимодействии веществ-регуляторов с клетками организма .....	151
3.1.2. Биологическое значение различных групп веществ-регуляторов .....	155
3.1.2.1. Вещества каскада арахидоновой кислоты .....	155
3.1.2.2. Цитокины.....	159
3.1.2.3. Тканевые гормоны ( <i>Желудочно-кишечный тракт. Сердце. Жировая ткань. Почки. Печень.</i> ) .....	161
3.1.2.4. Нейромедиаторы ( <i>Ацетилхолин. Биогенные амины. Пептиды. Низкомолекулярные вещества.</i> ).....	168
3.1.2.5. Гормоны желез внутренней секреции (ЖВС) ( <i>Химическая природа. Гормоны гипоталамуса. Гормоны гипофиза. Гомоны эпифиза. Гомоны щитовидной железы. Гормоны паращитовидной. Гормоны тимуса. Поджелудочная железа. Гормоны надпочечников: мозговое вещество, кора. Гормоны половых желез. Овариальный (половой) цикл.</i> ) .....	173
Литература .....	199
3.2. Нервная система как основной элемент системы саморегуляции организма .....	199
3.2.1. Структура нервной системы .....	199
3.2.2. Отделы головного мозга и их функции .....	208
3.2.3. Строение и основные функции спинного мозга .....	218
3.2.4. Значение вегетативной нервной системы в регуляции жизнедеятельности.....	221
3.2.5. Значение гипоталамуса в регуляции вегетативных функций и биологических ритмов .....	227
3.2.6. Теория функциональных систем как модель управления жизнедеятельностью организма .....	233
Литература .....	237
<b>Глава 4. Перенос вещества и трансформация энергии в организме .....</b>	<b>238</b>
4.1. Общая характеристика тепломассопереноса в организме .....	238
4.2. Оценка энергетических затрат организма на жизнедеятельность .....	243
4.3. Внутренние органы и тепломассоперенос в организме и между организмом и средой ( <i>Пищеварительный тракт. Печень. Легкие и воздухоносные пути. Сердце. Почки. Головной мозг. Скелетная мускулатура. Жировая ткань. Кожа.</i> ) .....	248

4.4. Организм человека как генератор колебаний, волн и полей .....	270
4.5. Перенос веществ через биологические мембраны .....	279
<i>Литература</i> .....	285

**Глава 5. Жизнедеятельность как взаимодействие организма и среды ..... 286**

5.1. Поведение как биологический феномен и предмет научных исследований. Структура поведения .....	286
5.2. Врожденные компоненты в поведении .....	292
5.2.1. Таксисы и кинезы .....	293
5.2.2. Безусловные рефлексы.....	295
5.2.3. Инстинкты .....	297
5.3. «Приобретаемое» в поведении ( <i>Неассоциативное обучение. Привыкание (габитуация). Сенситизация. Запечатление (импринтинг). Подражание. Ассоциативное обучение. Условный рефлекс. Инструментальный рефлекс (оперантное обучение). Когнитивная деятельность по формированию «карты местности». Рассудочная деятельность (мышление). Способность к экстраполяции. Орудийная деятельность.</i> ) .....	303
5.4. Внутренние процессы и внешние проявления поведения.....	315
5.4.1. Общая характеристика внутренних компонентов поведения ( <i>Потребность. Мотивация. Внимание. Память. Механизм эмоций.</i> ) .....	315
5.4.2. Структура и классификация форм поведения животных и человека, связанных с биологическими потребностями ( <i>Метаболические потребности. Пищевое поведение. Питьеовое поведение. Терморегуляционное поведение. Элиминационная потребность и поведение. Санационная потребность и поведение. Территориальная потребность и поведение. Репродуктивные потребности. Половое поведение. Родительское поведение. Познавательные потребности. Исследовательское поведение. Игровое поведение. Потребность выбора тактики поведения. Агрессивное поведение. Бегство. Умиротворение. Потребность в сильных субъективных переживаниях и способы ее удовлетворения.</i> ) .....	324
<i>Литература</i> .....	338

**Новые издания по дисциплине «Физиология человека» и смежным дисциплинам ..... 341**

## Предисловие автора

Одной из актуальных проблем современной биологии и медицины остается детальное исследование и понимание биологического значения химических, физико-химических и физических процессов жизнедеятельности организма человека, изучение механизмов саморегуляции и согласования элементов такой сложной системы, как организм человека. Это необходимо для всестороннего анализа информации, получаемой при исследовании организма с диагностическими и научными целями, а также для разработки новых подходов к диагностике, лечению и профилактике различных заболеваний, для создания новых лекарственных средств, для разработки современной аппаратуры для медико-биологических исследований и устройств, позволяющих компенсировать частично нарушенные или утраченные функции организма. Для решения этих задач необходимо сотрудничество специалистов различных научных направлений: биологов, врачей, химиков, инженеров, физиков, математиков. Одним из условий успеха этого сотрудничества является взаимопонимание, в частности, понимание принципов функционирования живых систем как специалистами медико-биологического профиля, так и разработчиками моделей живых систем и аппаратуры, предназначенной для их исследования.

Данная работа является попыткой систематизации, структурирования и «сжатия» информации о процессах жизнедеятельности организма человека, и их саморегуляции в рамках системного подхода. Жизнедеятельность рассматривается как совокупность взаимодействий в организме и взаимодействий организма и среды. Таким процессом взаимодействий в организме животных и человека является, прежде всего, метаболизм как совокупность регулируемых химических реакций, протекающих в клетках организма. Метаболизм, являясь основой жизнедеятельности, обеспечивает физико-химические процессы трансформации энергии, получаемой из окружающей среды посредством взаимодействия организма и окружающей среды. Эта энергия используется в организме на поддержание и воспроизведение структуры организма, на перенос веществ и энергии в организме и между организмом и средой, а также на взаимодействия со средой. Регуляцию процессов жизнедеятельности осуществляют нервная, эндокринная и иммунная системы, в каждой из которых имеются такие элементы, как отдельные клетки, их скопления и дифференцированные органы. Коммуникативными сигналами (управляющими и сигналами обратной связи)

этих систем являются вещества-регуляторы, а в нервной системе действуют также электрические сигналы. Взаимодействие регуляторных систем организма в управлении процессами жизнедеятельности проявляется, прежде всего, во взаимодействии с клетками организма веществ-регуляторов как химических сигналов различных регуляторных систем. Результаты взаимодействия веществ-регуляторов с клетками изменяют уровень функциональной активности клеток организма, а следовательно, уровень функционирования органов и всего организма в целом. Необходимость исследования механизмов саморегуляции обусловлена тем, что от состояния и взаимодействия регуляторных систем организма человека зависят состояние его здоровья, качество и продолжительность жизни. Кроме того, исследование деталей функционирования регуляторных систем организма и их взаимодействия при регуляции различных процессов жизнедеятельности представляет интерес в эволюционном аспекте, так как в ходе исторического развития живых систем становились более эффективными, но и более сложными именно механизмы саморегуляции различных процессов жизнедеятельности. До настоящего времени остается тайной, каким образом химические, физико-химические и физические процессы, лежащие в основе жизнедеятельности живых систем, в том числе и организма человека, а также, в частности, в основе функционирования такой его регуляторной системы, как нервная, обеспечили в ходе биологической эволюции возникновение способности к субъективным переживаниям, мышлению, появлению у человека способности к речи и развитие сознания. Решение этих загадок природы, так же как и повышение информативности различных методов исследования организма человека и эффективности методов коррекции «сбоев» в функционировании одного или нескольких элементов такой сложной системы, как организм человека, и их последствий, возможно только при объединении усилий специалистов различных научных направлений.

Многолетний опыт педагогической и научно-исследовательской работы автора, а также опыт общения с химиками, физиками, инженерами, математиками позволяет утверждать, что для многих студентов, магистрантов и аспирантов, молодых преподавателей и исследователей чрезвычайно трудно интегрировать свои знания по различным дисциплинам, и у них возникают большие трудности во взаимопонимании со специалистами других направлений. Это послужило одной из предпосылок разработки данной монографии, в котором описание различных аспектов жизнедеятельности и их регуляции дано в форме, как считает автор, доступной для понимания студентами старших курсов биологического профиля и специалистами других направлений. Этому способствовало то, что в последние десятилетия было издано вновь и переиздано большое количество учебной литературы и монографий по различным направлениям биологии: биохимии, физиологии, цитологии, гистологии, иммунологии, литературы по нейронауке и различным аспектам поведения животных и человека. Многие из этих книг

были использованы при написании данной работы, и ссылки на них приведены в конце каждой из глав данной монографии.

В первой главе приведена система логически взаимосвязанных определений и понятий, используемых в последующих главах, дана краткая характеристика структуры организма. В главах 2, 4, 5 представлено описание таких процессов жизнедеятельности, как метаболизм, переход клетки от состояния жизни к состоянию гибели, переход от одной фазы клеточного цикла к другой, тепломассоперенос между организмом и средой и внутри организма, поведение. В гл. 3 описаны механизмы взаимодействия веществ-регуляторов как коммуникативных сигналов различных регуляторных систем с клетками организма и результаты этого взаимодействия на клеточном и организменном уровне, а также приведены некоторые данные, полезные для понимания функционирования нервной системы как верхнего уровня иерархии в системе саморегуляции организма.

Отсутствие в пособии иллюстративного материала связано с тем, что автор старался изложить материал таким образом, чтобы, работая с текстом книги и используя справочную литературу по теме раздела, читатель мог сопровождать или завершать ее составлением схем и таблиц, при этом находясь по ключевым словам настоящего текста при помощи любой из поисковых систем Интернета обширного иллюстративного ряда не составит затруднения. Подобная самостоятельная активная работа способствует усвоению материала лучше, чем разглядывание готовых схем и таблиц без чтения текста.

Автор надеется, что эта книга может быть полезна не только для студентов и магистрантов, но будет интересна для начинающих свою научную деятельность исследователей: биологов, врачей, а также физиков, химиков, математиков, инженеров, которые в содружестве с врачами и биологами разрабатывают и испытывают аппаратуру для исследования живых систем, моделируют различные процессы жизнедеятельности.

Автор от всей души благодарит рецензентов: доктора биологических наук, зав. кафедрой биологии ПИМУ Минздрава РФ Т. Г. Щербатюк, доктора биологических наук, проф кафедры физиологии и биохимии человека и животных ННГУ им. Н. И. Лобачевского проф, А. В. Дерюгину, доктора физико-математических наук, зав. кафедрой общей и экспериментальной физики МГПУ Г. Н. Гольцмана и доктора химических наук, зав. лабораторией Института металлоорганической химии В. В. Семенова, внимательно прочитавших работу и сделавших ценные замечания. Благодарю члена-корр. РАН, зам. директора ИПФ РАН, зам. руководителя Нижегородского научного центра РАН, научного руководителя НИИ «Живые системы» при ННГУ им. Н. И. Лобачевского (впоследствии — директора ИПФ РАН, а ныне — президента РАН) академика А. М. Сергеева, доктора медицинских наук, зав. кафедрой биомедицины биологического факультета ННГУ им. Н. И. Лобачевского, директора НИИ биомедицинских технологий при НижГМА (ныне НИИ



экспериментальной онкологии и Биомедицинских технологий ПИМУ), почетного профессора РАН Е. В. Загайнову за поддержку при опубликовании 1 издания книги. Благодарю Н. А. Хитрову за ее труд по технической подготовке текста пособия к публикации, моих молодых коллег, аспиранта С. А. Родимову и студентку 6 к. леч. ф-та ПИМУ Е. Е. Зеленову за помощь в подготовке предметного указателя нескольких разделов книги, а также доктора физико-математических наук В. Ф. Вдовина за терпение, консультации по физике и помощь в те долгие годы, когда реализовывалась идея автора.

*Ст. науч. сотр. лаборатории индивидуальной  
химиотерапии рака НИИ ЭО БМТ ПИМУ, доцент, к. б. н.,  
Наталья Всеволодовна Вдовина (Nataliya.Vdovina@mail.ru)*

# Глава 1

## ОРГАНИЗМ ЧЕЛОВЕКА КАК САМОРЕГУЛИРУЮЩАЯСЯ СИСТЕМА. ЭЛЕМЕНТЫ СТРУКТУРЫ ОРГАНИЗМА

### 1.1. Понятийный аппарат описания организма человека как системы

В данном разделе приведены известные определения понятий, необходимых для описания функционирования организма человека как системы. При этом из множества существующих определений этих понятий, встречающихся в энциклопедиях и специализированных словарях, подобраны логически связанные определения, согласованные друг с другом и позволяющие описать организм человека с позиций системного подхода.

Историческое развитие общества, науки и биологии как части научных знаний о природе сопровождается формированием и смена парадигмы. **Парадигма** (от греч. *paradeigma* — пример, образец) — это: 1) строго научная теория, воплощенная в системе понятий, выражающих существенные черты действительности; 2) исходная концептуальная схема, модель постановки проблем и их решения, методов исследования, господствующих в течение определенного исторического периода в научном сообществе.

Для создания любой вербальной модели, т. е. описания различных объектов Природы в рамках научной парадигмы, используется **понятийный аппарат** как совокупность определенных взаимосвязанных понятий, характеризующих объект и его свойства. **Объект** — это характеристика реальности, на которую человек обращает свою деятельность или направляет свое познание.

В соответствии с современной парадигмой, в **природе** как окружающем нас мире во всем многообразии его форм и как совокупности материальных объектов выделяют живую и неживую (косную) материю. **Виды материи** — это **вещество**, имеющее атомарное строение и обладающее массой покоя, и **поле**.

Для характеристики живой материи используют понятие «жизнь». Одно из определений этого понятия принадлежит Б. М. Медникову:

«**Жизнь** — это активное, идущее с затратой энергии поддержание и воспроизведение специфичной структуры».

Понятие «энергия» используют для описания взаимодействия материальных объектов. Понятие «**взаимодействие**» применяется для отображения взаимосвязи между различными объектами и обозначает воздействия как прямые, так и опосредованные, различных объектов друг на друга, взаимопревращения объектов. Как научный термин понятие **энергия** (от греч. *energeia* — действие, деятельность) применяется в естественных науках для обозначения общей количественной меры различных форм движения материи. Под движением материи как всеобщим способом ее существования понимают ее изменения, превращения в ходе ее самоорганизации и взаимодействия.

Полная энергия (строго — энергия покоя без кинетической составляющей) материальных объектов определяется количественно по уравнению А. Эйнштейна:  $E_0 = mc^2$ , где  $c$  — коэффициент пропорциональности, численно равный скорости света ( $3 \cdot 10^8$  м/с),  $m$  — масса объекта; энергия кванта электромагнитного излучения определяется по уравнению М. Планка:  $E = h\nu$ , где  $\nu$  — частота электромагнитной волны,  $h$  — постоянная Планка ( $6,6 \cdot 10^{-34}$  Дж · с).

Известны два способа **передачи энергии** от одного материального объекта другому: путем совершения **работы** или в виде **теплоты**. Часть энергии объекта, которая может быть использована на **совершение работы**, называется **свободная энергия**. Передача энергии происходит в соответствии с **законами термодинамики**. Самая краткая формулировка **I закона** — энергия сохраняется. Это значит, что энергия не возникает и не исчезает самопроизвольно, а только переходит из одного вида в другой. В зависимости от вида совершаемой работы различают механическую, электрическую, магнитную, электромагнитную и химическую энергии. В соответствии со **II законом термодинамики**, при передаче энергии от одного объекта другому часть ее обязательно переходит в теплоту, что приводит к уменьшению «упорядоченности», к возрастанию **энтропии** как меры неупорядоченности. Следствием этого закона является утверждение о том, что любая система, представленная самой себе, стремится к состоянию с минимальным запасом свободной энергии. Все взаимодействия между материальными объектами подчиняются законам термодинамики.

Для описания взаимодействий материальных объектов также используют понятие **информация**. Однозначного определения этого понятия не существует, хотя имеется множество способов его объяснения. Считается, что в общем виде под информацией понимают любое сообщение, передаваемое с помощью специальных средств связи: символов, знаков, кодов и т. д. В применении к живым системам большое значение имеет ценностный (прагматический) аспект информации. Ценность получаемой информации измеряется приращением вероятности достижения существующей цели в результате использования информации данной живой системой. Передача информации уменьшает

энтропию системы, то есть увеличивается ее упорядоченность. В кибернетике количество информации, переданной от одного элемента системы к другому, определяют как логарифм вероятности изменения состояния одного из элементов системы при определенных изменениях другого элемента. Считается, что передача информации имеет место, если состояние какого-либо из элементов системы может быть с определенной вероятностью определено по состоянию другого элемента системы в предыдущий момент времени.

Несмотря на его неоднозначность, понятие «информация» удобно использовать как объяснительный принцип при описании таких взаимодействий в живых системах и взаимодействий организма и среды, при которых взаимосвязанные изменения состояния элементов системы превышают интенсивность обмена энергией между ними.

При описании передачи информации используют термины: сигнал, канал связи и коммуникация. **Сигнал** (от лат. *signum* — знак) — это физический процесс или явление, несущие сообщение (информацию) о каком-либо событии, состоянии объекта наблюдения либо передающие команды управления, указания, оповещения. Информация — это количественная характеристика сигналов. Сигнал как результат изменения состояния объекта, являющегося источником информации, приводит с определенной степенью вероятности к детерминированным изменениям состояния объекта, являющегося приемником информации. Любые, в том числе и очень слабые изменения энергии вещества или поля могут являться сигналами для определенных объектов. При этом в большинстве ситуаций следствием незначительных изменений свободной энергии источника сигнала могут быть значительные затраты энергии приемником этого сигнала. Сигналы имеют различную природу. В организме человека информация передается с помощью электрических и химических сигналов. Их приемниками являются клетки организма, в которых в ответ на эти сигналы совершаются различные виды работы.

Передача информации с помощью сигналов — это основа коммуникации. **Коммуникация** (от лат. *communication* — делать общим, связывать, общаться) — форма связи, акт передачи информации, общение. Понятие «канал связи» характеризует способ передачи и приема информации, свойства сигналов. Например, для внутривидовой коммуникации многие животные используют акустический канал связи. В этом случае сигналами являются звуки, издаваемые животными, а их приемником — орган слуха.

Понятие **структура** (от лат. *structura* — строение, расположение, порядок) используется для обозначения совокупности устойчивых связей объекта, обеспечивающих его целостность и тождественность самому себе, т. е. сохранение своих основных свойств при различных внешних и внутренних изменениях.

В рамках действующей научной парадигмы все живые объекты — это **живые сложные организованные саморегулирующиеся открытые системы, находящиеся в стационарном состоянии.**

**Система** (от греч. *sistema* — составленное из частей, объединенное) — это целостный объект, состоящий из элементов, находящихся во взаимоотношениях, или совокупность элементов, находящихся в отношениях и связях между собой и образующих определенную целостность, единство. Свойства системы не сводимы к простой сумме свойств входящих в нее элементов, взаимодействие элементов в системе приводит к появлению у нее качественно новых свойств, отличающихся от свойств ее элементов.

**Сложной системой** называется система, составленная из элементов (подсистем), каждый из которых также является системой. При описании живых организмов как сложных систем выделяют такие уровни организации живой материи, как молекулярный, субклеточный, клеточный, тканево-органный, организменный и надорганизменный. Элементы каждого из этих уровней — это сложные системы. Например, клетка как элементарная единица живой материи — это сложная система, подсистемами которой являются ее органоиды: биологические мембраны, митохондрии, ядро, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум. Они также являются сложными системами. Их элементы — это различные, взаимодействующие друг с другом молекулярные ансамбли. Таким ансамблем является, например, мультиферментный, то есть образованный несколькими ферментами, комплекс митохондрий — дыхательная цепь как главная структура трансформации энергии в клетках аэробных организмов.

Как правило, сложные системы имеют иерархическое строение. **Иерархия** (от греч. *hieros* — священный, *arche* — власть) — это расположение частей или элементов целого от высшего к низшему, «подчинение» низших уровней более высоким. Иерархические системы являются **организованными**, т. е. в них осуществляется управление. **Управление** — это направление хода, движения, деятельности чего-либо (кого-либо), руководство. Понятие «управление» соотносится с понятиями «организация» и «структура» системы. **Организация** (от лат. *organize* — сообщаю стройный вид, устраиваю) — это: 1) обусловленная строением целого внутренняя упорядоченность, согласованность, взаимодействие его более или менее дифференцированных и автономных частей; 2) совокупность процессов или действий, ведущих к образованию и совершенствованию взаимосвязей между частями целого. Организация системы — это особенность (специфичность) их структуры.

Для описания процесса управления используют понятия **контроль** и **регуляция**. Следует отметить, что при дословном переводе с английского языка слово «контроль» (англ. *control*) означает управление, руководство, власть, надзор, сдерживание, регулирование, контроль, проверку. Следовательно, использовать слово «контроль» как синоним слова «управление» допустимо. Вместе с тем в русском языке слово «контроль» по смыслу ближе к его переводу с французского языка (*control* — проверка, наблюдение за чем-либо, кем-либо с целью проверки и надзора), или к заимствованному из английского языка слову

«мониторинг» (*monitoring* — процесс проверки, предупреждения). В данной работе термин «мониторинг» используется для обозначения непрерывного наблюдения (контроля) за состоянием определенных параметров системы или состояния окружающей среды.

**Регуляция** (от лат. *regulare* — подчинение чего-либо определенному порядку, правилу, упорядочивание). Регуляция обеспечивает «согласование» элементов системы, оптимизирует затраты энергии на взаимодействия элементов системы и взаимодействия системы и окружения.

Как правило, в сложных системах высшие уровни иерархии на основе мониторинга осуществляют управление состоянием других подсистем (элементов системы) и регулируют уровень их функционирования. Это обеспечивает возможность системе длительно функционировать и сохранять структуру.

Механизм регуляции процессов в сложных системах основан на действии **прямых и обратных связей** между ее элементами. При действии **прямых** связей между элементами системы увеличение (уменьшение) уровня функционирования одного из элементов системы приводит к увеличению (уменьшению) уровня функционирования другого элемента системы. Прямые связи функционируют при регуляторных воздействиях элементов более высоких уровней иерархии системы на элементы более низких уровней иерархии или при взаимодействиях элементов одного иерархического уровня. Например, при увеличении секреции гипоталамусом гормона тиреолиберина в гипофизе увеличивается продукция тиреотропного гормона, что, в свою очередь, приводит к усилению активности клеток щитовидной железы, выделяющих тироксин. В результате взаимодействия тироксина с клетками организма в них увеличивается интенсивность окислительного фосфорилирования и усиливается теплопродукция. Прямые регуляторные воздействия имеются также в каскадах ферментативных реакций, например в системе свертывания крови, включающей более десяти факторов свертывания крови. В ней все факторы находятся в неактивном состоянии до повреждения стенки кровеносного сосуда. Оно активирует первый фактор свертывания крови, что приводит к каскаду реакций, в которых активная форма каждого предыдущего фактора активирует последующий до образования сгустка из фибрина, закупорки сосуда и прекращения кровотечения.

При наличии **обратной** связи между элементами системы результат функционирования системы (уровень функционирования управляемого элемента) влияет на уровень функционирования системы (на уровень функционирования управляющего элемента). В системах с обратной связью состояние одного из элементов системы в момент времени  $t_1$  влияет на состояние другого элемента в момент времени  $t_2$  а состояние этого элемента влияет на состояние первого элемента системы в момент времени  $t_3$ . **Положительная** обратная связь — это увеличение уровня функционирования системы результатом ее действия, а **отрицательная** обратная связь — это уменьшение уровня

функционирования системы при увеличении результата ее функционирования до определенной величины.

В управлении различными процессами в организме человека включение обратных связей взаимосвязано с мониторингом, т. е. с «отслеживанием» результатов действия прямых связей между элементами системы. При этом в регуляции различных процессов жизнедеятельности в организме для поддержания констант гомеостаза обычно действуют отрицательные обратные связи, а в период изменения уровня функционирования клеток, органов и всего организма — положительные обратные связи.

Например, продукт последней реакции какого-либо биохимического процесса, состоящего из нескольких взаимосвязанных реакций, является ингибитором фермента, катализирующего первую реакцию этого процесса. Нередко увеличение в крови концентрации какого-либо гормона приводит к снижению секреторной активности системы желез, элементом которой является железа, вырабатывающая этот гормон. Например, при понижении температуры окружающей среды в организме активируются терморецепторы, в том числе и гипоталамуса. Это приводит к запуску прямых связей в системе таких желез внутренней секреции (ЖВС), как гипоталамус, гипофиз и щитовидная железа, что приводит к увеличению секреторной активности желез и возрастанию в крови концентрации их гормонов, в том числе и тироксина — гормона щитовидной железы. Это результат функционирования системы. Он уменьшает уровень ее функционирования. Так как уровень тироксина контролируется хеморецепторами гипоталамуса, то при определенной его концентрации в крови клетки гипоталамуса уменьшают секрецию тиреолиберина, управляющего секреторной активностью клеток гипофиза, вырабатывающих тиреотропный гормон. Уровень его секреции также уменьшается, что и вызывает уменьшение активности клеток щитовидной железы, вырабатывающих тироксин. Это одна из петель обратной связи. Вторая петля обратной связи в этой системе ЖВС запускается взаимодействием тироксина с клетками организма, что приводит к усилению в них теплопродукции и повышению температуры тела. Это также результат функционирования системы перечисленных выше ЖВС. Он, как и определенный уровень тироксина в крови, уменьшает уровень функционирования этой системы ЖВС. Повышение температуры тела изменяет характер активности терморецепторов гипоталамуса, что приводит к уменьшению секреторной активности системы ЖВС, состоящей из определенных секреторных клеток гипоталамуса, гипофиза и щитовидной железы, и снижению в крови содержания тироксина.

Положительная обратная связь в живых системах наблюдается, как правило, кратковременно. Например, при возникновении потенциалов действия в клетках возбудимых тканей в фазу деполяризации их мембран; при активации ферментов, участвующих в воспалении; при реализации некоторых образцов поведения, например демонстраций,

включенных в агрессивное и половое поведение. Обычно в ходе различных процессов жизнедеятельности положительная обратная связь прерывается включением отрицательной обратной связи. Отсутствие этого прерывания может явиться причиной гибели организма.

При описании управления в живых системах используется понятие **саморегуляция** — это управление функционированием живой системы, осуществляемое элементами этой системы. Саморегуляция организма взаимосвязана с функционированием регуляторных систем организма. Такими системами являются нервная, иммунная и эндокринная системы.

Высшим уровнем иерархии в организме является нервная система. Она обеспечивает организацию и реализацию взаимодействий между организмом и средой, а также взаимодействия в организме, то есть регулирует различные аспекты жизнедеятельности. Понятие **жизнедеятельность** в данной работе используется для обозначения совокупности регулируемых процессов взаимодействий в организме и взаимодействий организма и среды. Взаимодействия организма и среды у такого варианта живых систем, как животные и человек — это **поведение** как биологический феномен.

Регуляторные системы организма генерируют управляющие сигналы, принимаемые клетками организма, и изменяют их функциональную активность. Они управляют функциональным состоянием белков клеток организма, в том числе и активностью ферментов в каждой из клеток организма, в том числе и клеток самих регуляторных систем. Кроме того, клетки регуляторных систем принимают сигналы обратной связи от контролируемых ими элементов организма, что изменяет уровень их функционирования. Управляющими сигналами регуляторных систем, а также сигналами обратной связи являются вещества-регуляторы — это химические сигналы; а в клетках возбудимых тканей генерируются электрические сигналы — распространяющиеся потенциалы действия. В нервной системе эти электрические сигналы трансформируются в такие химические сигналы, как нейромедиаторы. Они вызывают изменение функциональной активности клеток организма, в том числе клеток нервной и мышечной ткани.

Таким образом, жизнедеятельность обеспечивает возможность жизни и самосохранения живых систем как способа существования, движения живой материи. Понятие «самосохранение» используется в данной работе для обозначения преемственности жизни, ее продолжения в нескольких поколениях потомков. **Самосохранение** включает в себя способность к активному поддержанию структуры в онтогенезе, репродукцию, т. е. активное воспроизведение структуры в последующих поколениях, и сохранение в среде системы связей организма с ней. Поведение — это основной способ самосохранения животных, функция их организма, обеспечивающая взаимодействие их со средой. Вместе с тем, некоторые варианты поведения препятствуют самосохранению животных и человека. Поведение можно рассматривать как морфологи-



ческий признак, являющийся материалом для естественного отбора — основного механизма биологической эволюции.

Организм человека, как все живые системы, — это **открытая система, обменивающаяся с окружающей ее средой веществом, энергией и информацией**.

Взаимодействие живых систем с их окружением включает в себя процессы переноса вещества и энергии из среды в организм и из него в среду, то есть сопровождается тепломассопереносом. У гетеротрофных многоклеточных организмов поступление веществ среды в организм происходит в ходе таких физиологических процессов, как дыхание, питание и выделение. Возможность питания и выделения обеспечивается определенными формами поведения.

При описании переноса вещества в организме как процесса, обеспечивающего поддержание структуры организма, используют понятия «ассимиляция» и «диссимиляция». **Ассимиляция** — это усвоение организмом веществ из окружающей среды, «распределение» веществ среды в организме, их упорядочивание, включение в структуру организма. **Диссимиляция** — это процесс выведения из метаболизма веществ, не пригодных к их использованию в организме, нередко сопряженный с их обезвреживанием, и перенос этих веществ в среду, а также процесс выделения из организма избытка веществ.

Перенос вещества в клетки организма и из них, или **транспорт веществ** через биологические мембраны, происходит или пассивно, или активно, то есть с затратой энергии. **Пассивный транспорт** — это перенос веществ через избирательно проницаемую биологическую мембрану за счет диффузии или разности электрических потенциалов. **При диффузии**, вследствие теплового движения молекул, или броуновского движения, происходит самопроизвольный перенос вещества из области их большей концентрации в область меньшей концентрации: вещества самопроизвольно перемещаются **против градиента их концентрации**. **Градиент** (от лат. *gradients* — шагающий) — вектор, показывающий направление наибольшего роста скалярной функции, то **есть** вектор, направленный **от меньшего** значения параметра **к его большему значению**. В организме человека путем диффузии через биологические мембраны происходит газообмен в легких и тканях, а также перемещаются вода и мочевины.

**Активный транспорт** веществ через мембрану происходит за счет энергии энергетических валют клетки, главным образом, за счет энергии гидролиза аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Он обеспечивает перенос через биологические мембраны веществ, не способных к диффузии через них, в основном, гидрофильных частиц, таких, как ионы, молекулы органических соединений. При этом перемещение вещества может происходить как против градиента их концентрации, так и по градиенту, то есть из области меньшей концентрации в область большей концентрации. При активном транспорте энергия расходуется, главным образом, или на активацию переносимых веществ, или

на изменение конформации белков, специализированных на транспорте вещества через мембрану. Это ферменты: «насосы» или «помпы», например,  $K^+-Na^+-ATP$ -аза; каналоформеры — белки, образующие ионные каналы; белки-переносчики. Например, перенос жирных кислот из цитозоля в митохондрии, где происходит их окисление, осуществляет карнитин — низкомолекулярное азотсодержащее соединение. Присоединению жирных кислот к карнитину предшествует их активация, сопряженная с гидролизом АТФ.

Активный транспорт — это регулируемый процесс. Интенсивность этого процесса регулируется веществами-регуляторами. При их взаимодействии с клетками-мишенями в них изменяется или интенсивность биосинтеза белков, участвующих в переносе веществ через мембрану, или функциональное состояние каналоформеров.

Поступившие в клетку вещества включаются в метаболизм — процесс, обеспечивающий, во-первых, возможность функционирования дифференцированных клеток организма в соответствии с их специализацией, а во-вторых, поддержание и воспроизведение структуры клеток и тканей организма.

**Метаболизм** (от греч. *metabolē* — перемена) — изменение, превращение, обмен веществ в организме, образование из одних веществ других, совокупность регулируемых биохимических реакций. В узком значении слова это химические превращения веществ в клетке. Скорость и направленность биохимических реакций в клетке, то есть интенсивность метаболизма, зависит от активности и набора (пула) в ней биологических катализаторов — ферментов. Активность ферментов регулируется посредством взаимодействия с клеткой химических сигналов — веществ-регуляторов как элементов системы саморегуляции организма.

В метаболизме выделяют два сопряженных, взаимозависимых, протекающих одновременно, но разнонаправленных процесса: катаболизм и анаболизм. **Катаболизм** — это биохимические процессы, в ходе которых сложные вещества превращаются в более простые. Эти вещества используются или для извлечения энергии и ее аккумуляции в клетке в виде энергетических валют (АТФ, трансмембранных потенциалов), или как материал для биосинтеза эндогенных веществ, то есть включаются в анаболизм. В ходе катаболизма в аэробных условиях, то есть в присутствии кислорода, около 42 % химической энергии веществ окружающей среды аккумулируется в клетках гетеротрофных организмов в виде такой энергетической валюты, как АТФ. Остальная энергия рассеивается в виде теплоты.

**Анаболизм** — это процессы упорядочения, основа создания структуры организма; процессы синтеза собственных веществ организма, создания, поддержания и воспроизведения структуры организма, происходящие с затратой энергии, запасенной в ходе катаболизма.

Энергия, аккумулируемая в клетке в виде энергетических валют, в соответствии с первым законом термодинамики, расходуется на со-

вершение различных видов работы. Во-первых, это химическая работа при биосинтезе различных веществ; во-вторых, это осмотическая работа, обеспечивающая активный транспорт ионов через мембрану, в частности, при генерации и распространении потенциалов действия; в-третьих, это механическая работа в виде энергозависимых изменений конформации, то есть пространственной структуры белков клетки. Такие конформационные изменения белков мембраны: ферментов-насосов, каналоформеров — наблюдаются при активном транспорте, в том числе и сопровождающем электрическую работу, а изменения белков-рецепторов происходят при взаимодействии с ними их лигандов, в частности, веществ-регуляторов. Конформационные изменения сократительных белков клеток необходимы для деления клеток. В мышечной ткани эти изменения пространственной структуры сократительных белков обеспечивают сокращение мышц, а следовательно, возможность перемещения в пространстве структур организма и всего организма в целом.

В соответствии со вторым законом термодинамики, все процессы трансформации энергии в клетках организма сопровождаются **теплопродукцией**.

Таким образом, **химическая энергия веществ среды трансформируется** в ходе катаболизма в **химическую энергию АТФ**. В ходе жизнедеятельности **энергия гидролиза АТФ расходуется на** процессы биосинтеза эндогенных веществ и конформационные изменения белков клетки, обеспечивающие активный транспорт веществ через мембрану и мышечное сокращение. Все процессы трансформации энергии сопровождаются теплопродукцией.

Интенсивность и направленность метаболизма в клетках организма характеризует уровень их метаболической активности. Предложено выделять **три уровня метаболической активности клеток**. Это уровень поддержания, готовности и активного обмена (метаболизма). **Уровень поддержания** — это минимальная интенсивность метаболизма, достаточная для сохранения клеточной структуры, ее снижение приводит к гибели клетки. **Уровень готовности** — интенсивность метаболизма в клетке, имеющей резервы для перехода к уровню активного обмена. Такими резервами может быть, например, определенный запас в клетке энергетических валют, определенное количество неактивных форм ферментов (проферментов). **Уровень активного обмена** — это интенсивность метаболизма в активно функционирующей клетке. Существование этих различий в метаболической активности клеток позволяет выделять различные **уровни функциональной активности** клеток организма. Таких как дифференцированные клетки, входящие в состав определенных тканей и органов и находящиеся в разных фазах клеточного цикла, клетки в состоянии жизни, **старения** (senescence), или гибели (апоптоза или некроза), а также стволовые клетки (в том числе в состоянии quiescence — «спящем» состоянии, в покое) и пролиферирующие прогениторные клетки. От этого уровня функциональной

активности отдельных клеток зависит **уровень функционирования** отдельных органов и всего организма в целом.

Уровни функциональной активности дифференцированных клеток различных органов, а следовательно, и уровень функционирования этих органов и всего организма контролируется и регулируется. Управление осуществляется посредством сигналов, генерируемых элементами системы саморегуляции организма.

Как упоминалось, в организме человека такими сигналами, передающими команду о необходимости изменения уровня функциональной активности определенной группы клеток организма, являются сигналы, генерируемые клетками регуляторных систем. Это, во-первых, химические, а во-вторых, электрические сигналы.

**Химическими сигналами** являются **вещества-регуляторы**. В зависимости от места синтеза и действия, среди них можно выделить такие **группы**, как эйкозаноиды, цитокины, тканевые гормоны, нейромедиаторы, гормоны желез внутренней секреции. Эти сигнальные молекулы имеют различную химическую природу. Это производные полиненасыщенных жирных кислот, стероиды, азотсодержащие вещества: аминокислоты и их производные, такие, например, как биогенные амины, полипептиды, белки, нуклеотиды, азотистые основания нуклеотидов.

Приемниками этих химических сигналов являются клетки организма, называемые **клетками-мишенями**. Эти клетки имеют специальные белки-рецепторы, способные избирательно присоединять сигнальную молекулу или вещество-регулятор. Рецепторы могут располагаться на внешней поверхности мембраны клетки, в цитоплазме, на мембране ядра клетки или в ядре клетки-мишени. Из клетки, синтезирующей их, вещества-регуляторы поступают в межтканевую жидкость и (или) кровь. Одни из них действуют **телекринно**, т. е. взаимодействуя с клетками-мишенями, расположенными на значительном расстоянии от места синтеза сигнальной молекулы, как, например, гормоны желез внутренней секреции. Другие вещества-регуляторы взаимодействуют с клетками-мишенями, расположенными вблизи от клеток, синтезирующих их, т. е. действуя **паракринно**. Так действуют многие тканевые гормоны, нейромедиаторы, цитокины. Есть вещества-регуляторы, действующие **аутокринно**. Они изменяют уровень функциональной активности той клетки, где они синтезированы. Это эйкозаноиды — группа веществ каскада арахидоновой кислоты.

Таким образом, поскольку все эти химические сигналы обладают избирательностью действия, то при их взаимодействии с клетками организма наблюдаются изменения уровня функциональной активности только определенных клеток организма.

Несмотря на то что эти химические сигналы имеют различную химическую природу и синтезируются в клетках разных регуляторных систем, в данной работе эти вещества объединены общим понятием — вещества-регуляторы. Основанием к такому объединению химических сигналов в одну группу является их мишенное, избирательное взаи-

модействие с клетками организма, сходные механизмы их взаимодействия и одинаковые варианты конечных результатов этих взаимодействий с клетками-мишенями.

**Сходство механизма действия** веществ-регуляторов заключается в наличии «посредников» между ними и вариантом конечного результата взаимодействия. Посредники, или вторичные мессенджеры, — это вещества, активируемые, вовлекаемые в процесс взаимодействия в клетке при соединении вещества-регулятора со специфичным ему белком-рецептором. **Вариантами конечных результатов** взаимодействия веществ-регуляторов с клетками-мишенями являются или изменение функционального состояния, или изменение интенсивности биосинтеза определенных белков клетки: ферментов, каналоформеров, переносчиков, рецепторов, шаперонов, веществ-регуляторов. Следствием этих событий является изменение интенсивности или определенного биохимического процесса, включенного в метаболизм, или переноса вещества через биологическую мембрану, т. е. в конечном итоге изменение уровня функциональной активности клетки, в том числе и переходы от одной фазы ее жизненного цикла к другой.

**Электрические сигналы**, как регуляторные, управляющие, так и сигналы обратной связи, возникают и распространяются по клеткам возбудимых тканей, таких, как нервная и мышечная. В местах контакта нейронов друг с другом и нейронов с мышечными волокнами имеются специализированные морфологические структуры — **синапсы**. В химических синапсах происходит трансформация электрического сигнала в химический и обратная трансформация этого химического сигнала в электрический сигнал. В электрических синапсах, которые имеются между некоторыми нейронами головного мозга и клетками проводящей системы сердца, наблюдается передача электрических сигналов с одной клетки на другую без их трансформации в химические.

Химическими сигналами, действующими в синапсах или в местах контакта окончаний нейронов с клетками различных тканей, являются такие вещества-регуляторы, как нейромедиаторы (нейротрансмиттеры). Нейромедиатор, синтезированный в синапсе между нейронами, выделяется из пресинаптического нейрона в синаптическую щель и диффундирует к белку-рецептору постсинаптического нейрона. Медиатор, выделяемый нервным окончанием нейрона, контактирующего с клетками различных органов, выделяется в межклеточную жидкость и также взаимодействует с белками-рецепторами клеток органа, находящихся вблизи него.

Функциональная активность дифференцированных клеток различных органов и уровень функционирования образованных ими тканей и органов, а также всего организма в целом взаимосвязаны с интенсивностью тепломассопереноса в организме. Перенос вещества внутри организма и между организмом и средой — это функция пищеварительного тракта, печени, сердца, кровеносной системы, легких, почек. Теплопродукция осуществляется всеми клетками организма, но основ-

ным генератором тепла в организме является печень, в которой протекает большое количество разнообразных биохимических процессов. Интенсивная теплопродукция происходит также при функционировании скелетной мускулатуры, обеспечивающей различные виды физической активности. Кровеносная система обеспечивает как перенос вещества в организме, так и теплоперенос, в том числе и перенос теплоты от поверхности тела к внутренним органам и в обратном направлении. Интенсивность потока теплоты между организмом и средой зависит от функционального состояния покровов тела, прежде всего, от интенсивности их кровоснабжения.

**Уровень функционирования** внутренних органов регулируется, главным образом, посредством изменения в них интенсивности кровотока. Она, в свою очередь, зависит от просвета кровеносных сосудов. Просвет сосудов изменяется в зависимости от состояния их гладкой мускулатуры. Итак, регуляция функциональной активности клеток организма и уровня функционирования органов осуществляется, главным образом, через регуляцию состояния гладкой мускулатуры кровеносных сосудов, осуществляемую нервной системой и веществами-регуляторами.

В ходе жизнедеятельности происходят **переходы организма из одного состояния в другое**. Такими состояниями организма являются, прежде всего, сон и бодрствование. В состоянии **сна** у человека выделяются периодически повторяющиеся промежутки (фазы) «медленного» и «быстрого» (парадоксального) сна. Сон имеет большое значение в жизнедеятельности не только как период снижения энергозатрат на функционирование скелетной мускулатуры и на прием информации из окружающей среды. Во время сна происходит усиление контроля за состоянием внутренней среды и функциональным состоянием внутренних органов, устраняется рассогласование ритмов их работы, которое может происходить в период бодрствования. Считается, что сон имеет большое значение для психической деятельности, в частности, для запоминания и анализа информации, поступившей в период бодрствования.

В **период бодрствования** можно выделить состояния, отличающиеся уровнем функционирования, прежде всего, скелетной мускулатуры и балансом уровней функционирования внутренних органов. Это **покой** и **различные виды физической активности**, сопровождающие взаимодействия со средой, то есть включенные в различные формы поведения. Каждому из этих состояний организма соответствует определенная функциональная активность клеток различных органов и баланс уровней их функционирования. Необходимость перехода от одного функционального состояния организма к другому определяется параметрами внутренней среды и состоянием внешней среды.

В регуляции перехода организма от одного состояния к другому большое значение имеют **биологические часы**. Они регулируют, прежде всего, переход от сна к бодрствованию, от покоя к различным

видам активности. Регуляторные влияния биологических часов модулируются сезонными, суточными изменениями окружающей среды, состоянием внутренней среды организма, режимом социальной активности человека. Условия существования организма влияют на работу биологических часов, а могут и необратимо нарушать задаваемые ими биологические ритмы активности внутренних органов. Это ухудшает качество жизни и может являться причиной заболеваний.

Организм является открытой системой, находящейся в **стационарном состоянии**. Стационарное состояние живых систем, или устойчивое неравновесие (по Бауеру), проявляется в их способности сохранять относительное постоянство некоторых параметров внутренней среды при изменении своего состояния, независимо от интенсивности тепло-массопереноса и обмена информацией между организмом и средой.

**Внутренняя среда организма** — это совокупность биологических жидкостей (кровь, лимфа, межклеточная жидкость). Физико-химические характеристики этих жидкостей, наличие в них определенных веществ и их концентрация значимы для транспорта веществ в клетки организма и для метаболизма в них. В широком значении внутренняя среда, в противопоставление понятию внешняя среда, — это не только жидкости внутрисосудистого и межклеточного пространства организма, а также состав и количество клеток в различных тканях организма, находящихся в определенной фазе клеточного цикла.

Способность посредством саморегуляции сохранять в ходе жизнедеятельности постоянство некоторых параметров своей внутренней среды совершенствовалась и развивалась в ходе эволюции живых систем. Это регулируемое постоянство некоторых параметров внутренней среды называют **гомеостазом** (от греч. *homoiosis* — подобный, одинаковый и *stasis* — неподвижность, состояние), а параметры внутренней среды, «удерживаемые» системой регуляции организма на постоянном уровне, — **константами гомеостаза**.

В широком понимании значения этого термина (по В. Кэннону), гомеостаз — это совокупность скоординированных реакций, обеспечивающих поддержание или восстановление постоянства внутренней среды живых систем. В данной работе для удобства описания жизнедеятельности животных и человека термин гомеостаз используется в узком значении — как постоянство внутренней среды.

Константами гомеостаза, т. е. параметрами внутренней среды, относительное постоянство которых необходимо для жизнедеятельности, являются, прежде всего, температура, реакция среды, оцениваемая по водородному показателю — pH, концентрация различных веществ в жидкостях организма и его клетках и взаимосвязанное с ней осмотическое давление. Отклонение от определенной величины хотя бы одной из этих констант гомеостаза в течение непродолжительного времени может приводить к необратимым изменениям в организме и его гибели, так как эти константы определяют оптимальную активность ферментов и интенсивность переноса вещества через биологические мембраны.

Так рН крови поддерживается на значении около 7,36 для венозной крови и 7,4 — для артериальной крови. Отклонение рН на величину, большую, чем 1, т. е. изменение концентрации ионов водорода в 10 раз, несовместимо с жизнью.

Оптимальной для жизнедеятельности температурой тела человека считается температура 36,6 °С (при измерении ее в подмышечной впадине). От температуры зависит количество активных молекул, а также состояние водородных и ковалентных связей внутри молекул белков, что влияет на их конформацию, а значит и на функциональные свойства.

Если осмотическое давление плазмы крови превышает величину 7,6 атм, то возникает угроза осмотического плазмолиза клеток крови. При этом вода выходит из клеток, их объем уменьшается, и ухудшается функциональное состояние. При снижении данной константы гомеостаза ниже величины 7,3 атм начинается осмотический гемолиз клеток крови, т. е. вода поступает в клетки, происходит увеличение их объема, разрыв мембран и гибель клеток.

Некоторые константы гомеостаза могут изменяться в более широких пределах. Так, в организме человека циркулирует около 4,5—5 л крови, но при физических нагрузках этот объем может возрастать за счет включения в циркуляцию крови, находящейся в «депо»: селезенке, печени, костном мозге. Вместе с тем, кровопотеря в объеме, превышающем 2/3 ее общего объема в организме, представляет угрозу для жизни.

Регуляцию гомеостаза осуществляют регуляторные системы организма, изменяющие уровень функциональной активности клеток определенных органов, т. е. интенсивность в них процесса трансформации энергии и биосинтезов различных веществ.

В поддержании стационарного состояния организма большое значение имеет резерв эндогенных веществ организма, таких как гликоген печени и мышечной ткани, а также резервные липиды жировых депо и белки плазмы крови. Наличие этих веществ позволяет обеспечить функционирование организма в течение некоторого времени даже при отсутствии поступления в него воды и питательных веществ из окружающей среды.

Функционирование организма человека как открытой системы, находящейся в стационарном состоянии, сопровождается не только тепло-массопереносом, но и **передачей информации** в организме и обменом информацией между организмом и средой. В приеме и обработке этого потока информации первостепенное значение имеет нервная система. Ее элементы осуществляют как передачу, так и прием коммуникативных сигналов различной природы из внутренней среды организма и из окружающей его среды. Межнейронная коммуникация является основой функционирования нервной системы. Она обеспечивает возможность протекания психофизиологических процессов, сопровождающих организацию и реализацию различных форм поведения. Такими



процессами являются возникновение потребностей, формирование мотиваций, работа механизма эмоций, в том числе, и возникновение субъективных переживаний, а также процессы формирования памяти, когнитивная и рассудочная деятельность.

Коммуникация животных (людей) друг с другом как часть различных форм поведения, как элемент взаимодействия организма с окружающей средой обеспечивает поступление в организм из среды информации, значимой для его жизнедеятельности и самосохранения. Так, для жизнедеятельности не только животных, но и человека важны различные каналы связи, обеспечивающие прием и передачу коммуникативных сигналов. В различные формы поведения включены химическая, акустическая, ольфакторная, тактильная коммуникации, а также коммуникация, основанная на зрительном восприятии различных поз, локомоций, мимических реакций. У человека это так называемая невербальная коммуникация. В ходе биологической эволюции происходило развитие коммуникативных способностей животных. Следствием этого было появление у некоторых видов приматов и развитие у человека способности к вербальной коммуникации, что обеспечивает возможность «сжатия информации», увеличивает скорость и объем передаваемой информации. Отличительной чертой социальной эволюции, так же как и эволюции биологической, является создание новых способов и средств коммуникации, увеличение скорости обработки информации.

Таким образом, организм человека — это открытая организованная система, находящаяся в стационарном состоянии. Регуляторные системы организма, нервная, иммунная и эндокринная системы управляют уровнем функциональной активности клеток организма, т. е. интенсивностью и направленностью метаболизма в них. Это обеспечивает возможность протекания жизнедеятельности как совокупности процессов, в ходе которых сохранение гомеостаза сопряжено с возможностью переходов организма к различным вариантам его состояний, отличающихся интенсивностью теплопереноса и передачей информации в организме и между организмом и окружающей его средой.

## **1.2. Структура организма человека и системы его саморегуляции**

Одной из закономерностей исторического развития в природе живой материи является процесс дифференцировки элементов структуры живых систем, т. е. их специализации на выполнении определенной функции. Так, клетка как структурно-функциональная единица живой материи — это система органоидов, специализированных на выполнении специфических им функций. Повышение уровня организации многоклеточных организмов проявлялось в увеличении разнообразия дифференцированных клеток и усилении дифференциации организма, т. е.

формировании различных тканей как совокупности дифференцированных клеток и межклеточного вещества, специализированных на выполнении специфических им функций, и органов, образованных различными тканями. Каждая клетка организма — это сложная открытая организованная система в стационарном состоянии. Интенсивность транспорта веществ через биологические мембраны клеток и органоидов, а также интенсивность метаболизма в клетках регулируется.

Клетка отделена от внешнего для нее пространства клеточной мембраной — плазмалеммой. Основными элементами структуры клетки считают ядро и цитоплазму (гиалоплазму, цитозоль или клеточный матрикс), в которой расположены органоиды (органеллы) клетки и включения. Матрикс клетки, содержимое ядра и органелл — это внутренняя среда клетки, составляющая до 55 % ее объема. Это полидисперсная система из воды, низко- и высокомолекулярных соединений, в которой протекает метаболизм (промежуточный обмен).

Возможность создания, поддержания и воспроизведения структуры клеток многоклеточных организмов, их органелл и межклеточного вещества обеспечивается переносом из внешней среды органических и неорганических веществ и метаболизмом как совокупностью биохимических управляемых реакций. Все структуры клеток организма животных и человека образованы из молекул веществ, в состав которых входят, прежде всего, такие **химические элементы**, как кислород (62 % массы тела), водород (10 %), углерод (21 %) и азот (3 %). Другие химические элементы составляют около 6 % массы тела. В состав веществ организма входят и участвуют в метаболизме около 30 химических элементов. Выделяют макроэлементы, которые находятся в организме в количествах до 0,01 % и выше. Это Са — 2 %, Р — 1 %, К — 0,23 %, Cl — 0,1 %, S — 0,16 %, Na — 0,08 %, Mg — 0,027 %, Si, Fe; микроэлементы — вещества, составляющие  $10^{-3}$ — $10^{-5}$  %, и ультрамикроэлементы, которые содержатся в количествах менее  $10^{-5}$  %.

Из неорганических веществ, необходимых для создания и поддержания структуры клеток, тканей и всего организма, необходима прежде всего вода. **Вода** составляет не менее 60—65 % массы тела человека. Около 70 % всей воды организма находится во **внутриклеточном** пространстве организма, остальное количество распределяется между **межклеточной** и **внутрисосудистой** жидкостями. Вода в клетках — это, во-первых, растворитель низко- и высокомолекулярных веществ с ионной и ковалентной полярной связью и дисперсная среда для систем крупных частиц, а во-вторых, вода является субстратом и продуктом некоторых химических реакций, протекающих в клетках организма. Так, 1/7 часть всей воды организма — это эндогенная вода. Она образуется в клетках в ходе катаболизма, главным образом, в результате протекания в митохондриях окислительного фосфорилирования (ОКФОС).

Различают несколько видов воды, встречающихся в организме, точнее несколько видов взаимодействия молекул воды друг с другом

и с молекулами растворенных или диспергированных в ней веществ. Во-первых, это **свободная вода**: ее молекулы связаны водородными связями друг с другом, она обладает текучестью. Свободная вода в организме — это вода биологических жидкостей внутрисосудистого пространства и межклеточной жидкости. Во-вторых, это **гидратационная** вода, т. е. молекулы воды, образующие за счет электростатических взаимодействий гидратные оболочки вокруг заряженных частиц (ионов), в том числе высокомолекулярных соединений, например, белков, или вокруг полярных участков молекул различных органических веществ. В-третьих, это **связанная** вода. Ее молекулы образуют водородные связи с электроотрицательными атомами (O, N, S) молекул биополимеров, главным образом белков и полисахаридов. Эта вода не обладает текучестью и совершает броуновское движение вместе с молекулами биополимеров. Гидратационная и связанная вода имеется в содержимом всех пространств организма: внутрисосудистого, межклеточного и внутриклеточного.

**Минеральные вещества** являются функционально значимыми элементами структуры многих биомолекул. Например, ионы или атомы металлов входят в состав активного центра многих ферментов или являются эффекторами, активирующими или ингибирующими ферменты. Кроме того, они нужны для поддержания трансмембранного потенциала и таких констант гомеостаза, как pH и осмотическое давление. В организме человека pH плазмы крови (7,36—7,4) и клеток (7,4) сохраняется на постоянном уровне буферными системами. Основными буферными системами крови являются гидрокарбонатный, фосфатный, белковый, аминокислотный буферы, а в клетках действуют, главным образом, фосфатная и белковая буферные системы. Осмотическое давление в клетках и плазме крови поддерживается вблизи значений 7,3 атм (0,785 МПа).

**Органические вещества** составляют в организме человека до 30—35 % массы тела. Основные органические вещества, формирующие структуру клетки и ее органоидов, — это белки (40—50 % от количества всех органических веществ организма, около 17 % от массы тела), липиды (около 13,8 % массы тела), углеводы (около 1,5 % массы тела), нуклеиновые кислоты. Эти вещества распределены в организме неравномерно, то есть в клетках различных тканей их содержание отличается. Так, в жировой ткани белки составляют около 6 %, а липиды — 71 %; в клетках мозга содержится 11 % белков и 12 % липидов, а в клетках печени — 22 % и 3 % соответственно.

Одной из особенностей структуры живых клеток является наличие **ионной асимметрии**. Она выражается в том, что **внутри клеток** ионов калия содержится значительно **больше**, чем ионов натрия. Внутри клетки концентрация ионов  $K^+ = 160$  мм и  $Na^+ = 10$  мм. В межклеточной и внутрисосудистой жидкостях, наоборот, ионов натрия содержится больше: концентрации  $Na^+ = 144$  мм, а  $K^+ = 16$  мм. Это явление связано с избирательностью биологических мембран клеток. Ионы калия сво-

бодно проходят через них, в то время как они непроницаемы для ионов натрия. Анионы белков, находящихся внутри клетки, также не проходят через биологическую мембрану.

С избирательной проницаемостью биологической мембраны клетки и ионной асимметрией связано наличие у всех клеток **трансмембранного потенциала (потенциала покоя)**. Хотя суммарный электрический заряд ионов межклеточного пространства и внутриклеточного содержимого одинаков, то есть внутриклеточная и внеклеточная жидкости электронейтральны, у всех клеток внутренняя сторона мембраны заряжена отрицательно относительно внешней стороны мембраны. Величина трансмембранного потенциала соматических клеток около  $-15 \text{ мВ} \div -20 \text{ мВ}$ , а в клетках возбудимых тканей, то есть нервной и мышечной, он равен  $60 \text{ мВ} \div -90 \text{ мВ}$ .

С трансмембранным потенциалом связана способность клеток нервной и мышечной системы к возбуждению — **генерации потенциала действия**. Потенциал действия — это быстрые изменения трансмембранного потенциала, происходящие при определенных воздействиях на клетки возбудимых тканей. В нейронах и скелетных мышечных волокнах длительность потенциала действия составляет от долей миллисекунд (мс) до 2—3 мс, а в клетках сердечной мышцы — от десятков до сотен мс. Генерация потенциала действия связана с изменением проницаемости мембраны для ионов натрия. При специфичных локальных воздействиях на клетки возбудимых тканей она резко увеличивается, и ионы натрия лавинообразно поступают во внутрь клетки. При этом внутренняя поверхность мембраны сначала **деполяризуется**, т. е. теряет отрицательный заряд, а затем становится заряженной положительно, ее положительный заряд может достигать значений от  $+5 \text{ мВ}$  до  $+120 \text{ мВ}$ . После этого за счет выхода из клетки ионов калия и интенсификации работы  $\text{K}^+ \text{-Na}^+$ -насоса (фермента  $\text{K}^+ \text{-Na}^+ \text{-АТФ-азы}$ , который перемещает ионы  $\text{K}^+$  в клетку и выводит ионы  $\text{Na}^+$  из нее) происходит **реполяризация** мембраны, и ее заряд становится равным потенциалу покоя. Потенциалы действия — это электрические сигналы, способные распространяться по нейронам и мышечным волокнам, где они возникли, и передаваться на другие клетки возбудимых тканей. Некоторые нейроны ЦНС и клетки проводящей системы сердца обладают **пейсмекерной активностью** (от англ. *pacemaker* — задатчик ритма), они самопроизвольно (автоматически) периодически генерируют потенциалы действия.

В рецепторных структурах сенсорных отделов нервной системы, обеспечивающих контроль состояния определенных качеств внешней среды организма и параметров внутренней среды организма, потенциалы действия генерируются при действии на них или химических сигналов из внешней или внутренней среды, или физических сигналов различной природы: механических, в том числе и акустических колебаний, электромагнитного излучения. Распространяющиеся по сенсорным нейронам потенциалы действия передаются на про-

межуточные, а затем двигательные нейроны центральной нервной системы, а с них на мышечные волокна через специализированные структуры — **синапсы**. В синапсах выделяют **пресинаптическую мембрану**, часть мембраны нейрона, передающего потенциал действия, находящуюся вблизи другого нейрона или мышечного волокна; **синаптическую щель** — пространство между пре- и **постсинаптической мембраной**; и **постсинаптическую мембрану**, т. е. часть мембраны нейрона или мышечного волокна, на которые передается потенциал действия. В химических синапсах потенциал действия пресинаптического нейрона трансформируется в химический сигнал — нейромедиатор (нейротрансмиттер). Он диффундирует через синаптическую щель к постсинаптической мембране. Взаимодействие нейротрансмиттера с белком-рецептором постсинаптической мембраны вызывает генерацию потенциала действия на другом, постсинаптическом нейроне или в мышечном волокне.

**Органеллы** клетки — это элементы структуры клетки, постоянно присутствующие в цитоплазме. Во всех клетках организма имеются такие органеллы, как митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы, клеточный центр, цитоскелет. Такие органеллы, как микроворсинки, жгутики, реснички и некоторые другие имеются только в некоторых клетках. Многие органеллы имеют биологическую мембрану, у некоторых она двойная (митохондрии, ядро), но у некоторых органелл ее нет, как у рибосом, клеточного центра, цитоскелета.

**Мембраны** клетки, ее органоидов и ядра клетки имеют общие свойства, основное из которых — **избирательная проницаемость**. Большинство веществ и ионов не могут самопроизвольно диффундировать через биологические мембраны. Эта избирательная проницаемость обусловлена структурой биологических мембран, одинаковой у всех органелл клетки. Основными элементами структуры мембран являются **два слоя молекул липидов** и белки, мозаично расположенные между липидами и по обе стороны от них. Молекулы липидов мембран — это обычно фосфолипиды или холестерин. Их обращенные друг к другу неполярные (гидрофобные) участки, остатки жирных кислот образуют внутреннюю часть мембраны. Гидрофильные полярные участки липидов контактируют с гидрофильными группами белков мембраны и вместе с ними формируют противоположные внешние части мембраны.

Среди **белков** мембран выделяют: **периферические** белки, они прочно связаны с мембраной и расположены вне липидного слоя; **интегральные белки** — их молекулы полностью или частично погружены в липиды; **трансмембранные** белки, пронизывающие оба слоя липидов. Молекулы белков могут перемещаться в плоскости липидных слоев, а липиды могут переходить с внутреннего слоя мембраны во внешний.

Некоторые липиды и белки наружного слоя мембраны клеток (плазмолеммы) образуют комплексы с олигосахаридами — **гликокаликс**

клетки. Он имеет значение для распознавания соседних клеток ткани, межклеточного вещества и придает клетке адгезивные свойства. Адгезия (от лат. *adhaesio* прилипание) — слипание поверхностей разнородных объектов. В гликокаликс энтероцитов (клеток эпителия кишечника) включены ферменты, гидролизующие дисахариды.

**Белки**, расположенные в мембране клетки и ее органелл, **выполняют** разнообразные **функции**. Это, прежде всего, **ферменты** — биологические катализаторы. Они обеспечивают, прежде всего, колоссальные скорости биохимических реакций. Нередко они объединены в системы — мультиферментный комплекс, выполняющие определенные функции, как расположенный во внутренней мембране митохондрий комплекс — дыхательная цепь, осуществляющий окислительное фосфорилирование (ОКФОС). Некоторые из них являются переносчиками, например,  $K^+Na^+$ -АТФ-аза ( $K^+Na^+$ -насос), которая, расщепляя АТФ, использует энергию ее гидролиза на изменение конформации, за счет чего происходит перенос ионов через мембрану: ионы поступают в клетку  $K^+$ , а ионы  $Na^+$  «выкачиваются» из клетки.

Кроме того, это **белки-рецепторы**, присоединяющие различные молекулы — их **лиганды**, в том числе вещества-регуляторы, **каналоформеры** — белки, образующие каналы. В ЭПС расположены **шапероны**, белки, осуществляющие **фолдинг** других белков, в результате которого формируется третичная и четвертичная структура белковых молекул.

Органеллы клетки образуют функциональные системы (**аппараты**) **клетки**, специализированные на определенных функциях.

В **синтетический аппарат** клетки входят рибосомы, ЭПС и комплекс Гольджи. Эти органеллы участвуют в биосинтезе, формировании структуры и маркировке различных белков, функционирующих как в клетке их синтезировавшей, так и за ее пределами. Кроме того, ЭПС является «накопителем» ионов  $Ca^{2+}$ , ее мембраны содержат кальциевые насосы,  $Ca^{2+}$  — каналы, и в ней находятся кальцийсвязывающие белки.

**Энергетический аппарат** клетки — это митохондрии. В большинстве клеток они занимают до 20 % объема клетки. В кардиомиоцитах они составляют до 30 %, а в клетках печени до 50 % объема клетки. В митохондриях происходят процессы, обеспечивающие непрерывное пополнение в клетке запаса ее основной энергетической валюты — АТФ. Кроме того, в митохондриях клеток печени, кроме процессов, связанных с трансформацией энергии, протекают также и другие процессы, например биосинтез мочевины и кетоновых тел.

Аппарат **внутриклеточного переваривания** включает в себя лизосомы, эндосомы и пероксисомы клеток печени — органеллы, обеспечивающие внутриклеточный гидролиз макромолекул внеклеточного и внутриклеточного происхождения. В мембранах этих органелл имеется протонный «насос» —  $H^+$ -АТФ-аза, обеспечивающий поступление в матрикс этих органелл протонов, создающих кислую среду, что активирует гидролазы, ферменты, расщепляющие эндогенные полимеры. Эти органеллы имеют большое значение в **аутофагии** (автофагии) —

процессе, обеспечивающем реутилизацию, т. е. повторное использование строительных блоков биополимеров для обновления элементов структуры клетки.

Функциональный **аппарат цитоскелета**, к которому относят микротрубочки и их комплексы (например центриоли), микрофиламенты, микротрабекулы и другие структуры, участвует в распределении и перемещении структур клетки. При делении клеток структуры цитоскелета имеют важное значение в перемещении хромосом к полюсам клеток. С цитоскелетом связаны митохондрии. Кроме того, цитоскелет имеет значение в поддержании и изменении формы клетки, а также он обеспечивает подвижность некоторых клеток, например сперматозоидов, фагоцитирующих лейкоцитов.

Среди **включений** цитоплазмы выделяют **трофические**: капли липидов и гранулы гликогена — резерв энергетического материала клетки; **секреторные**: мембранные пузырьки, содержащие секретиремый клеткой продукт; **эксcretорные**: мембранные пузырьки, содержащие выводимые из клетки вредные для нее метаболиты; **пигментные**: скопления эндо- или экзогенных пигментов, окруженные мембраной или без нее.

В **ядре клетки** содержится генетический аппарат клетки, обеспечивающий поддержание и воспроизведение ее структуры. Основная часть этого аппарата — это хроматин и ядрышко как комплексы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и белков, которые в период деления клеток структурируются в виде хромосом. У человека ядра соматических клеток содержат 23 пары гомологичных хромосом. Ядро покрыто оболочкой (кариолеммой), состоящей из двух мембран.

В **организме** человека, в котором насчитывается приблизительно  $10^{13}$ — $10^{14}$  клеток, выделяют около **200 типов дифференцированных клеток**. Направление дифференцировки клетки определяет ее принадлежность к определенному зародышевому листку. Основным отличием дифференцированных клеток разных тканей является пул экспрессируемых в них генов. Причем количество транскрибируемых генов в дифференцированных клетках значительно меньше, чем в делящихся (пролиферирующих) клетках, в них экспрессируется около 15 % от всех генов клетки — остальные гены — блокированы. Это различие в наборе транскрибируемых генов приводит к различию набора в них различных белков: рецепторов, ферментов, каналоформеров, а следовательно, к различиям интенсивности и направленности метаболизма в этих клетках. Следствием особенностей метаболизма являются отличия в функциональной активности клеток. Отличия в функциональной активности дифференцированных клеток заключаются в конечном результате их функционирования в соответствии с их специализацией; в уровне их функциональной активности, мерой которой можно считать количество энергии, трансформируемой клеткой за единицу времени, а также в соотношении затрат энергетических валют на различные «статьи расхода».

Во всех клетках организма **энергия макроэргов расходуется на биосинтез веществ**. Большая часть из этих веществ используется для поддержания структуры клетки и ткани, в состав которой входит клетка. Так, например, в клетках соединительных тканей это затраты энергии на биосинтез межклеточного вещества, состоящего из полимеров. Это биосинтез белков, основной из которых коллаген, и полисахаридов, например гиалуроновой кислоты. Вместе с тем особенностью функциональной активности многих клеток организма является синтез и секреция различных веществ, поступающих в межклеточную жидкость, и (или) в кровь — внутренняя секреция или во внешнюю среду — внешняя секреция. Клетки желез внутренней секреции (ЖВС), а также некоторые клетки, локализованные в различных органах, специализированы на синтезе и секреции веществ-регуляторов: гормонов ЖВС, цитокинов, тканевых гормонов. Все нейроны нервной ткани синтезируют такие вещества-регуляторы, как нейромедиаторы. Причем один нейрон может синтезировать несколько медиаторов, отличающихся по своей химической природе. Во всех клетках организма синтезируются такие вещества-регуляторы, как эйкозаноиды. По химической природе большинство из них являются производными такой полиненасыщенной жирной кислоты, как арахидоновая кислота. Для биосинтеза эйкозаноидов требуются определенные ферменты. На их биосинтез так же, как и на биосинтез других белков клетки, затрачивается энергия АТФ.

Затраты энергии на **активный транспорт**, то есть на энергозависимый перенос веществ через биологические мембраны, также происходит во всех клетках организма. Но наиболее значительные затраты энергии на активный транспорт наблюдаются при функционировании нейронов, кардиомиоцитов, миоцитов гладкой мускулатуры и мышечных волокон поперечно-полосатой мышечной ткани. При генерацию потенциалов действия этими клетками и распространении по ним возбуждения происходят значительные затраты энергии АТФ.

Функциональная активность клеток мышечной ткани также характеризуется значительными расходами энергии на **работу сократительных белков**, которая обеспечивает сокращение, расслабление мышц, поддержание их тонуса. Затраты энергии на работу сократительных белков происходят также в клетках реснитчатого эпителия, а кроме того, при делении всех клеток организма.

Особенности метаболизма и обусловленные ими отличия функциональной активности клеток приводят к морфологическим различиям между дифференцированными клетками. Количество и соотношение органелл (митохондрий, рибосом, лизосом и т. д.) в клетках разных тканей неодинаково и зависит от «специализации», уровня функциональной активности клеток, а также от фазы клеточного цикла.

Элементами структуры **органо-тканевого уровня** организации являются ткани как системы дифференцированных клеток и межклеточного вещества и органы (от греч. *organon* — орудие, инструмент)



как части организма, выполняющие определенную функцию. Выделяют **4 группы тканей**: эпителиальные, соединительные, нервная и мышечная ткани. Они отличаются по их происхождению в эмбриогенезе, по морфологическим особенностям их клеток, по соотношению клеток и межклеточного вещества, и, главное, по их функции.

Элементы **структуры тканей** — это клетки и (или) их комплексы (симпласты, синцитий), межклеточное вещество и межклеточная (интерстициальная) жидкость.

**Межклеточное вещество** синтезируется клетками тканей. Наибольшее количество межклеточного вещества образуют клетки различных видов соединительной ткани. Например, в рыхлой соединительной ткани основные компоненты межклеточного вещества — это белок **коллаген** и полисахарид **гиалуроновая кислота**, а в таком виде скелетной соединительной ткани, как кость, содержатся сложные минеральные вещества, содержащие кальций, — гидроксипатиты.

В **межклеточной жидкости** содержится около 25 % всей воды организма. По сравнению с внутриклеточным и внутрисосудистым пространствами организма, жидкость этого пространства отличается крайне низким содержанием в ней белков (до 0,1 мм), несколько меньшее, чем в плазме крови, содержание катионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$ , а также большее содержание анионов  $\text{Cl}^{-}$ .

В каждой из тканей в организме взрослого человека число клеток относительно постоянно. Одной из причин этого является то, что клетки различных тканей выделяют тканеспецифичные вещества «**кейлоны**», тормозящие митоз слабо дифференцированных камбиальных клеток. При повреждении ткани секреция кейлонов снижается.

Во всех тканях организма в некотором количестве имеются **стволовые клетки** — это не дифференцированные или слабо дифференцированные клетки, обладающие плюрипотентностью, то есть из них могут развиваться несколько видов дифференцированных клеток. Кроме того, различают родоначальные (полустволовые, **прогениторные**) клетки, предшественники дифференцированных клеток данной ткани. Совокупность стволовых и полустволовых клеток — это **камбий**. При повреждении ткани клетки камбия обеспечивают ее **регенерацию**, возобновление утраченных клеток.

Среди дифференцированных клеток различных тканей выделяют **популяции клеток**, отличающихся по интенсивности их деления. Известны **стабильные** клеточные популяции. Их долгоживущие клетки утрачивают способность к делению — это кардиомиоциты и нейроны. В **растущих** клеточных популяциях специализированные долгоживущие клетки могут делиться при стимуляции и претерпевать полиплоидизацию. Это клетки эпителия, почек, печени, поджелудочной, щитовидной и предстательной желез. И, наконец, в организме человека есть **обновляющиеся** клеточные популяции, состоящие из постоянно и быстро обновляющихся клеток (эпидермис, эпителий кишки, большинство популяций клеток крови).

Установлено, что дифференцированные клетки разных органов обладают свойством **пластичности** — при определенных условиях некоторые клетки могут превращаться в стволовые клетки, дающие начало пролиферирующим прогениторным клеткам, из которых образуются дифференцированные клетки другого типа. Например, в печени клетки, образующие желчные протоки (билиарные клетки), могут превращаться в стволовые клетки, а они в прогениторные — предшественники гепатоцитов. Существование пластичности дифференцированных клеток также доказано в легких, в желудке и других отделах желудочно-кишечного тракта.

Переход клеток различных тканей от одной фазы клеточного цикла к другой и запуск апоптоза, т. е. реализация программы гибели клетки, регулируется. Деление (пролиферацию) клеток — митоз — стимулируют так называемые ростовые факторы. Они относятся к разным группам веществ-регуляторов: одни из них — это цитокины, другие — тканевые гормоны, третьи — гормоны желез внутренней секреции. При определенных условиях, например при отсутствии ростовых факторов, в клетках вырабатываются белки, ингибирующие ферменты, которые участвуют в митозе, в результате клеточный цикл останавливается. В клетках также могут синтезироваться белки, стимулирующие реализацию апоптоза, как, например, p53. Апоптоз также запускается при увеличении в митохондриях клетки **активных форм кислорода** (АФК), в частности супероксид ион радикала, перекиси водорода и т. д.

В ходе эволюции животных следствием дифференциации их организма было формирование органов и их систем, специализированных на выполнении основных функций, обеспечивающих жизнедеятельность организма и его самосохранение. Причем у всех животных, как у беспозвоночных, так и хордовых животных, то есть у всех гетеротрофных многоклеточных организмов, активно перемещающихся в окружающей среде, дифференциация организма происходила сходным образом. В организме животных и человека имеются органы опорно-двигательного аппарата, пищеварительной, выделительной, дыхательной, кровеносной, репродуктивной систем, а также органы регуляторных систем организма: нервной, эндокринной, иммунной. Причем уровень организации животных повышался прежде всего за счет дифференцировки, специализации и согласования элементов регуляторных систем.

Несмотря на то, что в организме позвоночных животных и человека каждая из регуляторных систем выполняет специфичные ей функции, в ходе биологической эволюции они развивались взаимосвязанно и сходным образом. В каждой из них можно выделить отдельные клетки, их скопления и специализированные органы, что является отражением этапов их эволюционного развития. Более того, общим для клеток всех регуляторных систем является их функциональная активность в виде биосинтеза и секреции во внутреннюю среду организма веществ-регуляторов. Эти вещества являются химическими сигналами, изменяющими уровень функциональной активности других клеток организма.