

Поступаем в университет

**Г.А. Белякова, А.И. Ким,
Е.Л. Ростовцева, А.М. Рубцов,
С.В. Малицкий**

Общая биология. Часть I

**Основы цитологии
Размножение и развитие
Основы генетики**

*Рекомендовано Ученым Советом и учебно-методическим
советом биологического факультета МГУ*

Москва
ИЛЕКСА
2023

УДК 372.8:575
ББК 74.262.8:28.704я729
Б43

Рецензенты:

Титов С.А. — профессор РГГУ, доктор биологических наук
Лапшин Д.Н. — доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
Института проблем передачи информации
им. А.А. Харкевича РАН

**Белякова Г.А., Ким А.И., Ростовцева Е.Л., Рубцов А.М.,
Малицкий С.В.**

Б43 Общая биология. Часть I. Основы цитологии. Размножение и развитие. Основы генетики. — М.: Илекса, 2023. — 235 с.: ил.
(Серия «Поступаем в университет»)

ISBN 978-5-89237-696-9

Пособие написано коллективом авторов — сотрудников МГУ имени М.В. Ломоносова. В данном пособии изложены основные и самые современные представления относительно химического состава, строения клеток и важнейших, протекающих в них процессов. Издание предназначено для учащихся старших классов, а также всех тех, кто решил сдать ЕГЭ по биологии либо другие формы вступительных испытаний, связанные с поступлением в медицинские, биологические, психологические, педагогические и некоторых другие вузы. Большинство глав сопровождается оригинальными авторскими иллюстрациями, которые позволят более полно разобраться в материале.

Данное учебное пособие представляет собой Часть I проекта «Общая биология», включающего настоящее издание и Часть II «Общая биология. Основы учения об эволюции. Происхождение человека. Основы экологии» Г.А. Беляковой, В.В. Здановича, М.А. Негашевой, Е.Л. Ростовцевой, С.В. Малицкого. Оба пособия, в свою очередь, являются логическим продолжением ранее выпущенных изданий: «Биология. Ботаника. Зоология» Е.Л. Ростовцевой, В.В. Здановича, Г.А. Беляковой и «Биология. Основы анатомии и физиологии человека» В.А. Дубынина, А.Е. Гайдукова, С.В. Малицкого, И.Ю. Сергеева.

УДК 372.8:575
ББК 74.262.8:28.704я729

ISBN 978-5-89237-696-9

© Белякова Г.А., Ким А.И.,
Ростовцева Е.Л., Рубцов А.М.,
Малицкий С.В., 2023
© Илекса, 2023

ПРЕДИСЛОВИЕ

Современная биология — огромная и разнообразная наука, изучающая жизнь во всех ее проявлениях: от вирусов и бактерий до высших растений и животных; от процессов, происходящих на уровне отдельных молекул, до наиболее сложных функций мозга; от влияния отдельных факторов среды на организм до биогенных процессов биосферы.

Предлагаемое Вашему вниманию издание содержит материал, который необходим школьникам (или тем, кто уже закончил школу) для успешной сдачи ЕГЭ, участия в биологических олимпиадах и дальнейшего поступления на различные факультеты МГУ биологического направления.

Данное пособие призвано помочь учащимся разобраться в наиболее важных и сложных вопросах, усвоить материал в соответствии с требованиями, предъявляемыми на вступительных испытаниях. Иллюстрации, схемы и таблицы, приведенные в пособии, помогут читателям более полно усвоить материал.

Хочется пожелать, чтобы изучение биологии приносило вам только положительные эмоции. И, конечно, желаем удачи в поступлении на выбранные Вами специальности.

Авторы

1.1. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ. НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА КЛЕТКИ

Живые организмы, как и объекты неживой природы, состоят из различных химических элементов, которых в природе насчитывается около ста. Однако как по структуре химических соединений, входящих в их состав, так и по набору и содержанию химических элементов между неживыми и живыми системами имеются существенные различия. В живых организмах в значительных количествах встречаются кислород, углерод, водород и азот (в сумме, по разным данным, около 96–98 %). Вместе с ещё восемью химическими элементами, содержание которых в живых организмах превышает 0,01 %, их называют макроэлементами (табл. 1). Этими элементами являются фосфор, сера, натрий, кальций, калий, хлор, магний и железо. Макроэлементы в сумме составляют более 99 % от массы живых клеток.

Таблица 1

**Содержание некоторых химических элементов
в организме человека и в земной коре (% по массе)**

№	Химический элемент	Организм человека	Земная кора
1	Кислород (О)	62	49
2	Углерод (С)	21	0,35
3	Водород (Н)	10	1,0
4	Азот (N)	3,0	0,04
5	Кальций (Са)	2,0	3,25
6	Фосфор (Р)	1,0	0,125
7	Калий (К)	0,23	2,35
8	Сера (S)	0,16	0,1
9	Хлор (Cl)	0,1	0,2
10	Натрий (Na)	0,08	2,4
11	Магний (Mg)	0,027	2,35
12	Железо (Fe)	0,01	4,2

Такое высокое содержание первых четырёх элементов связано с тем, что все они входят в состав органических соединений; кроме того, из водорода и кислорода состоит вода, на долю которой приходится примерно 2/3 содержимого большинства клеток.

Остальные восемь элементов также важны для обеспечения жизнедеятельности организма. Так, кальциевые соли фосфорной кислоты составляют основу костного скелета позвоночных; фосфорная кислота входит в состав нуклеиновых кислот и нуклеотидов, фосфолипидов, а её соли играют главную роль в поддержании рН цитоплазмы клеток и внеклеточных жидкостей (плазмы крови, тканевой жидкости, лимфы). Концентрация ионов калия и натрия в цитоплазме и внеклеточных жидкостях значительно различается: в клетке много калия и мало натрия, поскольку натрий с затратой энергии АТФ удаляется из цитоплазмы во внешнюю среду в обмен на калий специальным Na-насосом (ферментом Na, K-АТФазой). Благодаря этому на внешней мембране клеток создается электрический потенциал, необходимый для нормального функционирования возбудимых (нервная, мышечная, секреторные) и других тканей. Направленный внутрь клетки градиент концентрации ионов натрия используется также для транспорта в клетку сахаров, аминокислот и других соединений. Хлорид-ион компенсирует электрические токи через клеточные мембраны, возникающие при возбуждении клеток, а у высших позвоночных значительные количества хлора секретируются в составе соляной кислоты специальными клетками слизистой оболочки желудка. Сера — необходимый компонент белков (аминокислоты цистеин и метионин), коферментов (кофермент А, липоевая кислота) и простетических групп ряда ферментов. Кальций нужен не только для построения костей, но и для свертывания крови, обеспечения разных форм клеточной подвижности, секреции и регуляции многих клеточных функций. Магний входит в состав хлорофилла растений, нуклеиновые кислоты присутствуют в клетках, а АТФ участвует во всех реакциях в виде магниевых солей. Многие ферменты нуждаются в магнии для проявления своей активности. Железо является составной частью гема, который входит в состав цитохромов, считающихся компонентами цепи переноса электронов, гемоглобина — белка, который обеспечивает транспорт кислорода от легких к тканям, и миоглобина, запасующего кислород в мышцах. Дефицит железа в организме человека приводит к развитию анемии (малокровия). Таким об-

разом, даже беглый обзор позволяет увидеть, что макроэлементы обеспечивают многие жизненно важные функции клеток.

Для наиболее распространенных в живой природе элементов характерны общие свойства: они легко образуют ковалентные связи за счет спаривания электронов, находящихся на их внешних электронных оболочках (орбитах). Для образования стабильной электронной оболочки атому водорода на внешней электронной орбите не хватает одного электрона, атому кислорода — двух, атому азота — трёх, а атому углерода — четырёх электронов. Эти элементы легко взаимодействуют друг с другом, объединяя свои электроны и заполняя таким образом свои внешние электронные оболочки. Кроме того, три элемента: азот, кислород и углерод — могут образовывать как одинарные, так и двойные связи, в результате чего существенно увеличивается количество химических соединений, которые могут образовываться из этих элементов.

Помимо этого, углерод, водород и кислород оказались подходящими для образования соединений, входящих в состав живой материи, ещё и потому, что они являются наиболее легкими среди элементов, способных образовывать ковалентные связи. Очень важным свойством этих элементов является также способность атома углерода образовывать ковалентные связи сразу с четырьмя другими атомами, в том числе с четырьмя атомами углерода. Благодаря этой способности атомы углерода могут образовывать каркасы огромного количества разнообразных органических молекул.

Всего в живых организмах найдено более 80 химических элементов, однако содержание большинства из них крайне мало (их называют микроэлементами). Каждый из микроэлементов составляет менее сотой доли процента, а в сумме они образуют около 1 % массы живых клеток. Хотя содержание этих элементов в клетке мало, они необходимы для жизнедеятельности живых организмов. При недостаточном содержании или отсутствии этих элементов могут возникнуть серьезные заболевания. Многие микроэлементы входят в состав небелковых групп ферментов и необходимы для осуществления их каталитической функции. Такой элемент, как йод, входит в состав гормона щитовидной железы — тироксина, поэтому нехватка йода приводит к возникновению заболеваний, связанных с недостаточностью этого гормона, таких как эндемический зоб и кретинизм. Такой микроэлемент, как кобальт, входит в состав важнейшего для организма витамина В₁₂. Недостаток фтора приводит к нарушениям развития эмали зубов.

При недостаточном содержании или отсутствии других микроэлементов также могут возникнуть серьёзные заболевания. Из **ультрамикроэлементов**, на долю которых в сумме приходится менее 0,01 % массы живых организмов (серебро, золото, бром, бор, мышьяк, селен и др.), можно назвать, например, бор, соединения которого необходимы для нормального роста и развития растений, или селен, недостаток которого приводит к развитию раковых заболеваний. Следует, однако, помнить, что в больших количествах многие микроэлементы и ультрамикроэлементы токсичны для организмов.

Из школьных курсов физики и химии вам известны основные положения атомно-молекулярного учения, согласно которому почти все встречающиеся в природе вещества состоят из молекул. А вот **молекулы**, в свою очередь, состоят из **атомов** различных химических элементов — впрочем, есть вещества, состоящие непосредственно из атомов.

Разумеется, с момента появления атомно-молекулярного учения современные представления о структуре атома и его неделимости значительно расширились, но нам в процессе характеристики молекулярного уровня организации живого важно знать, что атом состоит из атомного ядра и электронов, образующих вокруг него электронное облако. Образование молекул различных веществ обеспечивается возникновением *химической связи* между входящими в их состав атомами. Эти связи возникают вследствие объединения электронных оболочек атомов, которые образуют молекулу. Особенности образующейся химической связи и собственно строение самой молекулы зависят от количества неспаренных электронов на внешних электронных оболочках образующих эту молекулу атомов. Эти электроны называют **валентными**. Химическую связь, образующуюся в молекулах между атомами за счёт объединения валентных электронов, называют **ковалентной связью**.

Путём образования ковалентных связей атомы стремятся заполнить свои внешние валентные оболочки. При этом атомы одних химических элементов (например, водорода и металлов) чаще выступают в качестве доноров электронов, «отдавая» их атомам других элементов. В то же время атомы других элементов (например, кислорода и галогенов) являются акцепторами электронов, стремясь «отобрать» их у соседей. Если объединяется одна пара электронов, связь называется одинарной, если две — двойной,

и т. д. Такие связи весьма прочные, поэтому молекулы большинства веществ достаточно стабильны.

Если в молекулу объединяются атомы одного и того же элемента или близких по своим свойствам элементов, то электроны делятся между ними поровну и ковалентная связь является **неполярной**. Так, в молекуле H_2 имеется одинарная неполярная ковалентная связь, а в молекуле O_2 — двойная неполярная ковалентная связь.

Если же атомы значительно различаются по своей способности притягивать электроны (это свойство называют электроотрицательностью), то более электроотрицательный атом «перетягивает» электронную пару на себя и приобретает частичный отрицательный заряд (δ^- , или «дельта минус»), а менее электроотрицательный атом приобретает частичный положительный заряд (δ^+ , или «дельта плюс»). Например, в молекуле воды (H_2O) атом кислорода имеет частичный отрицательный заряд, а атомы водорода — частичный положительный. Связи в таких молекулах называют ковалентными **полярными** связями.

Если взаимодействующие атомы очень сильно различаются по своей электроотрицательности, то один из них может полностью потерять свой электрон (или электроны) и превратиться в положительно заряженный ион (**катион**). В свою очередь, другой атом может присоединить чужой электрон (электроны) и превратиться в отрицательно заряженный ион (**анион**). Связи в таких веществах называют **ионными связями**.

Веществами, образованными за счёт ионных связей, являются соли. В сухом виде многие из них представляют собой кристаллы (например, $NaCl$ или $MgCl_2$), которые в воде распадаются не на отдельные атомы, а на составляющие их катионы (Na^+ , Mg^{2+}) и анионы (Cl^-). В виде ионов могут также находиться молекулы, состоящие из нескольких атомов, связанных между собой ковалентными связями (*комплексные ионы*). Так, в водных растворах катионом является аммоний (NH_4^+), а анионами — остатки неорганических и органических кислот (SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , CH_3COO^-).

Особое место среди неорганических соединений живых клеток занимает **вода** (H_2O). Её содержание в клетках может колебаться от 10 % (сухие семена растений) до 90–95 % (эмбриональные клетки, нервная ткань, клетки многих водных организмов). В среднем на долю воды приходится не менее 2/3 от общей массы живых организмов. Как правило, содержание воды больше у молодых расту-

щих организмов, а в процессе старения её количество снижается. Поскольку жизнь возникла, как предполагается, в водах Мирового океана, столь высокое содержание воды в живых организмах вполне объяснимо. Кроме того, многие свойства воды успешно используются организмами в процессе жизнедеятельности.

По химическим и физическим свойствам вода представляет собой уникальное соединение. По сравнению с большинством других жидкостей она характеризуется необычайно высокими температурами плавления и кипения, высокой удельной теплоемкостью и хорошей электропроводностью, высокой теплотой плавления и испарения, большим поверхностным натяжением и рядом других свойств. Все эти свойства связаны с тем, что молекулы воды гораздо прочнее связаны друг с другом, чем молекулы других растворителей. Входящие в состав молекулы воды атом кислорода и два атома водорода связаны прочными ковалентными связями за счет общих пар электронов на внешних электронных орбитах. Однако более электроотрицательный атом кислорода оттягивает на себя эти электронные пары, приобретая частичный отрицательный заряд, тогда как атомы водорода заряжаются частично положительно. Поэтому между атомом кислорода одной молекулы и атомом водорода другой молекулы (или других молекул) воды возникает слабое электростатическое взаимодействие, приводящее к образованию **водородной связи**. Таким способом отдельные молекулы воды оказываются связанными друг с другом, при этом каждая молекула воды образует 4 водородные связи с соседними молекулами. Несмотря на то, что водородные связи между молекулами очень слабые (для разрыва такой связи требуется примерно в 20 раз меньше энергии, чем для разрыва ковалентной связи), их огромное количество структурирует воду. Меньшая прочность по сравнению с ковалентной является важным свойством водородной связи — эта связь относительно легко образуется и разрывается. Однако даже при температуре 100 °С между молекулами воды существует ещё достаточно сильное взаимодействие. Так что для того чтобы оторвать одну молекулу воды от других, требуется затратить энергию на разрыв водородных связей.

Наличие водородных связей между молекулами воды обеспечивает её структурированность, что и объясняет такие необычные свойства, как высокая температура кипения, плавления и высокая теплоёмкость. Именно высокая **теплоёмкость** (способность по-

глощать тепло при незначительном изменении собственной температуры) воды предохраняет клетку от резких температурных колебаний, а высокая **теплопроводность** обеспечивает возможность равномерного распределения теплоты между отдельными частями организма. Высокая **теплота испарения** используется живыми организмами для предохранения от перегрева: испарение жидкости растениями и животными охлаждает организм и является защитной реакцией на повышение температуры. Вода практически **несжимаема**, благодаря чему клетки поддерживают свою форму и обладают упругостью. Очень важно, что лёд легче воды, так как вода имеет **максимальную плотность при +4 °С**, поэтому пресные водоёмы не промерзают до дна.

Для живых организмов весьма важно ещё и то, что молекулы воды являются **диполями**. Как уже говорилось выше, атомы водорода в молекуле воды несут частичный положительный заряд, а атомы кислорода — отрицательный. Угол между связями Н—О—Н составляет примерно $104,5^\circ$, поэтому отрицательный заряд сосредоточен на одной, а положительный заряд — на другой стороне молекулы (рис. 1).

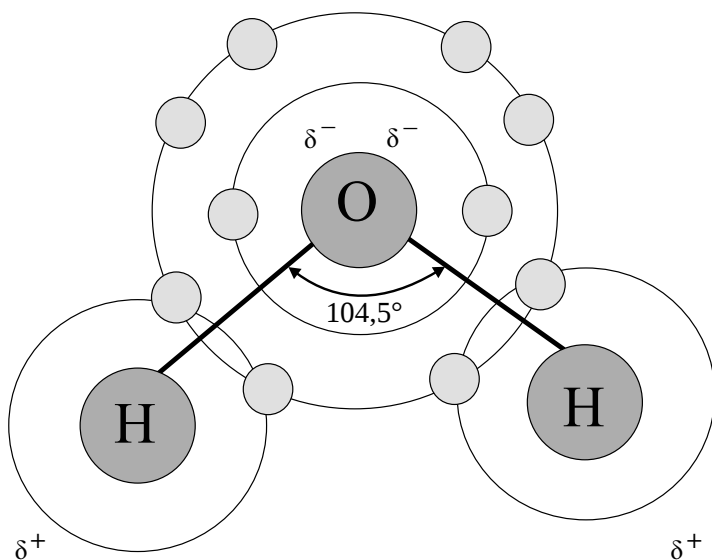


Рисунок 1. Схема строения молекулы воды

Дипольный характер молекулы воды определяет её способность ориентироваться в электрическом поле, а также взаимодействовать с ионами или заряженными группами различных соединений, образуя вокруг них **гидратную оболочку**. Именно это свойство воды определяет её уникальность как растворителя: если в молекулах веществ содержатся заряженные группы атомов, они вступают в электростатические взаимодействия с молекулами воды, хорошо смачиваются водой или растворяются в ней. Такие вещества называют **гидрофильными**.

В клетках имеется большое количество гидрофильных соединений: это соли, многие низкомолекулярные органические соединения (органические кислоты, аминокислоты, простые сахара), а также полимеры (полисахариды, белки, нуклеиновые кислоты).

Однако есть ряд веществ, которые почти не содержат заряженных атомов и поэтому они не растворяются в воде. Их называют **гидрофобными**. К этим соединениям относятся, в частности, липиды (жиры). Гидрофобные вещества не взаимодействуют с водой, но хорошо взаимодействуют друг с другом. Благодаря этому свойству липиды, являющиеся гидрофобными соединениями, формируют двумерные структуры (мембраны), практически непроницаемые для воды.

Из-за своей полярности вода растворяет больше химических веществ, чем любой другой растворитель. Именно в цитоплазме, где растворены разнообразные химические вещества, осуществляются многочисленные химические реакции, без которых невозможна жизнедеятельность клетки. Вода растворяет также ненужные клеткам продукты реакций: в растворённом виде они выводятся из клеток (а также через специальные органы выделения из многоклеточных организмов) во внешнюю среду. За счёт перемещения воды в организмах животных и растений осуществляется обмен различными веществами между тканями и органами.

Как химическое соединение, вода обладает одним очень важным свойством: она вступает во многие реакции, протекающие в клетке. Так, молекула воды может участвовать в реакциях **гидролиза** (разрыва ковалентной связи с присоединением к образовавшимся продуктам водорода и гидроксильной группы) или **гидрирования** (присоединения молекулы воды по двойной связи). В свою очередь, молекулы воды образуются в результате других реакций, которые идут в живых организмах, например в ходе реакций конденсации.

Масса атома водорода очень мала, а его единственный электрон в молекуле воды удерживается атомом кислорода. Поэтому протон (ядро атома водорода, лишённое электрона) способен отрываться от молекулы воды, в результате чего образуются ион гидроксила (OH^-) и свободный протон (H^+):



Этот процесс называется **диссоциацией воды**. Гидроксильные ионы и протоны, образующиеся при этом, также являются участниками многих важных реакций, протекающих в организме. Например, без диссоциации воды не происходит таких важных процессов, как клеточное дыхание и фотосинтез.

Кроме воды, важную роль в жизнедеятельности клетки играют растворённые в ней **соли**, которые представлены главным образом катионами калия (K^+), натрия (Na^+), магния (Mg^{2+}), кальция (Ca^{2+}) и других металлов, а также анионами соляной (Cl^-), угольной (HCO_3^-) и фосфорной кислот (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}).

Многие катионы распределены неравномерно между клеткой и окружающей её средой: так, в цитоплазме наблюдается более высокая концентрация K^+ , в то время как концентрация Na^+ и Ca^{2+} там ниже, чем снаружи клетки. Внешней же по отношению к клетке может быть как природная среда (например, океан), так и жидкости организма (кровь, тканевая жидкость), которые по ионному составу близки к морской воде.

Неравномерное распределение ионов между клеткой и окружающей средой необходимо для осуществления многих важных для жизнедеятельности процессов, в частности для проведения возбуждения по нервным и мышечным клеткам, а также для сокращения мышц. Однако, как мы помним, между клеткой и окружающей средой всё время осуществляется диффузия — процесс взаимного проникновения молекул или атомов одного вещества между молекулами или атомами другого, приводящий к постепенному выравниванию их концентраций по всему занимаемому объёму. Все ионы стремятся к более равномерному распределению по обе стороны клеточной мембраны, но этого клетка допустить не может. На противостояние диффузии она затрачивает значительную часть образующейся в ней энергии. И только после смерти клетки концентрация катионов вне клетки и внутри её быстро становится одинаковой.

Неорганические и органические вещества содержатся в живых организмах не только в растворённом, но и в твёрдом состояниях.

Например, кости формируются главным образом из фосфата кальция (в меньших количествах в них присутствует и фосфат магния), раковины моллюсков — из карбоната кальция, а кристаллы некоторых органических кислот могут откладываться в листьях растений.

Каждое неорганическое вещество или составляющие его атомы (ионы) играют определенную роль в жизни клетки. Так, ионы Na^+ и K^+ нужны для формирования и проведения нервных импульсов, ионы Ca^{2+} необходимы для свертывания крови и работы сократительных элементов мышечных клеток. Анионы угольной и фосфорной кислот нужны для поддержания постоянства внутриклеточного pH, т. е. играют роль **буферных соединений**. Соединения азота служат источником минерального питания, синтеза белков, нуклеиновых кислот.

Часто неорганические вещества или их атомы могут входить в состав органических молекул. Например, атомы фосфора входят в состав нуклеиновых кислот и фосфолипидов — основного компонента клеточных мембран. Сера присутствует во многих белках, а железо является обязательным компонентом активного центра гемоглобина — белка красных кровяных клеток, способного связывать кислород.

Содержащиеся в клетке анионы слабых кислот (HCO_3^- , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}) играют важную роль в поддержании внутри клетки постоянства кислотности среды (концентрации ионов водорода — pH). Несмотря на то, что в процессе жизнедеятельности в клетке образуются как щёлочи, так и кислоты, в норме кислотность цитоплазмы клетки почти нейтральная (значение pH цитоплазмы большинства клеток находится в диапазоне 7,2–7,4). Это обусловлено тем, что анионы слабых кислот и оснований выполняют **буферную роль** — связывают протоны и анионы гидроксила, нейтрализуя внутриклеточную среду.

Кроме того, неорганические ионы вступают в химические реакции, осуществляемые в клетке. В частности, анионы фосфорной кислоты необходимы для синтеза очень важного для клетки соединения — аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

1.2. ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА КЛЕТКИ

ЛИПИДЫ

Значительная часть соединений, входящих в состав клетки, встречается только в живой природе. Почти все подобные молекулы за небольшим исключением относятся к соединениям углерода, которых называют **органическими веществами**. Очень важным свойством атома углерода является его способность образовывать связи сразу с четырьмя другими такими же атомами. Благодаря этой способности атомы углерода могут образовывать каркасы огромного количества разнообразных биологических молекул, которых называют **углеродными скелетами**.

Первоначально считалось, что органические вещества синтезируются только живыми организмами и для их образования необходима «жизненная сила». Действительно, все встречающиеся в природе органические вещества входят в состав живых организмов или являются продуктами их жизнедеятельности. Однако химический синтез мочевины показал полную несостоятельность виталистических взглядов на сущность жизни и на природу химических процессов, приводящих к образованию органических веществ.

Большинство органических веществ состоит из небольшого количества элементов: в них, помимо *углерода*, входит *водород*, а многие содержат ещё *кислород* и *азот*. Как мы уже говорили, для заполнения внешней орбиты углероду недостаёт четырёх электронов, поэтому он может образовать четыре общие электронные пары, т. е. четыре ковалентные связи. Азоту для заполнения валентной оболочки недостаёт трёх электронов, кислороду — двух, а водороду — одного. Кроме того, углерод, азот и кислород способны также образовывать двойные связи (а углерод и азот — ещё и тройные). Это значительно увеличивает разнообразие органических веществ и придаёт им новые свойства. В состав многих органических соединений входят также *сера* и *фосфор*.

Органические вещества — это сложные углеродсодержащие соединения, имеющие крайне разнообразную структуру и свой-

ства. Они могут быть как *низко-*, так и *высокомолекулярными* (так называют вещества полимерной природы, состоящие из громадного количества повторяющихся элементарных звеньев и характеризующиеся большой молекулярной массой, тогда как низкомолекулярные вещества, напротив, имеют небольшой молекулярный вес). Молекулы органических веществ могут быть неразветвленными и разветвленными, линейными или циклическими, гидрофильными или гидрофобными. Их общее количество во много раз превосходит таковое всех известных неорганических веществ.

На этих же свойствах основана и классификация органических веществ, хотя в ряде случаев данный принцип строго не соблюдается. Например, в группу *витаминов* объединены соединения, имеющие различную структуру и химические свойства, однако все они обладают высокой биологической активностью и необходимы животным и человеку в микроколичествах. А общим свойством липидов является их плохая растворимость в воде, хотя разные группы этих веществ могут сильно различаться по своей структуре.

В состав живых организмов входят не только *низкомолекулярные* органические вещества (аминокислоты, сахара, органические кислоты, нуклеотиды, липиды и т. д.), но и *высокомолекулярные*, к которым относятся различные биологические полимеры (биополимеры).

Полимеры — это молекулы, состоящие из большого количества повторяющихся единиц (**мономеров**), соединённых друг с другом ковалентными связями и образующих длинные неразветвлённые или разветвлённые цепи.

Все подобные молекулы разделяют на **гомополимеры**, которые состоят из одинаковых мономеров (так, полисахариды крахмал, гликоген и целлюлоза состоят из молекул глюкозы), и **гетерополимеры**, которые построены из нескольких различающихся структурных блоков (так, в построении белков участвуют 20 разных аминокислот, а нуклеиновые кислоты состоят из 4 типов нуклеотидов). Гетерополимеры могут быть регулярными и нерегулярными. Например, белки и нуклеиновые кислоты — это нерегулярные гетерополимеры, поскольку последовательности аминокислот в разных белках или нуклеотидов в ДНК и РНК уникальны и не имеют строгой периодичности. К регулярным гетерополимерам относятся некоторые полисахариды.

Особую группу органических соединений составляют **липиды** (*жиры и жироподобные вещества*), имеющие разное строение

и выполняющие разнообразные функции. Все они являются низкомолекулярными **гидрофобными** соединениями — нерастворимыми в воде, но хорошо растворимыми в неполярных органических растворителях (хлороформе, бензоле, эфире).

Липиды — это очень «разношерстная» группа, в которую объединяют вещества с очень разнообразной химической структурой. Имеется много вариантов классификации липидов, а любая классификация — вещь достаточно условная. Например, омыляемые и неомыляемые липиды (по способности расщепляться в щелочи с образованием солей жирных кислот), или простые (эфиры спиртов и жирных кислот) и сложные липиды (содержат и другие группы). Согласно одному из вариантов классификации, липиды делят на жиры и жироподобные вещества (липоиды). К жирам относят только нейтральные жиры (эфиры спирта глицерина и жирных кислот), а к липоидам — всё остальное (воска, глицерофосфолипиды, сфинголипиды, гликолипиды, стероиды, изопреноиды и т. д.). Например, фосфолипиды по одной классификации — это сложные липиды, по другой — липоиды, а по третьей — омыляемые липиды.

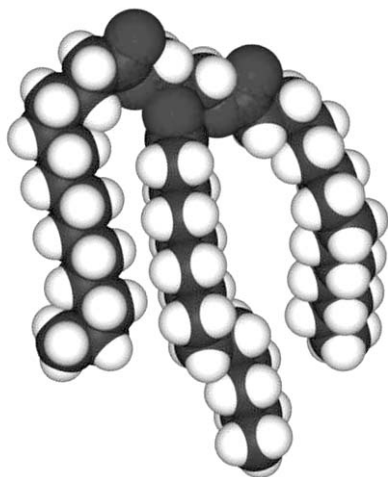
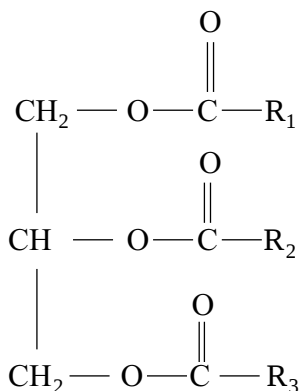


Рисунок 2. Схема строения триглицерида

Наиболее просто устроены **нейтральные жиры**, которые представляют собой эфиры трехатомного спирта *глицерина* и *жирных кислот*. Если все гидроксильные группы глицери-

на связаны с жирными кислотами, образуются **триглицериды** (рис. 2), если две или одна — **диглицериды** и **моноглицериды** соответственно.

Входящие в состав нейтральных липидов жирные кислоты содержат, как правило, четное число атомов углерода (от 14 до 22, чаще всего 16 или 18). Если в молекулах жирных кислот имеются одна или несколько двойных связей, они называются **ненасыщенными** или **полиненасыщенными**. Ненасыщенные жирные кислоты имеют низкую температуру плавления, поэтому образованные ими липиды жидкие при температуре тела или при температуре окружающей среды (например, растительное масло), тогда как липиды, содержащие **насыщенные** жирные кислоты, плавятся при более высоких температурах (например, свиное сало, сливочное масло). Следует помнить, что некоторые полиненасыщенные жирные кислоты не синтезируются в организме человека, поэтому они должны поступать с пищей. Таким образом, рацион человека обязательно должен содержать продукты растительного происхождения, в частности растительные масла.

Поскольку жиры являются веществами, нерастворимыми в воде, они не могут поступать в клетки непосредственно из органов пищеварения. Поэтому сначала они расщепляются в просвете кишечника при помощи специальных ферментов (*липаз*) на глицерин и жирные кислоты, т. е. подвергаются гидролизу. Продукты такого гидролиза всасываются ворсинками клеток кишечного эпителия, после чего в цитоплазме они вновь соединяются, образуя жиры, свойственные уже данному организму. Эти вновь синтезированные жиры поступают в лимфу, а затем в кровь и переносятся ею в составе сложно устроенных липидно-белковых комплексов (*липопротеидов* разной плотности) в клетки жировой ткани, в цитоплазме которых они могут храниться достаточно долго.

Нейтральные жиры могут откладываться в цитоплазме в виде жировых капель, заполняя в клетках жировой ткани практически все внутреннее пространство. Расщепление жиров до углекислого газа и воды дает большое количество энергии (38,9 кДж/г), поэтому они выполняют **энергетическую функцию**. Освобождаемое при окислении жиров большое количество воды (при «сгорании» 1 г жира образуется примерно 1,1 г воды) используется организмами, именно поэтому животные пустынь (верблюды) или впадающие в зимнюю спячку (сурки,

суслики) могут длительное время обходиться без воды, используя свои жировые запасы. Поэтому жиры выполняют **функцию источника воды**. У животных нейтральные жиры откладываются в основном в подкожной клетчатке, где создают хороший теплоизоляционный слой, особенно развитый у морских млекопитающих — китообразных и ластоногих (**теплоизоляционная функция**), и в полости тела вокруг внутренних органов, защищая эти органы от механических повреждений при движении, прыжках, ударах и т. д. (**защитная функция**). В небольших количествах нейтральные жиры входят в состав биологических мембран (**структурная функция**).

К нейтральным жирам относятся и **воска́** — эфиры жирных кислот и многоатомных спиртов. У животных они вырабатываются кожными железами. Воска, покрывая тонким слоем шерсть и перья, предохраняют их от намокания. Некоторые насекомые (пчёлы) используют эти вещества для постройки сотов. У растений воска создают защитный слой на листьях и плодах. Много восков вырабатывают морские планктонные микроорганизмы.

Однако основу биологических мембран составляют не нейтральные жиры, а **фосфолипиды**. Они также представляют собой эфиры глицерина и жирных кислот, но с жирными кислотами в его молекуле связаны только две спиртовые группы, а третья образует эфирную связь с остатком фосфорной кислоты. Фосфорная кислота может образовывать дополнительную эфирную связь с низкомолекулярными спиртами, формируя различные классы фосфолипидов. Если в состав фосфолипида входит аминокислота *холин*, образуется фосфатидилхолин (*лецитин*), если аминокислота *этаноламин* — фосфатидилэтаноламин (*кефалин*), если содержащая спиртовую группу аминокислота *серин* — фосфатидилсерин, и т. д.

Таким образом, молекулы всех фосфолипидов имеют в своем составе гидрофобную (остатки жирных кислот) и гидрофильную (фосфорная кислота и присоединенный к ней спирт) части, и поэтому могут контактировать как с полярными, так и с неполярными растворителями (такие вещества называют *амфифильными*). В воде и водных растворах фосфолипиды самопроизвольно формируют **мицеллы**, или капли, в которых жирнокислотные «хвосты» спрятаны внутрь, а полярные «головки» обращены в раствор, или протяженные плоские **двуслойные структуры**

(фосфолипидные бислои) — основу всех **биологических мембран** (рис. 3).

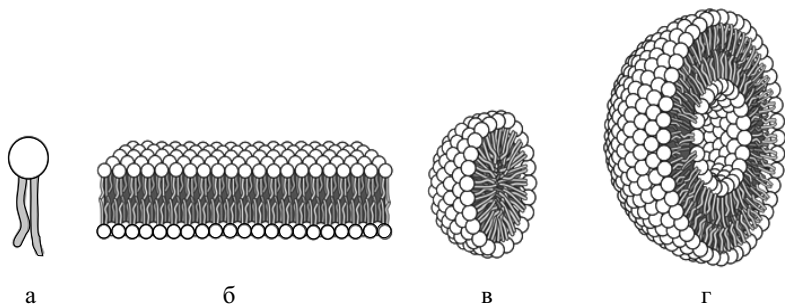


Рисунок 3. Схемы строения: а — молекула фосфолипида; б — фосфолипидный бислой; в — мицелла; г — липосома

Такие мембраны окружают все клетки, создавая гидрофобный барьер между внутриклеточным содержимым и наружной средой, и отделяют мембранные органоиды от цитоплазмы, разделяя клетку на отсеки — *компарменты*. Мембраны плохо проницаемы для воды и полярных соединений (солей, аминокислот, сахаров), но проницаемы для гидрофобных веществ. В состав мембран входят различные белки, как интегральные, так и периферические, которые обеспечивают избирательную проницаемость мембран для различных веществ, иногда затрачивая на это энергию АТФ (ионные насосы, ионные каналы, белки-переносчики, рецепторы гормонов и нейромедиаторов и т. д.). Поскольку в состав фосфолипидов входит большое количество ненасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот, биологические мембраны при температуре обитания живых организмов находятся в полужидком (жидко-кристаллическом) состоянии, что обеспечивает их гибкость, упругость и высокую подвижность встроенных в них белков. Итак, основной функцией фосфолипидов является **структурная функция** — формирование биологических мембран.

Особое место среди липидов занимают **стероиды** — полициклический спирт *холестерин* и его производные. Холестерин и его эфиры с жирными кислотами входят в состав биологических мембран, придавая им определенную «жесткость» (**структурная функция**). Кроме того, в корковом слое надпочечников из холестерина образуются **стероидные гормоны** (*минерало-*

кортикоиды и глюкокортикоиды), регулирующие водно-солевой и углеводный обмен, а в половых железах — **половые гормоны** (мужские — *андрогены* и женские — *эстрогены*).

В клетках печени из холестерина образуются **желчные кислоты** (холевая, дезоксихолевая и др.), необходимые для нормального переваривания жиров в кишечном тракте. Эти кислоты являются поверхностно-активными веществами и способны эмульгировать (растворять) жировые капли. Кроме того, они активируют *липазы* — ферменты, расщепляющие жиры и выделяемые в двенадцатиперстную кишку поджелудочной железой. В коже под действием ультрафиолетовых лучей из холестерина образуется **витамин D**. Таким образом, производные холестерина выполняют **регуляторную функцию**.

Однако нарушения в обмене холестерина вызывают тяжелое заболевание — **атеросклероз**, при котором холестерин может откладываться в стенках кровеносных сосудов в виде «холестериновых бляшек», сужая просвет сосудов и нарушая кровоснабжение органов и тканей, что приводит к развитию **ишемии** (недостаточное снабжение кислородом) мозга и сердца и, в конечном итоге, к **инсульту** или **инфаркту миокарда**. Следует помнить, что развитие атеросклероза провоцируется не только неправильным питанием, но и курением или употреблением спиртных напитков.

1.3. УГЛЕВОДЫ

Углеводами, или **сахарами**, называют органические соединения с общей формулой $(\text{CH}_2\text{O})_n$ для мономерных форм и $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_m$, где $n > m$, для полимерных форм, поскольку при полимеризации (соединении двух и более молекул углеводов) освобождаются молекулы воды. Эти соотношения не всегда строго выполняются, например, углевод *рибоза* имеет состав $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$, а в молекуле похожей на неё *дезоксирибозы* на один атом кислорода меньше — $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_4$, а в состав некоторых производных углеводов могут входить и другие химические элементы, например азот. По химической природе это чаще всего *альдегидоспирты* или *кетоспирты*.

В зависимости от числа входящих в молекулу сахаров атомов углерода (3, 4, 5, 6 и т. д.) их подразделяют на трёхуглеродные (**триозы**), четырёхуглеродные (**тетрозы**), пятиуглеродные (**пентозы**), шестиуглеродные (**гексозы**) сахара и т. д. В живых организмах углеводы встречаются как в мономерной форме (**моносахариды**), так и в виде полимеров разного размера (*дисахариды*, *олигосахариды* и *полисахариды*).

Трёхуглеродные сахара (глицериновый альдегид и дигидроксиацетон) образуются в качестве промежуточных продуктов в различных процессах обмена веществ и необходимы, например, для синтеза липидов.

Среди моносахаридов наибольшее значение для клетки имеют пятиуглеродные **рибоза** и **дезоксирибоза**, входящие в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот, и рибулоза, к которой присоединяется углекислый газ в процессе фотосинтеза. Также для живых организмов весьма важны и некоторые шестиуглеродные сахара, такие как **глюкоза** — основной поставщик энергии в клетки разных тканей у человека и многих животных, **фруктоза** и **галактоза**, содержащиеся соответственно в продуктах растительного происхождения и в молоке млекопитающих. Поскольку глюкоза легко проникает через гематоэнцефалический барьер, она жизненно необходима для нормального обеспечения энергетических потребностей нервной ткани. В связи с этим её содержание в крови человека и других животных поддерживается на постоянном уровне.

В растворах молекулы пентоз и гексоз обычно замыкаются сами на себя, формируя циклические структуры. Эти циклические структуры могут существовать в двух формах, известных как альфа- и бета-формы. У альфа-формы глюкозы например, гидроксильная группа при первом углеродном атоме расположена под плоскостью цикла (как и гидроксильная группа при четвертом углеродном атоме), а у бета-формы — над плоскостью цикла. Такие молекулы с одинаковой химической формулой, но с разной структурой, называются изомерами. Связь же между альфа-изомерами будет называться альфа-связью, а между бета-изомерами — соответственно, бета-связью.

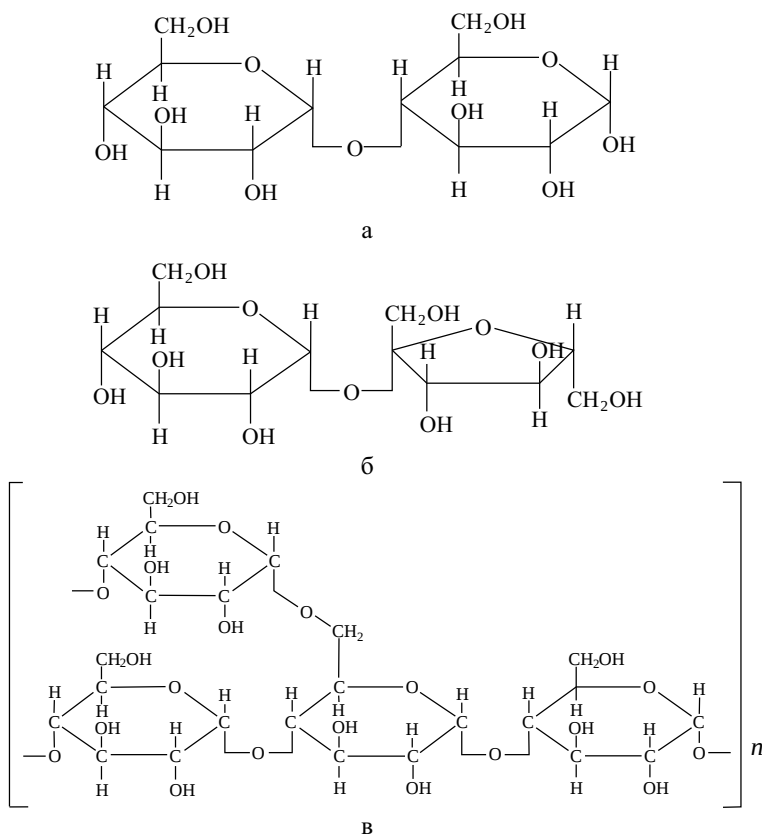


Рисунок 4. Структурные формулы: а — мальтоза (глюкоза + глюкоза); б — сахароза (глюкоза + фруктоза); в — фрагмент молекулы гликогена

Шестиуглеродные сахара редко встречаются в природе в мономерной форме, обычно они входят в состав дисахаридов, олигосахаридов и полисахаридов (рис. 4). **Дисахарид сахароза** (фруктовый сахар) состоит из остатков *глюкозы* и *фруктозы*. Именно она присутствует в плодах и фруктах и придаёт им сладкий вкус. Углеводы, образующиеся в зелёных листьях в процессе фотосинтеза, переносятся в другие части растений в виде этого углевода (**транспортная функция**). Очищенная сахароза, которую получают из сахарной свёклы и сахарного тростника, и есть тот самый сахар, который мы добавляем в чай и другие продукты. Так как фруктоза имеет более сладкий вкус, чем глюкоза, сахарозу часто специально расщепляют на мономеры, чтобы добавлять в продукты меньше сахара.

Состоящая из остатков *глюкозы* и *галактозы* **лактоза** (молочный сахар) присутствует в молоке млекопитающих. Она обеспечивает энергией их новорождённых детёнышей. **Мальтоза** (солодовый сахар) состоит из двух остатков *глюкозы*. Она образуется при расщеплении крахмала и гликогена ферментами-амилазами.

Олигосахариды, образованные сахарами и их производными, входят в состав *гликолипидов* и *гликопротеинов*, участвующих, например, в формировании *гликокаликса* животных клеток.

Полисахариды представляют собой линейные или разветвлённые полимеры, состоящие из повторяющихся мономеров — молекул глюкозы, её производных или других сахаров — соединённых ковалентными связями, чаще всего между 1 и 4 (а у разветвлённых полисахаридов также между 1 и 6) атомами углерода. Линейный полисахарид **целлюлоза** (или **клетчатка**) образует клеточные стенки растительных клеток. В ней молекулы глюкозы соединены между собой бета-1,4-связью, для расщепления которой нужны специальные ферменты, отсутствующие у человека. Целлюлозу могут расщеплять многие бактерии, грибы и другие микроорганизмы, поэтому именно они играют главную роль в разложении растительных остатков.

Некоторые из этих микроорганизмов обитают в рубце жвачных животных, позволяя им усваивать целлюлозу. В желудке и кишечнике многих других животных и человека нет ферментов, расщепляющих целлюлозу, поэтому клетчатка, содержащаяся в пище, у них не усваивается без помощи микроорганизмов — кишечной палочки и других бактерий, которые способны расщеплять этот полисахарид.

К широко распространённым полисахаридам относится **хитин** — линейный полимер, состоящий из остатков производного глюкозы N-ацетил-D-глюкозамина, которые соединены между собой бета-1,4-связью (рис. 5), т. е. первый атом одного мономера соединяется с четвертым второго и т. д. Он является структурным элементом многих защитных образований. Так, хитин образует основу наружного скелета членистоногих и ряда других беспозвоночных, а также входит в состав *клеточных стенок* грибов и некоторых зелёных водорослей. Комплексы хитина с белками, пигментами и солями кальция представляют собой достаточно прочные высокоупорядоченные надмолекулярные структуры, которые не растворяются в воде.

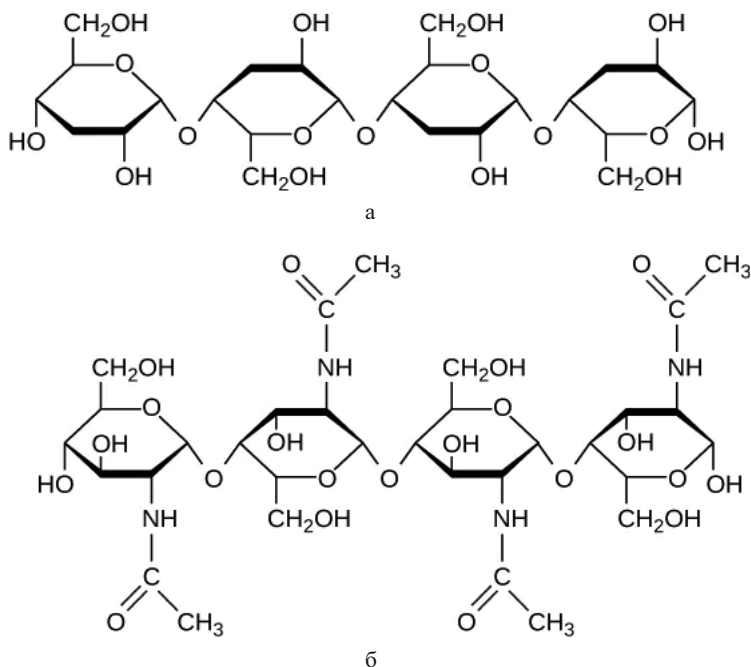


Рисунок 5. Структурные формулы: а — целлюлоза; б — хитин

Основной запасной растительный полисахарид — **крахмал** и основной запасной полисахарид грибов и животных — **гликоген** представляют собой разветвлённые полимеры, близкие по своей структуре. Гликоген имеет большую молекулярную массу и более разветвлённую структуру, чем крахмал, в состав кото-

рого входят как разветвленные (*амилопектин*), так и линейные неразветвлённые (*амилоза*) полимеры. Молекулы глюкозы в них соединены альфа-1,4-связью, которая легко расщепляется пищеварительными ферментами животных — амилазами — с образованием дисахарида мальтозы, которая в свою очередь расщепляется на две молекулы *глюкозы* ферментом *мальтазой*.

Образуемая глюкоза всасывается в кишечнике и поступает в кровь, которая разносит её по организму. Потом она проникает в клетки, где либо используется для получения энергии (в процессах гликолиза и окислительного фосфорилирования), либо откладывается про запас в печени и скелетных мышцах в виде гликогена. Расщепление этого углевода в анаэробных условиях (в ходе гликолиза или брожения, которое происходит без участия кислорода) или полное аэробное окисление в митохондриях сопровождается выделением большого количества энергии (17,6 кДж/г). Важно подчеркнуть, что углеводы при полном окислении образуют нетоксичные конечные продукты — углекислый газ и воду, поэтому являются важным источником энергии для многих организмов. В то же время избыток углеводов в организме поступает в жировую ткань, где глюкоза превращается в нейтральные жиры, поэтому следует избегать чрезмерного потребления продуктов с высоким содержанием сахара.

Такие же процессы происходят и в человеческом организме, поэтому в его рационе углеводы занимают значительное место. Их утилизация практически полностью покрывает энергетические затраты. Однако для больных сахарным диабетом продукты с глюкозой заменяют на те, в которых находятся другие сахара — например шестиатомный спирт *сорбитол* или *фруктоза*, которая медленно всасывается в кишечнике, а также её полимер *инулин*.

Таким образом, углеводы в живых организмах выполняют **структурную** и **защитную** (*целлюлоза, хитин, олигосахариды*), **запасную** (*гликоген, крахмал*), **транспортную** (*сахароза*) и **энергетическую** (*моносахариды, дисахариды и полисахариды*) **функции**.