

Е. А. Очкур, Ж. Ж. Курмангалиева,
М. А. Нуртаева

БИОЛОГИЯ

Учебник для 10 классов
естественно-математического направления
общеобразовательных школ

*Утверждено Министерством образования
и науки Республики Казахстан*

10

Часть 1



Алматы "Мектеп" 2019

УДК 373.167.1
ББК 28.0я72
О-95

Как работать с учебником

Содержание учебника отражает сложность и многогранность биологии как науки о живой природе. Главное — не только основательно усвоить учебный материал, но и научиться применять знания в практической деятельности.

Выполнение домашнего задания начинайте с чтения параграфа. При этом пользуйтесь рисунками, на которые есть ссылки.

Закончив чтение параграфа, объясните термины и понятия, выделенные *курсивом* и **жирным** шрифтом. Это — главное из всего, что вы узнали при чтении. После этого запомните и биологически обоснуйте ключевые понятия. Затем приступите к ответам на вопросы и заданиям в конце параграфа под значками:



— Знать



— Понимать



— Применять



— Анализировать



— Синтезировать



— Оценивать

Для углубления знаний по биологии читайте дополнительную литературу, список которой приведен в конце учебника.

Продуманная система заданий, вопросов, иллюстрации облегчат вам самостоятельную работу с учебником.

Там, где к параграфу требуется выполнение лабораторной работы, она дается под зна-

ком . Лабораторные работы проводятся в классе. Работы по моделированию обозначены знаком . Рубрика "Это интересно!" выделена в рамке.

В заключении каждого раздела даются вопросы и задания по обобщению и систематизации знаний. В конце учебника дается толковый словарь понятий с биологическим обоснованием.

Очкур Е. А. и др.

О-95 **Биология. Учебник для 10 кл. естеств.-матем. направления общеобразоват. шк. Часть 1 / Е. А. Очкур, Ж. Ж. Курмангалиева, М. А. Нуртаева. — Алматы: Мектеп, 2019. — 248 с.: ил.**

ISBN 978-601-07-1234-8

О $\frac{4306021100-079}{404(05)-19}$ 61(1)-19

УДК 373.167.1
ББК 28.0я72

ISBN 978-601-07-1234-8

© Очкур Е. А., Курмангалиева Ж. Ж., Нуртаева М. А., 2019
© Издательство "Мектеп", художественное оформление, 2019
Все права защищены
Имущественные права на издание принадлежат издательству "Мектеп"

**МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ
И БИОХИМИЯ**

1

КЛЕТОЧНАЯ БИОЛОГИЯ

2

ПИТАНИЕ

3

ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ

4

ДЫХАНИЕ

5

ВЫДЕЛЕНИЕ

6

ВВЕДЕНИЕ

Изучение общебиологических закономерностей связано с накоплением знаний об окружающем мире; использование их в жизненной практике было и остается одним из важных условий, обеспечивающих становление и существование человеческого общества, его развитие и благополучие. Рост объема знаний в историческом времени обеспечил их разделение, что привело к формированию самостоятельных научных дисциплин. Среди них важное место занимают науки, изучающие живое, — **биологические науки**. Закономерности возникновения и развития жизни являются предметом **эволюционного учения**. Распространение животных и растений на Земле изучает **биогеография**.

Появление новых знаний является источником возникновения новых дисциплин — это **генная инженерия, биотехнология, бионика** и др. В объеме основной школы изучаются **ботаника, зоология, анатомия и физиология человека**. Каждая из этих дисциплин содержит знания, отражающие их специфику. Однако интегрирует эти знания и формирует общебиологические представления о закономерностях жизни **общая биология**. Ее содержание является базой биологического мышления, формирования диалектико-материалистического взгляда на живую природу.

Органический мир не остается неизменным. Со времени появления жизни на Земле он непрерывно развивается в силу естественных материальных причин. Познание законов исторического развития органического мира на Земле — это одна из центральных задач общей биологии.

В отличие от частных биологических наук, общая биология изучает то общее, что свойственно всем живым существам: **микрорганализмам, растениям, животным и человеку**.

Биология исследует закономерности распространения видов, приспособленность их к среде обитания, разнообразные связи между ними. Она изучает структурную единицу вида — **популяцию: ее численность, возрастной состав, связи между популяциями**.

Популяции разных видов всегда связаны с факторами внешней среды, входят в состав природных комплексов. Каждый из этих комплексов называется **биогеоценозом** и складывается из определенных видов растений, животных, микроорганизмов. Изучением таких комплексов, а также взаимосвязь организмов с окружающей средой занимается **экология**.

Вся система биогеоценозов образует своеобразную оболочку, населенную жизнью, — **биосферу**. Ей принадлежит важная роль в формировании лика Земли, образовании горных пород, атмосферы, гидросферы.

Биологические знания лежат в основе развития сельскохозяйственного производства, обеспечивающего человека необходимыми продуктами питания растительного и животного происхождения. Они составляют основу сырьевой базы для развития промышленного производства. Биологические науки определили и обеспечивают развитие микробиологической, фармацевтической, пищевой и других видов промышленности. Они являются основой **биотехнологического производства**.

Велика роль биологических знаний в развитии **современной медицины**, а также в сохранении и поддержании многообразия растительного и животного мира для последующих поколений. Биологические знания — фундамент **гигиенических наук**, регламентирующих и осуществляющих контроль за состоянием окружающей среды, стоящих на защите здоровья человека и всего живого от неблагоприятных воздействий техногенных факторов.

Успехов вам в изучении биологии!

Авторы

МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

1

§ 1. ЗНАЧЕНИЕ ВОДЫ ДЛЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Сегодня на уроке вы:

- изучите значение воды для жизни на Земле;
- научитесь объяснять фундаментальное значение воды для жизни на Земле.

Знаете ли вы?

- Какими физическими и химическими свойствами обладает вода? Сколько может прожить человек без воды? Как происходит круговорот воды в природе? На сколько процентов организм человека состоит из воды?

Значение воды. *Вода — “прозрачная бесцветная жидкость, представляющая собой химическое соединение водорода и кислорода”* (Словарь русского языка С. И. Ожегова).

Отличительной особенностью планеты Земля является то, что значительная часть ее поверхности покрыта водой. *Вода* — одно из самых распространенных веществ в природе, она занимает 71% поверхности земного шара.

Зарождение, существование и развитие жизни на Земле связано с водой. Вода дала начало всему живому на Земле. Она является непременной составной частью всех живых организмов. Так, человеческое тело на 65% состоит из воды. Многие живые существа страдают от недостатка воды, а длительная ее нехватка может привести к их гибели.

Велико значение воды и в хозяйственной деятельности человека. Ни одно производство, ни одна сфера деятельности невозможны без воды. Наряду с этим вода принимает непосредственное участие в формировании климата на Земле. Забирая большую часть тепла в летнее время, она постепенно отдает его зимой, регулируя температурный режим. Под действием солнечного тепла вода нагревается и в виде водяного пара поднимается вверх, образуя облака, которые ослабляют воздействие на поверхность Земли ультрафиолетового излучения. В круговороте воды в природе участвуют и растения.

Ключевые понятия:

- вода
- круговорот воды
- транспирация
- агрегатные состояния воды
- роль воды в природе и жизни человека

ВОДА — ИСТОЧНИК ЖИЗНИ

Именно воде дана волшебная власть
быть Соком Жизни на Земле.
(Леонардо да Винчи)

Ни одно живое существо не может жить в абсолютно сухом пространстве и не может оставаться живым, лишившись воды. Каждый организм может потерять только вполне определенную часть содержащейся в нем воды. Некоторые животные довольствуются очень малым количеством воды, другие же, наоборот, требуют воды в изобилии. Для некоторых животных вода — родной дом. Это лягушки, жабы, выдры, бобры, нутрии. Около рек и озер живет огромное количество водоплавающих птиц: утки, гуси, цапли, фламинго, журавли.



К биологическим процессам, имеющим значение в круговороте воды, относится **транспирация** — весьма сложный и одновременно важный процесс для жизнедеятельности растений (рис. 1). Он заключается в испарении воды зелеными частями растений. Расход воды на транспирацию зависит от самого растения, погодных условий и наличия влаги в почве. В среднем расход на транспирацию составляет почти

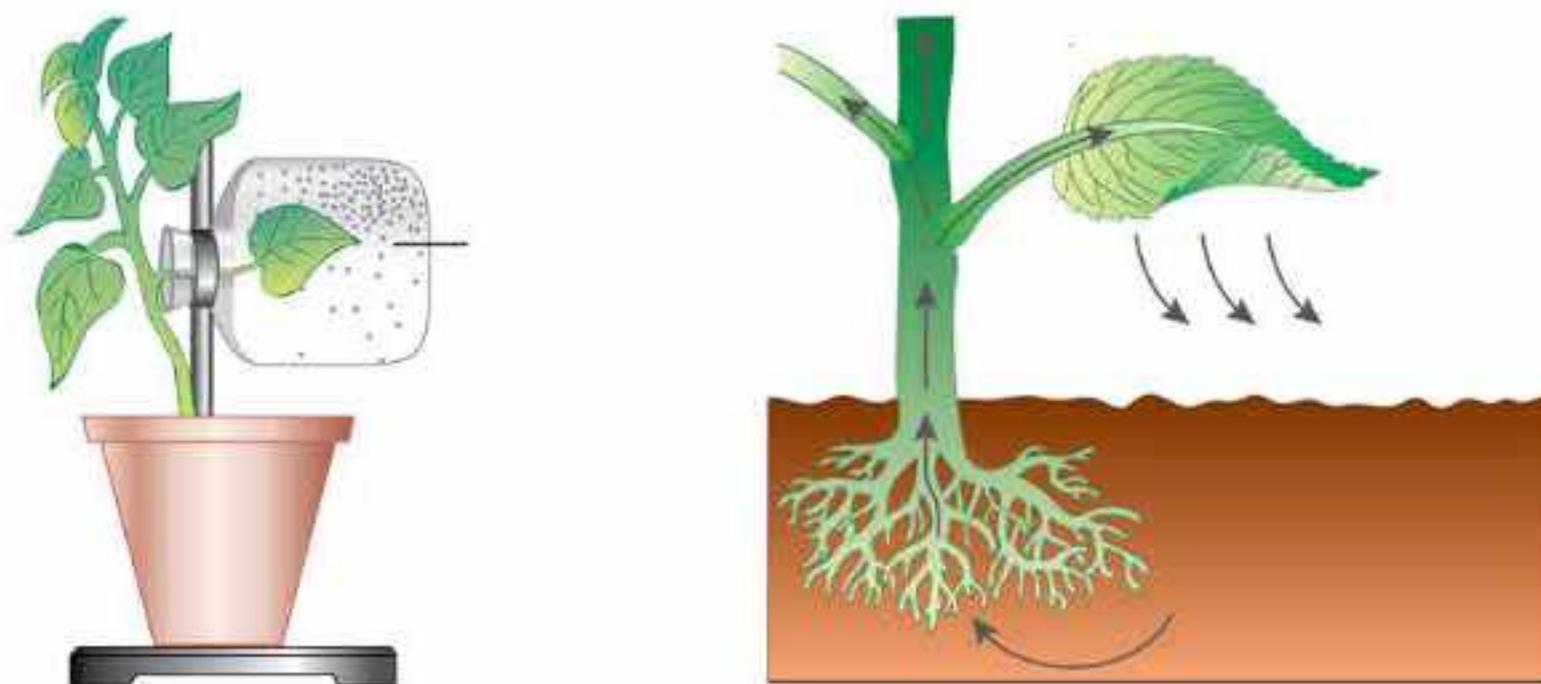


Рис. 1. Транспирация воды растениями — участие растений в круговороте воды в природе

половину суммарного испарения с суши (около 30—35 тыс. км³ в год), что равно 7% от всего испарения с земной поверхности.

Роль воды в природе и жизни человека. Вода появилась на нашей планете на несколько миллионов лет раньше почвы и воздуха. Казалось бы, вода уже изучена человеком, но ученые до сих пор находят удивительные факты об этом природном соединении.

Вода стоит особняком в истории нашей планеты. Нет природного тела, которое могло бы сравниться с ней по влиянию на ход основных, самых грандиозных, геологических процессов (В. И. Вернадский).

Вода — это самое распространенное неорганическое соединение. И первое исключительное состояние воды — в том, что она представляет соединение атомов водорода и кислорода (рис. 2). Такое соединение, согласно химическим законам, должно быть газообразным. А вода — жидкая!

Вода существует в природе в трех состояниях: твердом, жидком и газообразном — в виде пара (рис. 3).

Удивительно, но вода — единственное вещество на Земле, плотность которого в твердом состоянии меньше, чем в жидком. Именно поэтому лед не тонет, а водоемы промерзают до самого дна только при экстремально холодных температурах.

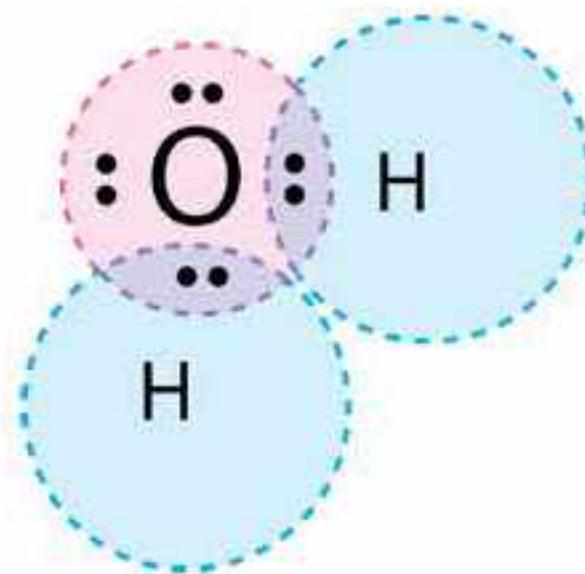


Рис. 2. Молекулярная структура и формула воды

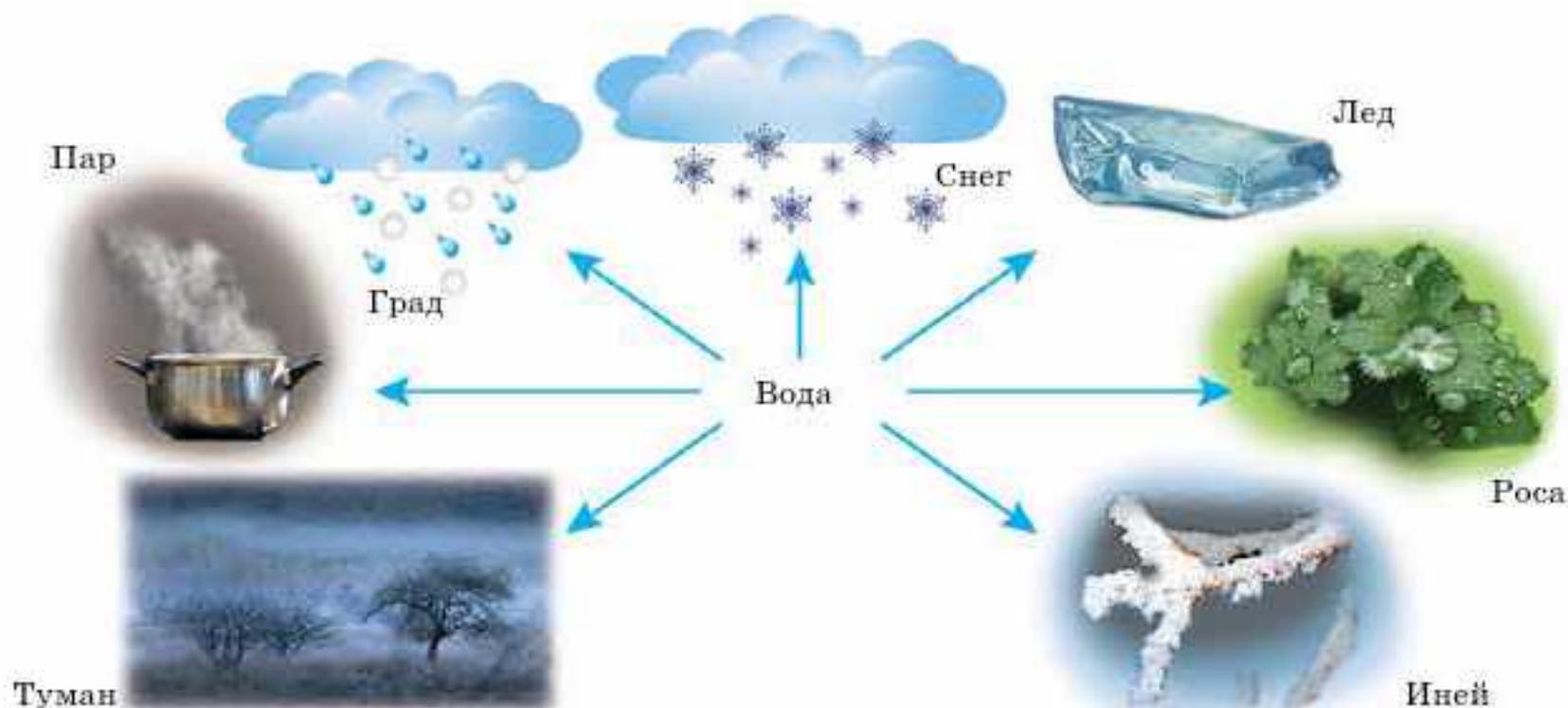


Рис. 3. Разные агрегатные состояния воды

Еще один факт: вода — универсальный растворитель для живой природы. По количеству и качеству растворенных в воде элементов и минералов ученые выделяют приблизительно 1330 видов воды: минеральная, талая, дождевая, ледниковая, артезианская, роса и т. д.

Вода в природе. В природе вода играет огромную роль. При этом она оказывается задействованной в самых разных механизмах и жизненных циклах на Земле. Вот лишь несколько фактов, которые наглядно демонстрируют ее значимость для нашей планеты:

- Круговорот воды в природе позволяет животным и растениям получать необходимую для их жизни и существования влагу.

- Моря и океаны, реки и озера — все водоемы играют важнейшую роль в создании климата той или иной местности. А высокая теплоемкость воды обеспечивает комфортный температурный режим на нашей планете.

- Вода играет одну из ключевых ролей в процессе фотосинтеза.

Вода в жизни человека. Главный потребитель воды на Земле — это человек. Не случайно все мировые цивилизации формировались и развивались исключительно вблизи водоемов. Значение воды в жизни человека огромно.

- Тело человека состоит из воды. В теле новорожденного — до 75% воды, в теле пожилого человека — более 50%. При этом известно, что если количество воды, которое теряет человек, достигает 10% массы тела в сутки, наступает значительное снижение работоспособности, а если оно возрастает до 25%, то это может привести к смерти. Однако даже при большой потере воды все нарушенные процессы в организме быстро восстанавливаются, если организм пополнится водой до нормы.

- Вода является для человека исключительно важным источником питания. По статистике, один человек за год потребляет до 60 тонн воды только для питания.

- Именно вода доставляет к каждой клеточке организма кислород и питательные вещества.

- Благодаря наличию воды организм может регулировать температуру тела.

- Вода позволяет перерабатывать пищу в энергию, помогает клеткам усваивать питательные вещества. Кроме того, вода выводит шлаки из организма.

- Человек повсеместно использует воду для своих нужд: для питания, в сельском хозяйстве, для различного производства, для выработки электроэнергии.

Загрязнение водных ресурсов. Загрязнение воды является серьезной экологической проблемой и определяется наличием загрязняющих



Рис. 4. Загрязнение водных ресурсов

веществ в водных ресурсах. Загрязнители могут возникать естественным образом или быть результатом человеческой деятельности (рис. 4). При этом вода теряет большую часть своих функций и становится непригодной для дальнейшего потребления. Из-за быстрых темпов роста численности населения, сельскохозяйственной деятельности и развития промышленности количество загрязненных вод увеличивается.

Основные источники загрязнения:

- 1) нефтеперерабатывающие предприятия;
- 2) тяжелые металлы;
- 3) радиоактивные элементы;
- 4) ядохимикаты;
- 5) стоки городских канализаций и животноводческих ферм.

Ученые давно бьют тревогу по поводу того, что Мировой океан ежегодно получает свыше 13 млн. тонн отходов нефтепродуктов. При этом Тихий океан получает до 9 млн. тонн, а Атлантика — более 30 млн. тонн.

По данным Всемирной организации здравоохранения, на нашей планете уже не осталось источников, в которых присутствовала бы чистая природная вода. Есть лишь водоемы, загрязненные менее остальных. И это грозит катастрофой нашей цивилизации.



Проверьте свои знания:



1. Возможна ли жизнь без воды? Ответ обоснуйте.
2. Каково значение воды в природе? Ответ обоснуйте.
3. Расскажите о роли воды в жизни человека.
4. За счет чего обеспечивается круговорот воды в природе? Имеет ли это какое-то значение для жизни на Земле?
5. Что означают слова В. И. Вернадского о воде?
6. Назовите источники загрязнения вод нашей планеты.



“Живой организм — это одушевленная вода”. Какой смысл заложил в эти слова Леонардо да Винчи?



1. Заполните в тетради схему “Значение водных богатств в природе и жизни человека”.



2. По рисунку сделайте вывод: в чем заключается смысл выражения “Вода — основа жизни”?



90%

85%

83%

79%

73%

72%



Используя учебный материал, дополнительную литературу, назовите три основных фактора, без которых невозможна жизнь. Обоснуйте, какое место среди них занимает вода.



Проведите эксперимент:

1. Узнайте, сколько воды вытечет из крана за 1 час (за сутки), если из неплотно закрытого крана вода вытекает тонкой струйкой.
2. Узнайте, сколько воды вытечет за 1 час (за сутки), если кран неисправен и из него капает вода.
3. Подготовьте отчет о проделанной работе.
4. Составьте правила экономии воды и постарайтесь их выполнять.
5. Сделайте рекламу, призывающую экономить воду в школе и дома.



Подумайте и ответьте:

1. Пытались ли вы экономить воду?
2. Как это лучше сделать?
3. Почему надо экономить воду?

§2. КЛАССИФИКАЦИЯ УГЛЕВОДОВ: МОНОСАХАРИДЫ, ДИСАХАРИДЫ, ПОЛИСАХАРИДЫ. ХИМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Сегодня на уроке вы:

- изучите классификацию углеводов: моносахариды, дисахариды, полисахариды;
- научитесь классифицировать углеводы по их структуре, составу и функциям.

Знаете ли вы?

- Какие органические соединения относятся к углеводам? Какова общая формула углеводов? К каким полимерам относятся сложные сахара? На какие классы подразделяются углеводы? Что лежит в основе подразделения углеводов на классы?

Классификация углеводов. К углеводам относятся соединения, обладающие разнообразными и часто совершенно противоположными свойствами. Среди них есть вещества низкомолекулярные и высокомолекулярные, кристаллические и аморфные, хорошо растворимые в воде и совершенно в ней нерастворимые, способные окисляться и сравнительно устойчивые к действию окислителей. Общая формула, характерная для углеводов, — $C_n(H_2O)_n$. По химической природе углеводы делятся на три класса: моносахариды, дисахариды, полисахариды (рис. 5).

Ключевые понятия:

- моносахариды
- дисахариды
- олигосахариды
- полисахариды
- гомополисахариды
- гетерополисахариды
- гликоген
- целлюлоза
- пектиновые вещества
- инулин

Моносахариды и дисахариды относят к сахарам, поскольку их объединяет ряд общих свойств, в частности, сладкий вкус. По своей химической структуре углеводы являются альдегидами или кетонами многоатомных спиртов, или же продуктами их конденсации.

1. Моносахариды. Эти углеводы — простые сахара. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле среди моносахаридов различают триозы (3 атома углерода), тетрозы (4 атома углерода), пентозы (5 атомов углерода) и гексозы (6 атомов углерода). В природе наиболее часто встречаются пентозы и гектозы.

Триозы. Они образуются при окислении трехатомного спирта глицерина. В случае окисления первичной спиртовой группы образуется глицериновый альдегид, а при окислении вторичной — диоксиацетон.

Триозы — продукты распада углеводов в тканях. Они образуются в фосфорилированном состоянии при расщеплении фруктозо-1,6-дифосфорной кислоты.

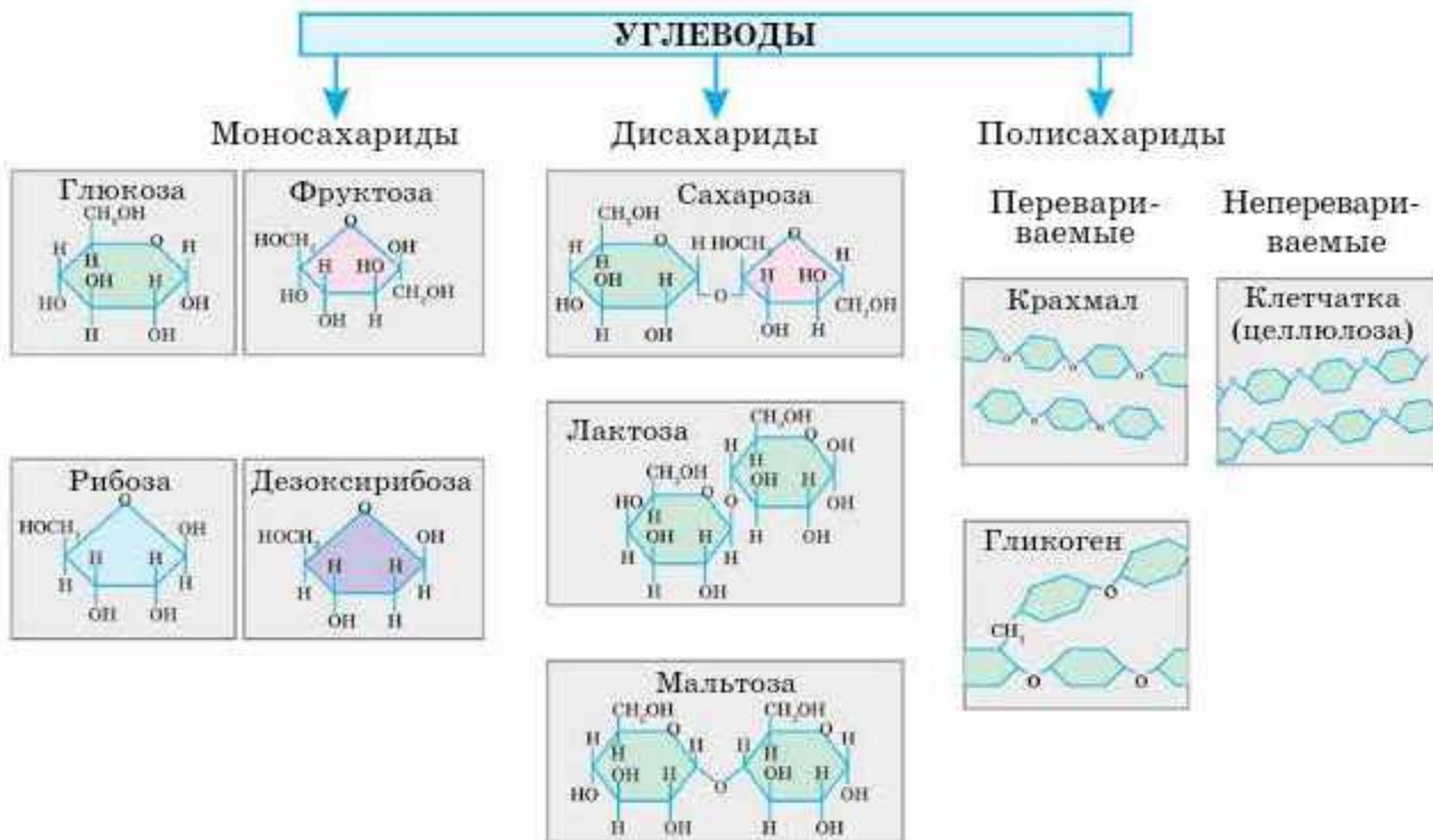


Рис. 5. Классификация углеводов

В тканях фосфотриозы не накапливаются, а подвергаются дальнейшим превращениям.

Тетрозы. Тетрозы возникают как промежуточный продукт при фотосинтезе, а также при пентозном цикле распада углеводов в организме человека.

Пентозы. Ксилоза часто встречается в растениях. Используется она в кондитерской промышленности. Рибоза входит в состав РНК, дезоксирибоза — в состав ДНК. Рибоза образуется также в пентозном цикле распада глюкозы.

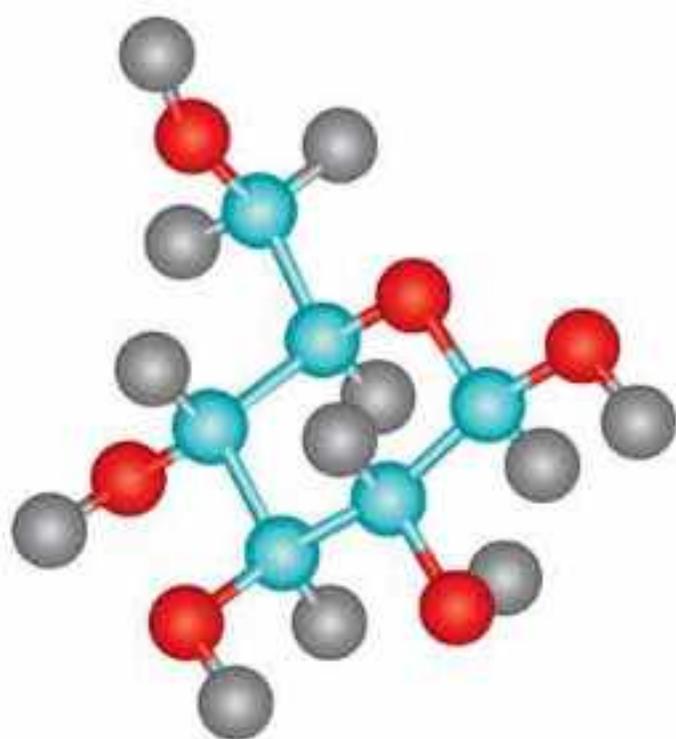


Рис. 6. Модель строения молекулы глюкозы

Гексозы. Д-глюкоза, называемая также просто глюкозой или виноградным сахаром, встречается во многих растениях (рис. 6). Ее особенно много в зрелом винограде, а также в других плодах. В животном организме глюкозу находят в мышцах, лимфе, крови. Содержание глюкозы в крови человека 80—120 мг (3,5—5,6 ммоль/л). В качестве промежуточного продукта распада углеводов в тканях и клетках глюкоза встречается в фосфорилированном виде:

Д-галактоза является составной частью молочного сахара (лактозы), а также составной частью цереброзидов — сложных липидов, входящих в состав мозга.

Д-фруктоза, плодовый сахар, содержится в плодах, в нектаре цветов (меде). Фруктоза входит в состав сахарозы.

2. Дисахариды (олигосахариды). Как видно из названия, они построены из двух или нескольких остатков моносахаридов, соединенных друг с другом гликозидной связью. В результате соединения двух моносахаридов друг с другом выделяется молекула воды.

Среди дисахаридов наиболее широко распространены *сахароза*, *лактоза* и *мальтоза*.

Сахароза, или тростниковый сахар, чаще всего встречается в растениях. В корнях сахарной свеклы ее до 27%, сахарного тростника — до 20%. Свекла и тростник используются для промышленного получения сахара. Сахароза построена из глюкозы и фруктозы.

Лактоза, или молочный сахар, содержится только в молоке и служит важным источником энергии. Она построена из остатков глюкозы и галактозы.

Все моносахариды и дисахариды обладают сладким вкусом, однако сладкость их неодинакова. Для характеристики сладкости сахарозы принимают за 100%. У фруктозы она составляет 173%, лактозы — 16%, ксилозы — 40%.

3. Полисахариды. Полисахариды — это высокомолекулярные вещества, состоящие из большого количества (сотен и тысяч) остатков моносахаридов. По своему химическому строению полисахариды могут быть разделены на:

— гомополисахариды, построенные из остатков какого-либо одного моносахарида (глюкозы, фруктозы и др.);

— гетерополисахариды, построенные из остатков различных моносахаридов и их производных.

К важнейшим гомополисахаридам относятся *крахмал*, *целлюлоза*, *гликоген*, *пектиновые вещества*, *инулин*.

Крахмал — запасный полисахарид растений, откладывается он в виде зерен в клубнях и корнях, в зернах злаков. Содержание крахмала в зернах пшеницы достигает 75%, риса — 80%, в клубнях картофеля — 25%. Картофель — наиболее дешевый материал для промышленного получения крахмала (рис. 7). Крахмал является главным углеводом пищи человека.

Гликоген — это резервный полисахарид, построенный из остатков α-глюкозы (рис. 8); эквивалент крахмала, синтезируемый в животном организме. Встречается гликоген и в клетках многих грибов. У позвоночных он содержится главным образом в печени и



Рис. 7. Источник крахмала — картофель

Ключевые понятия:

- олигосахариды
- полисахариды
- свойства углеводов
- функции углеводов

или этап метаболизма нуждаются в энергии. Поэтому значение веществ, дающих организму жизненную силу, очень велико и важно. К ним относятся углеводы, белки, жиры, АТФ. Строение каждого из них различно, они относятся к совершенно разным классам химических соединений, но одна из их

основных функций — обеспечение организма необходимой энергией для жизнедеятельности. Рассмотрим одну группу из перечисленных веществ — углеводы (рис. 9, 10).

Состав и строение углеводов. Состав и строение углеводов с момента их открытия определялись их названием. В ранних источниках указывается, что это такая группа соединений, в структуре которых присутствуют атомы углерода, связанные с молекулами воды. Более тщательный анализ, а также накопленные сведения о разнообразии данных веществ позволили доказать, что не все представители имеют только такой состав. Однако этот признак по-прежнему является одним из определяющих строение углеводов.

Свойства моносахаридов. Моносахариды — белый сыпучий порошок, хорошо растворимый в воде, плохо — в спирте, нерастворимый в эфире.

Самый важный моносахарид — глюкоза. Название произошло от греческого *glykys* — “сладкий”. Химическая формула — $C_6H_{12}O_6$. Молекулы глюкозы выполняют роль биологического топлива в одном из важнейших энергетических процессов в организме — в процессе гликолиза. В пентозном цикле глюкоза окисляется до CO_2 и воды, генерируя энергию для некоторых реакций. В природе встречается D-глюкоза. Глюкоза очень легко окисляется оксидами и гидроксидами тяжелых металлов. Полное окисление глюкозы идет по уравнению:

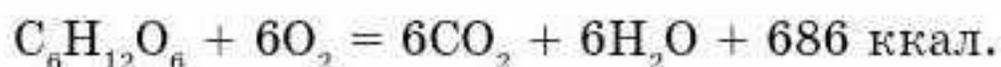


Рис. 9. Продукты питания, содержащие углеводы



Рис. 10. Углеводосодержащие семена разных сельскохозяйственных культур

Значительная часть выделенной энергии аккумулируется в АТФ. Постоянный источник глюкозы в организме — гликоген. Недостаток глюкозы вызывает ацидоз и кетоз, избыток — диабет. Норма содержания в крови — 0,12%.

Свойства дисахаридов. Основным представителем дисахаридов является сахароза. Молекула сахарозы состоит из остатков молекулы D-глюкозы и D-фруктозы. Химическая формула — $C_{12}H_{22}O_{11}$. Сахароза — один из главных углеводов в организме человека, бесцветное кристаллическое вещество. При температуре выше 200°C разлагается с образованием так называемых карамелей. Сахароза не растворима в неполярных органических растворителях, в абсолютном метаноле и этаноле, умеренно растворима в этилацетате, анилине, в водных растворах метанола и этанола; хорошо растворима в воде. Сахароза не обладает редуцентными свойствами, поэтому она устойчива к действию щелочей, гидролизуется под влиянием кислот и ферментов сахараз с образованием D-глюкозы и D-фруктозы. Со щелочными металлами она образует сахараты. Сахароза является одним из основных дисахаридов. Она гидролизуется HCl желудочного сока и сахаразой слизистой оболочки тонкой кишки человека. Сахароза входит в состав сахара (99,75%), используемого для придания пище сладкого вкуса. Сахарозу также называют свекловичным сахаром.

Другой представитель дисахаридов — лактоза (молочный сахар). Она состоит из остатков галактозы и глюкозы. Лактоза — важная составная часть молока млекопитающих и человека. Она образуется в процессе лактации в молочной железе из глюкозы и является для новорожденных ее источником. Лактоза облегчает всасывание кальция из кишечника. Содержание лактозы в женском молоке — 7 г/100 мл; в молоке коров и коз — 4,5 г/100 мл.

Полисахариды. Состав и строение углеводов данного ряда имеют большое значение для организмов живых существ, а также для хозяйственной деятельности человека.

Во-первых, следует разобраться, какие же углеводы относятся к полисахаридам. Их достаточно много: крахмал, гликоген, муреин, глюкоманнан, целлюлоза, декстрин, галактоманнан, мурамин, пектиновые вещества, хитин. Это — не полный список, а только самые значимые для животных и растений полисахариды.

Главной особенностью строения углеводов ряда полисахаридов является их пространственная структура. Это — очень объемные, гигантские молекулы, состоящие из сотен мономерных звеньев, “сшитых” между собой гликозидными химическими связями. Зачастую строение молекул углеводов полисахаридов представляет собой линейные слоис-

Ключевые понятия:

- олигосахариды
- полисахариды
- свойства углеводов
- функции углеводов

или этап метаболизма нуждаются в энергии. Поэтому значение веществ, дающих организму жизненную силу, очень велико и важно. К ним относятся углеводы, белки, жиры, АТФ. Строение каждого из них различно, они относятся к совершенно разным классам химических соединений, но одна из их

основных функций — обеспечение организма необходимой энергией для жизнедеятельности. Рассмотрим одну группу из перечисленных веществ — углеводы (рис. 9, 10).

Состав и строение углеводов. Состав и строение углеводов с момента их открытия определялись их названием. В ранних источниках указывается, что это такая группа соединений, в структуре которых присутствуют атомы углерода, связанные с молекулами воды. Более тщательный анализ, а также накопленные сведения о разнообразии данных веществ позволили доказать, что не все представители имеют только такой состав. Однако этот признак по-прежнему является одним из определяющих строение углеводов.

Свойства моносахаридов. Моносахариды — белый сыпучий порошок, хорошо растворимый в воде, плохо — в спирте, нерастворимый в эфире.

Самый важный моносахарид — глюкоза. Название произошло от греческого *glykys* — “сладкий”. Химическая формула — $C_6H_{12}O_6$. Молекулы глюкозы выполняют роль биологического топлива в одном из важнейших энергетических процессов в организме — в процессе гликолиза. В пентозном цикле глюкоза окисляется до CO_2 и воды, генерируя энергию для некоторых реакций. В природе встречается D-глюкоза. Глюкоза очень легко окисляется оксидами и гидроксидами тяжелых металлов. Полное окисление глюкозы идет по уравнению:

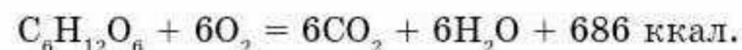


Рис. 9. Продукты питания, содержащие углеводы



Рис. 10. Углеводосодержащие семена разных сельскохозяйственных культур

Значительная часть выделенной энергии аккумулируется в АТФ. Постоянный источник глюкозы в организме — гликоген. Недостаток глюкозы вызывает ацидоз и кетоз, избыток — диабет. Норма содержания в крови — 0,12%.

Свойства дисахаридов. Основным представителем дисахаридов является сахароза. Молекула сахарозы состоит из остатков молекулы D-глюкозы и D-фруктозы. Химическая формула — $C_{12}H_{22}O_{11}$. Сахароза — один из главных углеводов в организме человека, бесцветное кристаллическое вещество. При температуре выше 200°C разлагается с образованием так называемых карамелей. Сахароза не растворима в неполярных органических растворителях, в абсолютном метаноле и этаноле, умеренно растворима в этилацетате, анилине, в водных растворах метанола и этанола; хорошо растворима в воде. Сахароза не обладает редуцентными свойствами, поэтому она устойчива к действию щелочей, гидролизуется под влиянием кислот и ферментов сахараз с образованием D-глюкозы и D-фруктозы. Со щелочными металлами она образует сахараты. Сахароза является одним из основных дисахаридов. Она гидролизуется HCl желудочного сока и сахаразой слизистой оболочки тонкой кишки человека. Сахароза входит в состав сахара (99,75%), используемого для придания пище сладкого вкуса. Сахарозу также называют свекловичным сахаром.

Другой представитель дисахаридов — лактоза (молочный сахар). Она состоит из остатков галактозы и глюкозы. Лактоза — важная составная часть молока млекопитающих и человека. Она образуется в процессе лактации в молочной железе из глюкозы и является для новорожденных ее источником. Лактоза облегчает всасывание кальция из кишечника. Содержание лактозы в женском молоке — 7 г/100 мл; в молоке коров и коз — 4,5 г/100 мл.

Полисахариды. Состав и строение углеводов данного ряда имеют большое значение для организмов живых существ, а также для хозяйственной деятельности человека.

Во-первых, следует разобраться, какие же углеводы относятся к полисахаридам. Их достаточно много: крахмал, гликоген, муреин, глюкоманнан, целлюлоза, декстрин, галактоманнан, мурамин, пектиновые вещества, хитин. Это — не полный список, а только самые значимые для животных и растений полисахариды.

Главной особенностью строения углеводов ряда полисахаридов является их пространственная структура. Это — очень объемные, гигантские молекулы, состоящие из сотен мономерных звеньев, “сшитых” между собой гликозидными химическими связями. Зачастую строение молекул углеводов полисахаридов представляет собой линейные слоис-

тые композиции и ультраразвернутые. Существует определенная классификация таких молекул.

Гомополисахариды состоят из одинаковых многократно повторяющихся звеньев моносахаридов. Они могут быть пентозами, гексозами и т. д.

Гетерополисахариды образованы разными мономерными звеньями. К соединениям с линейной пространственной структурой следует относить, например, целлюлозу. Разветвленное строение имеет большинство полисахаридов — гликоген, хитин и др.

Свойства полисахаридов. *Крахмал* — основной резервный полисахарид растений. Образуется он в клеточных органеллах зеленых листьев в результате процесса фотосинтеза. Конечные продукты ферментативного расщепления — глюкозоаденозинфосфат — представляют собой важнейшие субстраты как энергетического обмена, так и синтетических процессов. Химическая формула крахмала — $(C_6H_{10}O_5)_n$. Переваривание крахмала в пищеварительном тракте осуществляется при помощи амилазы — слюны, дисахаридазы и глюкоамилазы щеточной каймы слизистой оболочки тонкой кишки. Глюкоза, являющаяся конечным продуктом распада пищевого крахмала, всасывается в тонкой кишке. Калорийность крахмала — 4,2 ккал/г.

Целлюлоза. Химическая формула целлюлозы — $(C_6H_{10}O_5)_n$, такая же, как и у крахмала. Цепи целлюлозы построены в основном из элементарных звеньев ангидро-D-глюкозы, соединенных между собой 1,4- α -глюкозидными связями.

Целлюлоза, содержащаяся в пище, является одним из основных балластных веществ, или пищевых волокон, играющих чрезвычайно важную роль в нормальном питании и пищеварении. Эти волокна не перевариваются в желудочно-кишечном тракте, но способствуют его нормальному функционированию. Они адсорбируют на себе некоторые токсины, препятствуют их всасыванию в кишечник.

Основные функции углеводов. Наибольшее значение для питания имеют гексозы. Функции углеводов тесно связаны с жизнедеятельностью всех существ. Так, например, растения в виде запасного питательного вещества накапливают в разных частях побега или корня крахмал. Основной источник энергии для животных — тоже полисахариды, при расщеплении которых образуется достаточно много энергии. Углеводы в строении клетки играют очень значимую роль. Из хитина состоит покров многих насекомых и ракообразных, муреин — компонент клеточной стенки бактерий, целлюлоза — основа растений. Запасное питательное вещество животного происхождения — это молекулы гликогена, или, как его чаще называют, животного крахмала. Он запасается в отдельных частях организма и выполняет не только энергетическую, но и защитную

функцию от механических воздействий. Для большинства организмов большое значение имеет строение углеводов. Биология каждого животного и растения такова, что требует постоянного неиссякаемого источника энергии. А это могут дать только они, причем больше всего именно в форме полисахаридов. Так, полное расщепление 1 г углевода в результате метаболических процессов приводит к высвобождению 4,1 ккал энергии. Этот максимум не дает больше ни одно соединение. Именно поэтому углеводы обязательно должны присутствовать в рационе любого человека и животного. Растения же заботятся о себе сами: в процессе фотосинтеза они синтезируют внутри себя крахмал и запасают его.

Защитная функция. Для растительных организмов выполняется защитная функция. В этом легко убедиться, если проанализировать качественный состав смолы и камеди, образующейся в месте ранения структуры дерева. По своей химической природе это моносахариды и их производные. Такая вязкая жидкость не позволяет посторонним патогенным организмам проникать внутрь дерева и вредить ему.

Рецепторная функция. Полисахариды и олигосахариды — активные участники транспортных переносов через клеточную мембрану, “стражи”, улавливающие воздействия.

Энергетическая функция. Предоставляет максимум энергии для всех внутриклеточных процессов, а также работы всего организма в целом. Глюкоза является основным источником энергии, высвобождаемой в клетках живых организмов в ходе клеточного дыхания (1 г углеводов при окислении высвобождает 17,6 кДж энергии).

Регуляция осмотического давления. Такой контроль осуществляет глюкоза. Некоторые полисахариды становятся запасным питательным веществом, источником энергии для живых существ.

Строительная функция. Целлюлоза входит в состав клеточных оболочек растений; хитин является структурным компонентом покровов членистоногих и клеточных стенок грибов.

Метаболическая функция. Пентозы участвуют в синтезе нуклеотидов (рибоза входит в состав нуклеотидов РНК, дезоксирибоза — в состав нуклеотидов ДНК), некоторых коферментов (например, НАД, НАДФ, кофермента А, ФАД), АМФ; принимают участие в фотосинтезе (рибулозодифосфат является акцептором CO_2 в темновой фазе фотосинтеза).

Пентозы и гексозы участвуют в синтезе полисахаридов; в этой роли особенно важна глюкоза.

Углеводы с другими высокомолекулярными соединениями. Известна роль углеводов не в чистом виде, а в сочетании с другими молекулами. К ним можно отнести такие самые распространенные,

как гликозаминогликаны, или мукополисахариды, гликопротеины. Строение и свойства углеводов такого вида достаточно сложные, поскольку в комплекс соединяются самые разные функциональные группы. Основная роль молекул этого типа — участие во многих жизненных процессах организмов. Представителями являются гиалуроновая кислота, хондроитинсульфат, гепарин, кератан-сульфат и др. Также существуют комплексы полисахаридов с другими биологически активными молекулами, например, гликопротеиды или липополисахариды. Их существование имеет важное значение при формировании иммунологических реакций организма, так как они входят в состав клеток лимфатической системы.



Проверьте свои знания:



1. Почему глюкозу относят к альдегидоспиртам?
2. Какими свойствами обладают моносахариды?
3. Самые сладкие моносахариды — это...
4. Охарактеризуйте свойства олигосахаридов.
5. Каковы свойства полисахаридов? Проанализируйте.



Дайте подробную характеристику каждой функции углеводов.



Используя учебный материал и дополнительную литературу, заполните в тетради таблицу.

Строение, свойства, функции углеводов

Углевод	Строение	Свойство	Функция



Установите, как изменяются свойства углеводов с увеличением мономеров в полимере.



Подготовьтесь к дискуссии: "Почему из всех органических веществ суточная норма углеводов превышает остальные в несколько раз?"



1. Подготовьте краткое сообщение о значении углеводов в жизни человека.
2. Почему опасна углеводная диета? Дайте аргументированный ответ.

§ 4. РЕДУЦИРУЮЩИЕ И НЕРЕДУЦИРУЮЩИЕ САХАРА

Сегодня на уроке вы:

- изучите редуцирующие и нередуцирующие сахара;
- научитесь с помощью проб определять редуцирующие и нередуцирующие сахара; исследовать восстановительную способность редуцирующих и нередуцирующих сахаров.

Знаете ли вы?

- Какие сахара называются редуцирующими и нередуцирующими? Какой способностью обладают моносахариды и большинство дисахаридов?

Редуцирующие сахара. Слово “*редуцироваться*” в биологии, если перевести буквально, означает стать уменьшенных размеров. Моносахариды и большинство дисахаридов обладают редуцирующей способностью, т. е. легко окисляются, вступают в реакцию восстановления. Все они имеют в своей молекуле карбоксильную группу. Их открытая химическая структура (с двумя кольцами химических веществ) позволяет им расщепляться с удвоенной скоростью дисахаридов.

Этот редуцирующий характер можно продемонстрировать с помощью окислительно-восстановительной реакции, проводимой между ними и сульфатом меди (II). Растворы этой соли имеют синий цвет. После реакции с восстановительным углеводным оксидом меди (I) образуется кирпично-красный цвет. Таким образом, изменение цвета подтверждает, что указанная реакция произошла и что, следовательно, данный углевод редуцирующий. Ученые используют несколько обычных химических составов на определение редуцирующего сахара: самые распространенные — *реакция Бенедикта* и *реакция Фелинга*.

Самыми распространенными сахарами в продуктах питания являются *глюкоза* и *фруктоза* (моносахариды), а в меньшей степени — *лактоза* и *галактоза* (дисахариды). Ряд сахаров, например, сахароза, не относятся к редуцирующим сахарам, но если сахарный раствор нагревается или подкисляется, идет *гидролиз*: сахароза разрушается до глюкозы и фруктозы, а это уже моносахариды. И они редуцируются.

Нередуцирующие сахара. Это углеводы — *полисахариды*. Самой распространенной является *сахароза*. Она имеет закрытую (замкнутую) химическую структуру. У нее несколько химических колец, где открытые атомы используются для связывания структуры в целом и, следовательно, не имеют свободных электронов для отдачи связующей молекуле. Из-за этого во время реакции окисление не наблюдается. Чтобы вызвать разложение,



Рис. 11. Редуцирующие сахара

понадобится гораздо больше времени. У нередуцирующего сахара нет реакционной способности, нет альдегидной группы, поэтому тест Бенедикта дает отрицательный результат. Вы можете наблюдать практические результаты на фото (рис. 11).

1. Раствор сахарозы + 2 капли реактива Бенедикта (отрицательный результат, нередуцированный агент).

2. Раствор фруктозы + 2 капли реактива Бенедикта.

3. Раствор глюкозы + 2 капли реактива Бенедикта.

4. Раствор лактозы + 2 капли реактива Бенедикта.



Лабораторная работа № 1. Исследование восстановительной способности редуцирующих и нередуцирующих сахаров

Цель: определить редуцирующие и нередуцирующие сахара.

Внимание! При всех описанных здесь анализах нагревание следует проводить на водяной бане при температуре кипения воды. Прямое нагревание пробирок на огне недопустимо.

Материалы и оборудование: лакмусовая бумага, пробирки, штатив для пробирок, бунзеновская горелка, пипетки, шпатель, шприц (1 см³), раствор йода в йодистом калии, реактив Бенедикта, хилак форте, гидрокарбонат натрия (питьевая сода), 5%-й раствор гидроксида калия, 1%-й раствор сульфата меди, 1%-й раствор крахмала (желательно из кукурузной муки), 1%-й раствор глюкозы, 2%-й раствор сахарозы (следует использовать химически чистую сахарозу, не содержащую примеси какого-либо редуцирующего сахара), 1%-й раствор лактозы, 1%-й раствор фруктозы, углеводы.

Редуцирующие сахара. К редуцирующим сахарам относятся все моносахариды (например, глюкоза и фруктоза), и некоторые дисахариды (например, мальтоза). Используйте для анализа 0,1—1%-е растворы сахаров. Заполните таблицу в тетради.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Реакция Бенедикта. Влить в пробирку 2 мл раствора редуцирующего сахара. Добавить равное количество раствора Бенедикта. Встряхнуть и осторожно довести до кипения, продолжая непрерывно встряхивать, чтобы жидкость не выбросило из пробирки.		

Реакция Бенедикта

Примечание. Следует соблюдать осторожность, так как смесь при нагревании сильно пузырится. Реакция полуколичественная, иначе говоря, она позволяет лишь грубо оценить количество редуцирующего сахара, присутствующего во взятой пробе. Окраска осадка переходит от... к... с увеличением количества редуцирующего сахара (... цвет — это результат смешения появившегося желтого осадка с синим раствором сульфата меди). Заполните таблицу в тетради.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Реакция Фелинга. Влить в пробирку 2 мл редуцирующего сахара. Добавить 1 мл реактива А Фелинга и 1 мл реактива В Фелинга. Встряхивая, довести до кипения		

Реакция Фелинга

Примечание. Реакция Фелинга не столь удобна, как реакция Бенедикта, потому что реактивы А и В приходится до анализа хранить отдельно. Чувствительность ее также ниже.

Нередуцирующие сахара. Наиболее распространенный из нередуцирующих сахаров — это сахароза, относящаяся к дисахаридам. Если известно, что редуцирующие сахара в исследуемом растворе отсутствуют (т. е. если предыдущая реакция дала для этого раствора отрицательный результат), то появление кирпично-красного осадка в реакции, описанной ниже, свидетельствует о присутствии какого-то нередуцирующего сахара. Если же было показано, что в исследуемом растворе содержатся редуцирующие сахара, то в описанной ниже реакции будет получен более обильный осадок, чем в предыдущей реакции, при наличии в растворе также какого-либо нередуцирующего сахара.

Заполните таблицу в тетради.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Влить в пробирку 2 мл раствора сахарозы. Добавить 1 мл желудочного сока или хилак форте. Кипятить в течение 1 мин. Осторожно нейтрализовать гидрокарбонатом натрия, проверяя лакмусовой бумажкой (осторожно, потому что жидкость вскипает). Провести реакцию Бенедикта		

Нередуцирующие сахара

Крахмал. Растворим в воде очень слабо; образует в ней коллоидные суспензии. Анализ можно проводить как с суспензией, так и с сухим крахмалом.

Заполните таблицу в тетради.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Йодная реакция. Влить в пробирку 2 мл 1%-го раствора крахмала, добавить несколько капель раствора йода. Второй вариант: нанести раствор на сухой крахмал.		
Йодная реакция		

Исследование восстановительной способности редуцирующих и нередуцирующих сахаров

Материалы и оборудование: лотки для выполнения лабораторных опытов; реактивы: кристаллическая глюкоза, раствор глюкозы, лакмус, раствор NaOH, раствор CuSO_4 , Ag_2O в аммиачном растворе, глицерин; химическая посуда, спиртовка. **Углеводы:** фрукты, конфеты, шоколад и т. д.

Вопрос: Какие вещества богаты углеводами?

Рассмотрите схему "Классификация углеводов" (рис. 5). Обратите внимание на происхождение названий. Углеводы часто называют сахаристыми веществами или сахарами.

Вопрос: Глядя на формулы углеводов, ответьте: одинаково ли соотношение H_2 и O_2 в углеводах и воде? На основе этой аналогии русский химик К. Шмидт в 1844 г. предложил термин углевода (углерод и вода), а общая формула углеводов — $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_n$. Итак, важнейшим представителем моносахаридов является глюкоза.

Вопросы: При изучении каких тем в курсе химии и биологии вы встречались с этим веществом? Где встречается глюкоза в природе? Вспомните, какими способами можно получить глюкозу. У вас в лотках — кристаллическое вещество глюкоза и раствор глюкозы. Охарактеризуйте физические свойства глюкозы,

Относительная сладость сахара = 1, глюкозы = 0,7. Молекулярная формула глюкозы $C_6H_{12}O_6$ показывает, что в молекуле должны быть кислородосодержащие, функциональные группы. Но прежде чем перейти к строению молекулы, мы с вами проведем лабораторные опыты.

Задание 1. Испытайте раствор глюкозы на кислотные свойства лакмусом. — Результат...

Задание 2. Как опытным путем доказать, что выданное вам вещество — глицерин? Прделайте подобный опыт с раствором глюкозы. Сделайте на основании наблюдений вывод.

Задание 3. Работа с учебником. Познакомьтесь с изомером глюкозы — фруктозой, запишите формулу, сделайте вывод, определите химические свойства. Глюкоза — необходимый компонент пищи, один из главных участников обмена веществ в организме, очень питательна и легко усваивается. При ее окислении выделяется больше трети используемой в организме энергии. Ресурс — жиры, но роль жиров и глюкозы в энергетике разных органов различна. Сердце в качестве топлива использует жирные кислоты. Скелетным мышцам глюкоза нужна для "запуска", а нервные клетки, в том числе и клетки головного мозга, работают только на глюкозе. Их потребность составляет 20—30% вырабатываемой энергии. Нервным клеткам энергия нужна каждую секунду, а глюкозу организм получает при приеме пищи.

Заключение...

§ 5. СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЛИПИДОВ

Сегодня на уроке вы:

- изучите структурные компоненты липидов;
- научитесь описывать химическое строение и функции жиров.

Знаете ли вы?

- Какое количество жирных кислот входит в ткани человека? Какие жирные кислоты относятся к насыщенным и ненасыщенным? Какие жиры относятся к сложным?

Ключевые понятия:

- насыщенные
- ненасыщенные жирные кислоты
- сложные липиды
- высшие кислоты
- жирные кислоты

Установлено, что в состав липидов входят **карбоновые кислоты** предельного и непредельного ряда. Эти кислоты являются монокарбоновыми, имеют в своем составе углеводородную цепь преимущественно нормального (неразветвленного) строения с четным числом атомов углерода и могут содержать другие функциональные группы,

например, ОН. Исключение составляют **изовалериановая кислота** и некоторые циклические кислоты, которые содержатся в довольно редко

встречающихся липидах. Натуральные и синтетические *алифатические кислоты* иногда называют “жирными”, а длинноцепочечные (от C₁₅ и выше) — “высшими”. В тканях человека и животных присутствуют около 70 жирных кислот, но биологическое значение имеют не более 20.

Несмотря на большое разнообразие жирных кислот, в состав липидов в основном входят кислоты, содержащие 16, 18, 20 и 22 атома углерода, т. е. высшие. Наиболее распространенными являются *пальмитиновая* и *стеариновая кислоты*, которые входят в состав твердых жиров и некоторых твердых растительных масел (пальмовое масло, масло какао). В жидких растительных маслах они содержатся в значительно меньших количествах, при этом доминирующей является пальмитиновая кислота. В сливочном масле содержатся *карбоновые кислоты*, имеющие в углеводородном радикале циклогексановое кольцо. Низкомолекулярные жирные кислоты встречаются реже (табл. 1).

Таблица 1

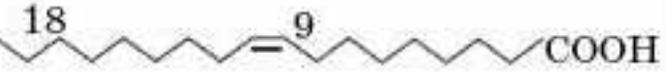
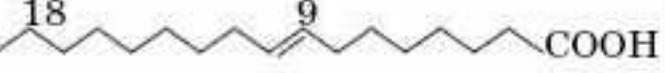
Важнейшие насыщенные жирные кислоты, входящие в состав липидов

Название кислоты		Число атомов углерода	Формула	Т. пл., °С
тривиальное	систематическое			
Масляная	Батановая	4	CH ₃ (CH ₂) ₂ COOH	-8
Капроновая	Гексановая	6	CH ₃ (CH ₂) ₄ COOH	-2
Каприловая	Октановая	8	CH ₃ (CH ₂) ₆ COOH	16
Каприновая	Декановая	10	CH ₃ (CH ₂) ₈ COOH	31,5
Лауриновая	Додекановая	12	CH ₃ (CH ₂) ₁₀ COOH	44
Миристиновая	Тетрадекановая	14	CH ₃ (CH ₂) ₁₂ COOH	54
Пальмитиновая	Гексадекановая	16	CH ₃ (CH ₂) ₁₄ COOH	64
Стеариновая	Октадекановая	18	CH ₃ (CH ₂) ₁₆ COOH	70
Арахидиновая	Эйкозановая	20	CH ₃ (CH ₂) ₁₈ COOH	78,5

Ненасыщенные кислоты встречаются в составе липидов чаще, чем насыщенные. Число атомов углерода в ненасыщенных кислотах липидов бывает различным, но преобладающими являются кислоты с 18 и 20 атомами углерода. Ближайшая к карбоксильной группе двойная связь обычно находится между 9 и 10 атомами углерода. В полиеновых кислотах двойные связи отделены друг от друга *метиленовой группой*. Наличие двойной связи исключает свободное вращение заместителей, что приводит к существованию у ненасыщенных кислот геометрических (цис- и транс-) изомеров. В природных липидах ненасыщенные (моно- и полиеновые) кислоты почти всегда содержатся в *цис-конфигурации*. Это объясняется тем, что цис-конфигурация способствует более плотной упаковке углеводородных цепей при формировании липидного слоя клеточных мембран. Кислоты, содержащие в радикале тройные связи, встречаются довольно редко (табл. 2).

Таблица 2

Основные ненасыщенные кислоты, входящие в состав липидов

Название кислоты		Число атомов углерода и двойных связей	Формула	Т. пл., °С
тривиальное*	систематическое**			
Пальмитолеиновая	9-гексадеценовая	C _{16:1}		-0,5
Олеиновая	9-октадеценовая	C _{18:1}		14
Элаидиновая	транс-9-октадеценовая	C _{18:1}		52
Линолевая	9, 12-октадекадиеновая	C _{18:2}		-5
Линоленовая	9, 12, 15-октадекатриеновая	C _{18:3}		-11
Арахидоновая	5,8,11,14-эйкозатетраиновая	C _{20:4}		-49,5

Из всех непредельных кислот, содержащихся в природных липидах, наиболее распространена *олеиновая кислота*. Во многих липидах ее содержание превышает 50%. Также широко распространены *линолевая* и *линоленовая кислоты*: в заметных количествах они содержатся в растительных маслах, а для животных организмов являются незаменимыми.

В состав липидов входят *одно-, двух- и многоатомные спирты*. Эти спирты могут быть как насыщенными, так и ненасыщенными, но в основном они содержат неразветвленный углеводородный фрагмент и четное число атомов углерода.

Одноатомные спирты, выделенные из липидов путем их гидролиза, имеют в своем составе предельный длинноцепочечный радикал и содержат гидроксильную группу в положении 1. Такие спирты получили название "*высших*". Некоторые из них приведены в таблице 3.

Таблица 3

Одноатомные спирты, входящие в состав липидов

Название спиртов		Формула
Тривиальное	Систематическое	
1	2	3
цетиловый	гексадеканол-1	C ₁₆ H ₃₃ OH
стеариловый	октадеканол-1	C ₁₈ H ₃₇ OH

* Включена для сравнения

** Для цис-изомеров

1	2	3
мелиссовый	триаконтанол-1	$C_{30}H_{61}OH$
мирициловый	гептриаконтанол-1	$C_{31}H_{63}OH$

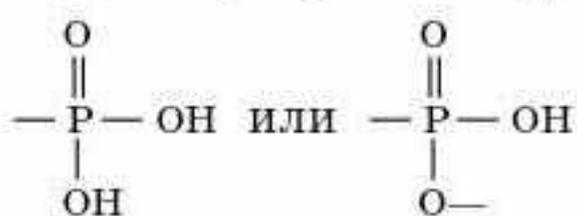
В состав природных липидов чаще всего входят *цетиловый, стеариловый, мелиссовый и мирициловые спирты*. Наиболее богаты высшими спиртами воски.

Большинство природных липидов относятся к *глицеролипидам*, т. е. являются производными трехатомного спирта — глицерина.

В состав природных липидов могут также входить другие линейные (этиленгликоль, пропандиолы, бутандиолы) и циклические полиолы (инозит).

Кроме отмеченных полиолов, в состав липидов могут входить аминоспирты, различающиеся длиной, строением и степенью ненасыщенности углеводородной цепи. Наиболее известным из таких аминоспиртов является *сфингозин* — *ненасыщенный двухатомный спирт* с длиной цепи C_{18} и его *насыщенный аналог* — *сфинганин*.

Остатки фосфорной и алкилфосфоновой кислот входят в состав фосфолипидов и фосфолипидов:



Остаток фосфорной кислоты



Остаток алкилфосфоновой кислоты, где R — углеводородный радикал

Примерами азотистых оснований, входящих в состав некоторых липидов, нефти, являются аминоспирты и α -аминокислоты (табл. 4):

Таблица 4

2-аминоэтанол (коламин)	$\text{HO}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2$
триметил-2-гидроксиэтиламмоний (холин)	$\begin{array}{c} \text{CH}_3 \\ \\ \text{HO}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{N}^+-\text{CH}_3 \\ \\ \text{CH}_3 \end{array}$
2-амино-3-гидроксипропановая кислота (серин)	$\begin{array}{c} \text{CH}_3-\text{CH}-\text{C} \\ \quad \quad \parallel \\ \text{OH} \quad \text{NH}_2 \quad \text{O} \\ \quad \quad \quad \backslash \\ \quad \quad \quad \text{OH} \end{array}$

Составными частями некоторых липидов (гликолипидов) являются моносахариды или олигосахариды.

Интересно знать!

Полезные жиры. Полиненасыщенные жиры — это омега-6, находящиеся в соевых бобах, семенах кунжута и подсолнечника, большинстве орехов, кукурузе; омега-3 жиры, обнаруженные в жирных рыбах, таких как лосось, макрель, форель, сельдь, сардины и тунец, и в льняном масле.



Проверьте свои знания:



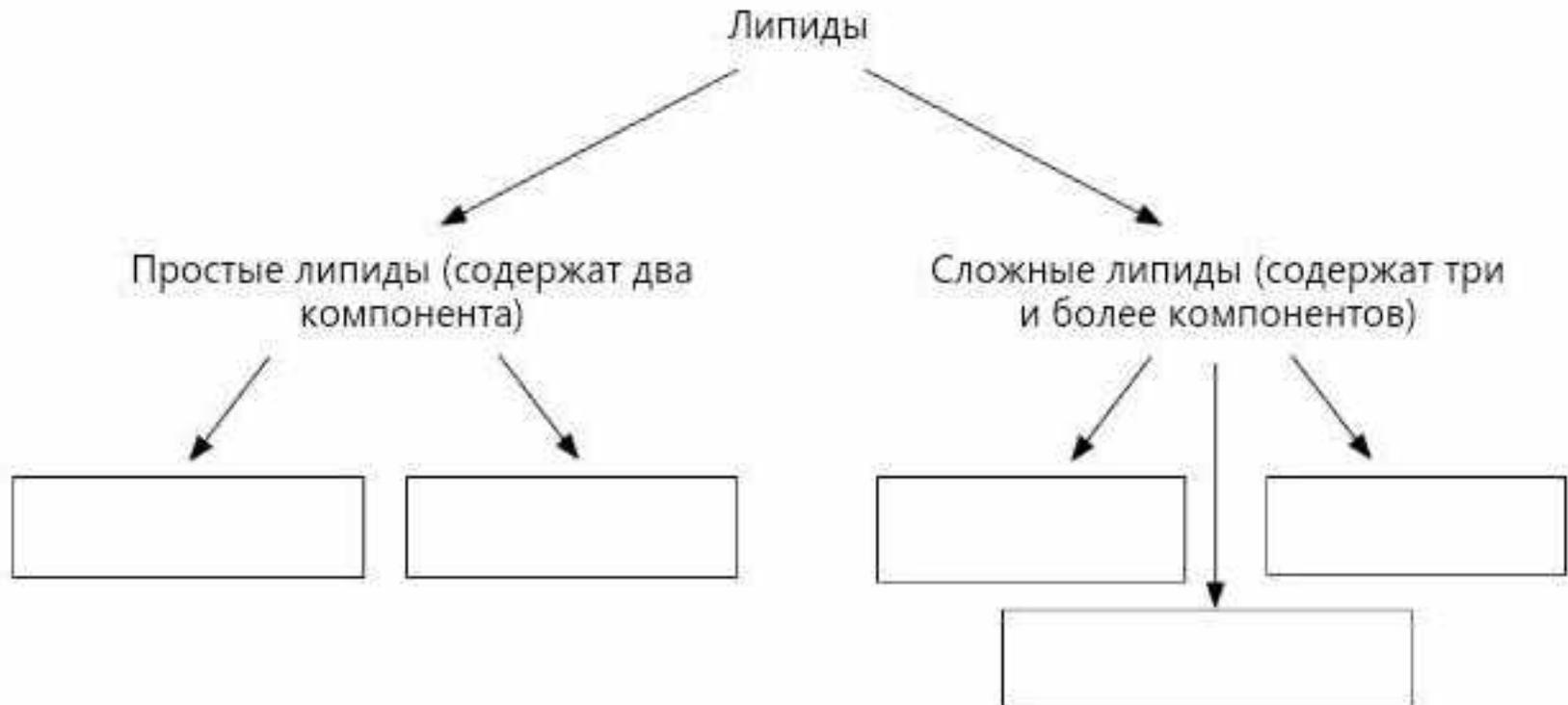
1. Какие жирные кислоты входят в состав липидов?
2. Какие кислоты называются "жирными", а какие — "вышшими"?
3. Какие жирные кислоты входят в состав растительных жиров? Охарактеризуйте. Приведите примеры растительных жиров.
4. Какие жирные кислоты входят в состав животных жиров? Дайте краткую характеристику животным жирам.
5. Какие спирты входят в состав природных жиров? Приведите примеры.
6. К каким жирам относятся гликолипиды, фосфолипиды, гликопротеиды?



Чем отличаются аминоспирты?



Используя учебный материал и дополнительную литературу, заполните в тетради схему.



Распределите перечисленные вещества на две группы. Назовите эти группы. Вещества: жирные кислоты, сфинголипиды, жирные спирты, триглицериды, воска, фосфолипиды, гликолипиды, стероиды.

§ 6. СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ ЖИРОВ

Сегодня на уроке вы:

- изучите свойства и функции жиров;
- научитесь описывать функции жиров.

Знаете ли вы?

- Какое общее свойство для всех жиров? Отличается ли энергетическая ценность насыщенных и ненасыщенных жиров? Какова суточная норма жиров для человека? В чем важная полезность жиров для человека, животных, растений?

Свойства жиров. Общими свойствами для всех жиров является их *гидрофобность*.

Основные органические соединения, которые содержатся во всех продуктах питания и которые необходимы организму, — это белки, жиры и углеводы. Знать их свойства и функции необходимо каждому человеку — зачастую именно неправильное питание является ключевым фактором, из-за которого у него отсутствует жизненный тонус (или же имеется, но слишком низкий).

Функции жиров. Соединения, называемые жирами, состоят из глицерина и жирных кислот. Они являются одним из главных составляющих человеческих клеток (вместе с углеводами и белками). Многие считают, что жиры — это самый первый враг для организма. На самом деле действительно вредной является только определенная их категория. Жиры являются столь же необходимым для организма компонентом, как и белок или углевод, поэтому их исключение из рациона приведет к негативным последствиям.

Функции жировых соединений в человеческом организме. Каковы же функции жиров в организме и что делает их столь важной и незаменимой частью нашего рациона?

1. *Энергетическая.* Жиры являются самым легкодоступным источником “энергии”: в 1 грамме содержится около 39,1 кДж энергии. Для сравнения: в белках и углеводах их примерно в 2 раза меньше.

2. *Защитная функция.* Между каждым внутренним органом в организме существует защитная прослойка, которая предохраняет его от повреждений. Примерно на треть она

Ключевые понятия:

- гидрофобность
- насыщенные жиры
- ненасыщенные жиры
- функции жиров



Рис. 12. Продукты, содержащие легкоплавкие и тугоплавкие жиры

состоит именно из жировых клеток. Подкожная жировая клетчатка защищает от переохлаждения и является амортизатором при соприкосновении с твердыми телами.

3. Транспортная функция. “Доставка” в нужные органы витаминов — вот одна из ключевых задач жировых клеток. В первую очередь они отвечают за транспортировку витаминов групп А, D, Е, К. Вдобавок они принимают участие и в транспортировке всех других веществ.

4. Выработка гормонов. Выработка практически каждого гормона требует участия жировых клеток.

5. Поддержание и участие в работоспособности иммунной системы.

6. Эндогенная функция. Окисление одного килограмма жира освобождает более литра воды, что необходимо для животных, залегающих в спячку или совершающих длительные переходы с ограничением воды (верблюды).

7. Запасяющая функция — хранение энергетических запасов в виде подкожного жира, который будет использоваться в случае дефицита питательных веществ.

Кроме того, жировые соединения принимают участие во множестве других процессов, являясь незаменимым компонентом, в котором нуждается организм человека.

Недостаточное количество жиров в рационе очень быстро отразится на состоянии здоровья. Например, во время тренировок снижается выработка тестостерона и ухудшается анаболизм мышечных волокон (мышцы замедляют свой рост). Вдобавок ухудшаются общее состояние и работа иммунной системы.

Суточная норма. В сутки человеческому организму требуется определенное количество жиров.

Определить эту норму можно по формуле: жиры должны составлять примерно 10% от суточного количества потребляемых калорий. К примеру, за день вы получаете 3600 калорий (такое число взято для простоты расчетов):

1. Определим, сколько калорий составляют 10% от общего количества: $3600 \cdot 0,1 = 360$.

2. Поскольку 1 грамм жиров = 9 калориям, то $360 : 9 = 40$.

Итого: суточный рацион должен включать около 40 грамм жиров.

Эта формула одинаково актуальна как для тех, кто активно нагружает свой организм тренировками, так и для людей, ведущих неспортивный образ жизни.

Однако следует помнить, что существует и максимальный предел: если количество жиров будет составлять около 25—30% от потребляемых калорий — эффект будет отрицательным. Ухудшение иммунитета и работоспособности, быстрая усталость, ускорение появления жировых отложений — неполный перечень последствий такой “диеты”.

Теперь развеим миф о том, что жиры в рационе — главная причина ожирения. На самом деле причиной набора лишних килограммов является вовсе не наличие в меню жировых соединений — ведь свойства жиров делают их незаменимой частью в рационе, и обойтись без них никак нельзя — отложение излишков происходит из-за избыточного количества калорий. То есть если за сутки человек будет получать те же 3600 калорий, а расходовать 3000, то оставшиеся 600 будут накапливаться в организме. Таким образом, *основная причина ожирения — избыточное потребление калорий*. Помните об этом при составлении собственного меню — функции жиров не позволяют исключать их из рациона без вреда для организма. Следует обращать внимание в первую очередь на количество калорий (потребляемое и расходуемое) — зачастую проблема кроется именно в их соотношении.

Разновидности жиров. Условно все существующие жировые соединения можно разделить на три категории: *насыщенные, ненасыщенные, трансжиры*.

Насыщенные жиры. Эта категория относится к разряду “плохих” жиров. Вред их заключается в повышении уровня холестерина в крови и в повышении риска развития проблем с сердечно-сосудистой системой. Они же способствуют появлению злокачественных опухолей.

Следует отметить, что вредны не свойства жиров, относящихся к этой категории, а то, что человек потребляет их в слишком больших количествах. Насыщенные жиры содержатся в следующих продуктах питания: молочные продукты, сало, мясо, кондитерские изделия и др. (рис. 13). Такие продукты, как молочные и мясные, являются полезными, но, в то же время, желательно отдавать предпочтение тем, которые содержат в себе минимальное количество жиров.



Рис. 13. Продукты, содержащие насыщенные жиры

Ненасыщенные жиры. Продукты, относящиеся к этой категории, содержат “полезные” жиры. Их молекулы, соответственно, не полностью насыщены водородом. Ненасыщенные жирные кислоты полезны для сердечно-сосудистой системы.

Ненасыщенными жирами богаты рыба, орехи и растительные масла (рис. 12, 14). Сюда же относится и омега-3 жирные кислоты (напомним: ненасыщенные жирные кислоты — не



Рис. 14. Продукты, содержащие ненасыщенные жиры

вырабатываемые организмом). Рекомендуется периодически принимать специальные добавки, которые их содержат, — это положительно скажется на общем состоянии организма.

Трансжиры — это жиры, получаемые при нагревании растительного жира до высоких температур и используемые в пищевой промышленности в первую очередь для того, чтобы увеличивать сроки хранения продуктов питания. К примеру, шоколадный батончик без добавления подобных веществ может храниться до двух недель. А если при его изготовлении были использованы трансжиры, сроки хранения возрастают до нескольких месяцев. Конечно, для пищевой промышленности это выгодно, а вот для потребителей — наоборот.

В больших количествах трансжиры содержатся в различных соусах, маргарине, маслосаменителях, жирных сладостях — в тортах, печенье, а также кетчупе.



Проверьте свои знания:



1. Какими свойствами обладают жиры?
2. Назовите функции жиров. Дайте каждой функции биологическое обоснование.
3. Какие жиры относятся к насыщенным?



Охарактеризуйте ненасыщенные и насыщенные жирные кислоты.



Дайте характеристику набору блюд (1–3):



1



2



3



1. Пользуясь учебным материалом и дополнительной литературой, назовите активные органические вещества организма человека, имеющие липидную природу. Какова их роль?
2. Какую роль могли сыграть молекулы липидов в появлении определенной автономности такой биологической структуры, как клетка?



Дайте характеристику утверждению: "Фосфолипиды — сложные эфиры глицерина (глицерола) и жирных кислот".



У больного желчекаменной болезнью при зондировании 12-перстной кишки установлена задержка оттока желчи из желчного пузыря. Нарушается ли при этом расщепление липидов в желудочно-кишечном тракте? Обоснуйте.

§7. КЛАССИФИКАЦИЯ БЕЛКОВ ПО СОСТАВУ (ПРОСТЫЕ, СЛОЖНЫЕ) И ПО ФУНКЦИЯМ

Сегодня на уроке вы:

- изучите классификацию белков по их структуре, составу и функциям;
- научитесь классифицировать белки по их структуре, составу и функциям.

Знаете ли вы?

- Какими бывают белки по форме? Какие белки называются сложными? Почему белки называют основой жизни? Какую роль в клетках играют сложные белки?

Существуют несколько подходов к классификации белков: по форме белковой молекулы, по составу белка, по функциям.

Классификация по форме белковых молекул. По форме белковых молекул различают *фибриллярные белки* и *глобулярные белки* (рис. 15).

Ключевые понятия:

- фибриллярные белки
- глобулярные белки
- простые белки
- сложные белки
- функции белков

Фибриллярные белки представляют собой длинные нитевидные молекулы, полипептидные цепи которых вытянуты вдоль одной оси и скреплены друг с другом поперечными сшивками. Эти белки отличаются высокой механической прочностью, нерастворимы в воде. Они выполняют главным образом структурные функции: входят в состав сухожилий и связок (коллаген, эластин), образуют волокна шелка и паутины (фиброин), волосы, ногти, перья (кератин).

В *глобулярных белках* одна или несколько полипептидных цепей свернуты в плотную компактную структуру — клубок. Эти белки, как правило, хорошо растворимы в воде. Их функции многообразны. Благодаря им осуществляются многие биологические процессы, о чем подробнее будет изложено ниже.

Классификация по составу белковой молекулы. Белки по составу можно разделить на две группы: *простые* и *сложные белки*. Простые белки состоят только из аминокислотных остатков и не содержат других химических составляющих. Сложные белки, помимо полипептидных цепей, содержат другие химические компоненты.

К простым белкам относятся РНКаза и многие другие ферменты. Фибриллярные белки, или *коллаген*, *кератин*, *эластин*, по своему составу являются простыми. Запасные белки растений, содержащиеся в семенах злаков, — *глютелины* и *гистоны* — белки, формирующие структуру хроматина, также принадлежат к простым белкам.

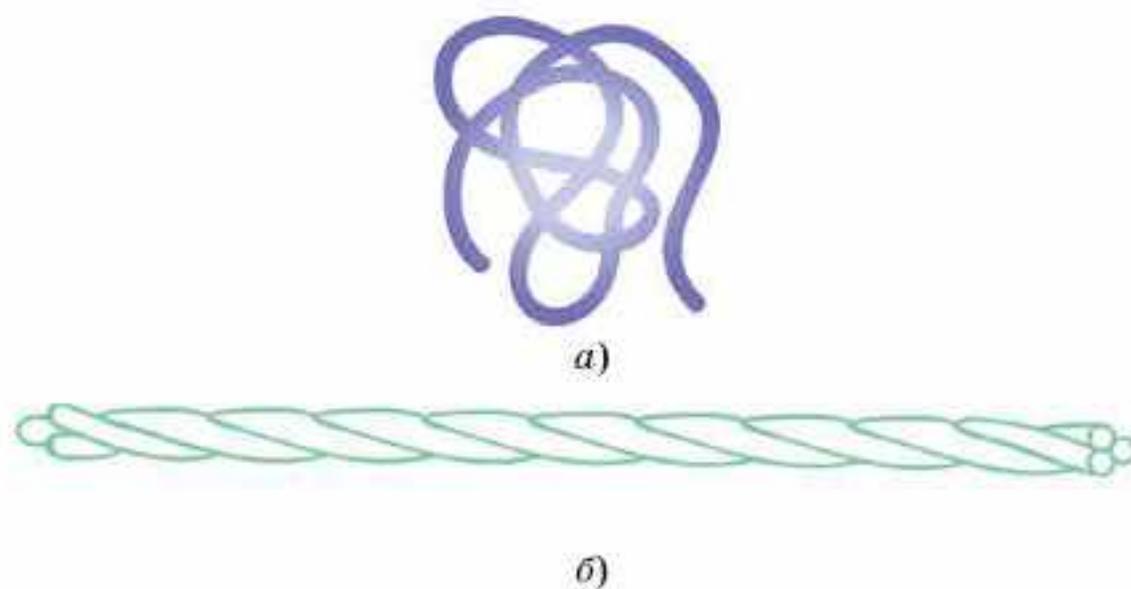


Рис. 15. Форма белковых молекул:
а — глобулярный белок, *б* — фибриллярный белок

Среди сложных белков различают *металлопротеины*, *хромопротеины*, *фосфопротеины*, *гликопротеины*, *липопротеины* и др. Рассмотрим эти группы белков подробнее.

Металлопротеины. К металлопротеинам относят белки, в составе которых имеются ионы металлов. В их молекулах встречаются такие металлы, как медь, железо, цинк, молибден, марганец и др. Некоторые ферменты по своей природе являются металлопротеинами.

Хромопротеины. В составе хромопротеинов в качестве простетической группы присутствуют окрашенные соединения. Типичными хромопротеинами являются зрительный белок *родопсин*, принимающий участие в процессе восприятия света, и белок крови *гемоглобин* (Hb), четвертичная структура которого рассмотрена в следующем параграфе. В состав гемоглобина входит *гем*, представляющий собой плоскую молекулу, в центре которой расположен ион Fe^{2+} . При взаимодействии гемоглобина с кислородом образуется *оксигемоглобин*.

Гемоглобин и другие гем-содержащие белки (миоглобин, цитохромы) называют еще *гемопротеинами* — из-за наличия в их составе гема.

Фосфопротеины. Фосфопротеины в своем составе содержат остатки фосфорной кислоты, связанные с гидроксильной группой аминокислотных остатков сложноэфирной связью (рис. 16).

К фосфопротеинам относится белок молока *казеин*. В его состав входят не только остатки фосфорной кислоты, но и ионы кальция.

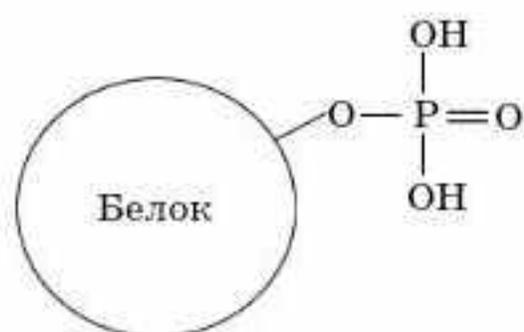


Рис. 16. Фосфопротеин

Фосфор и кальций необходимы растущему организму в больших количествах, в частности, для формирования скелета.

Липопротеины. К липопротеинам относятся белки, содержащие ковалентно связанные липиды. Эти белки встречаются в составе клеточных мембран. Липидный (гидрофоб-

ный) компонент удерживает белок в мембране (рис. 17, 19).

К липопротеинам относят также белки крови, участвующие в транспорте липидов и не образующие с ними ковалентную связь.

Гликопротеины. Гликопротеины содержат в качестве простетической группы ковалентно связанный углеводный компонент. Гликопротеины разделяют на *истинные гликопротеины* и *протеогликаны*. Углеводные группировки истинных гликопротеинов содержат обычно до 15—20 моносахаридных компонентов, у протеогликанов они построены из очень большого числа моносахаридных остатков (рис. 18).

Гликопротеины широко распространены в природе. Они встречаются в секретах (слюне и т. д.), в составе клеточных мембран, клеточных стенок, межклеточного вещества, соединительной ткани и т. д. Многие ферменты и транспортные белки являются гликопротеинами.

Классификация по функциям. По выполняемым функциям белки можно разделить на *структурные, питательные и запасные белки, сократительные, транспортные, каталитические, защитные, рецепторные, регуляторные* и др.

1. **Структурные белки.** К структурным белкам относятся коллаген, эластин, кератин, фиброин. Белки принимают участие в формировании клеточных мембран, в частности, могут образовывать в них каналы или выполнять другие функции.

2. **Питательные и запасные белки.** Питательным белком является казеин, основная функция которого заключается в обеспечении расту-

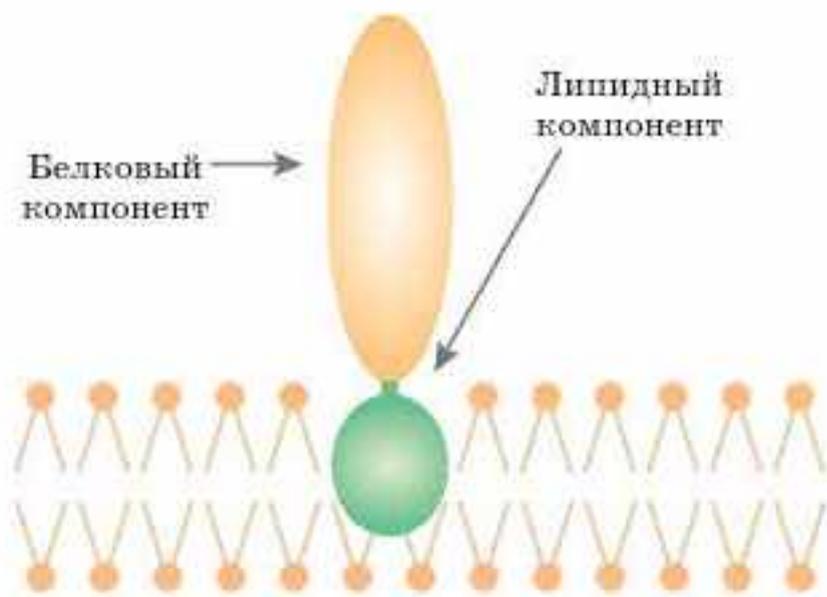


Рис. 17. Липопротеины в клеточной мембране

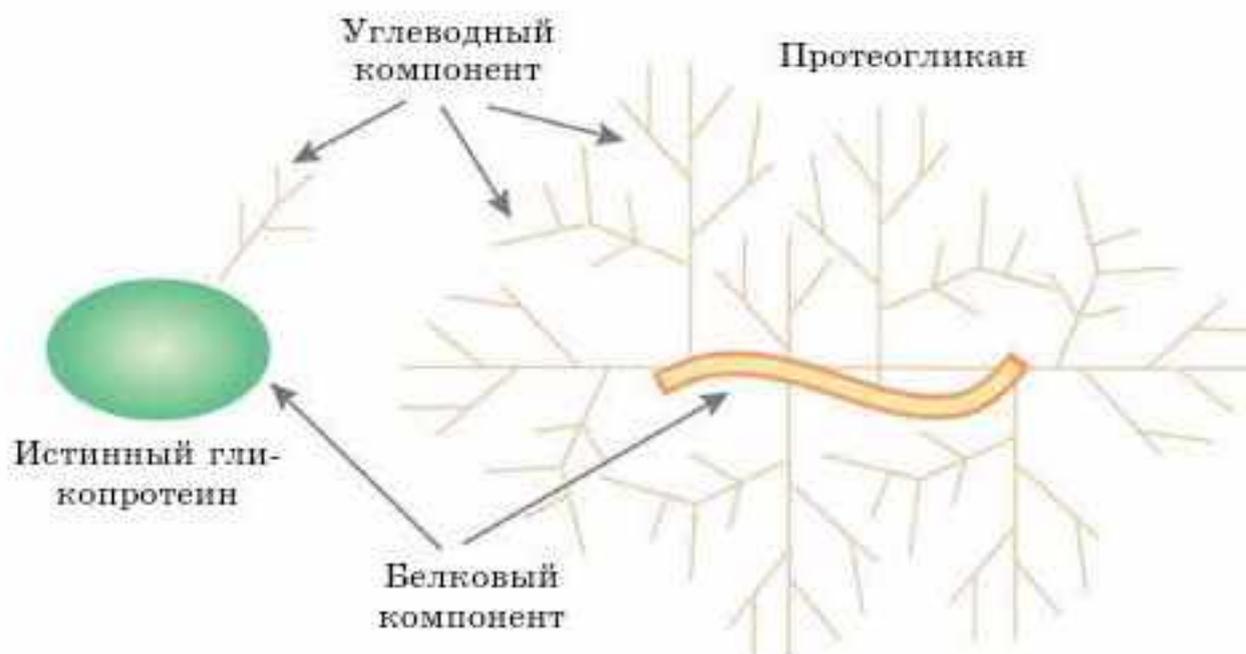


Рис. 18. Гликопротеины

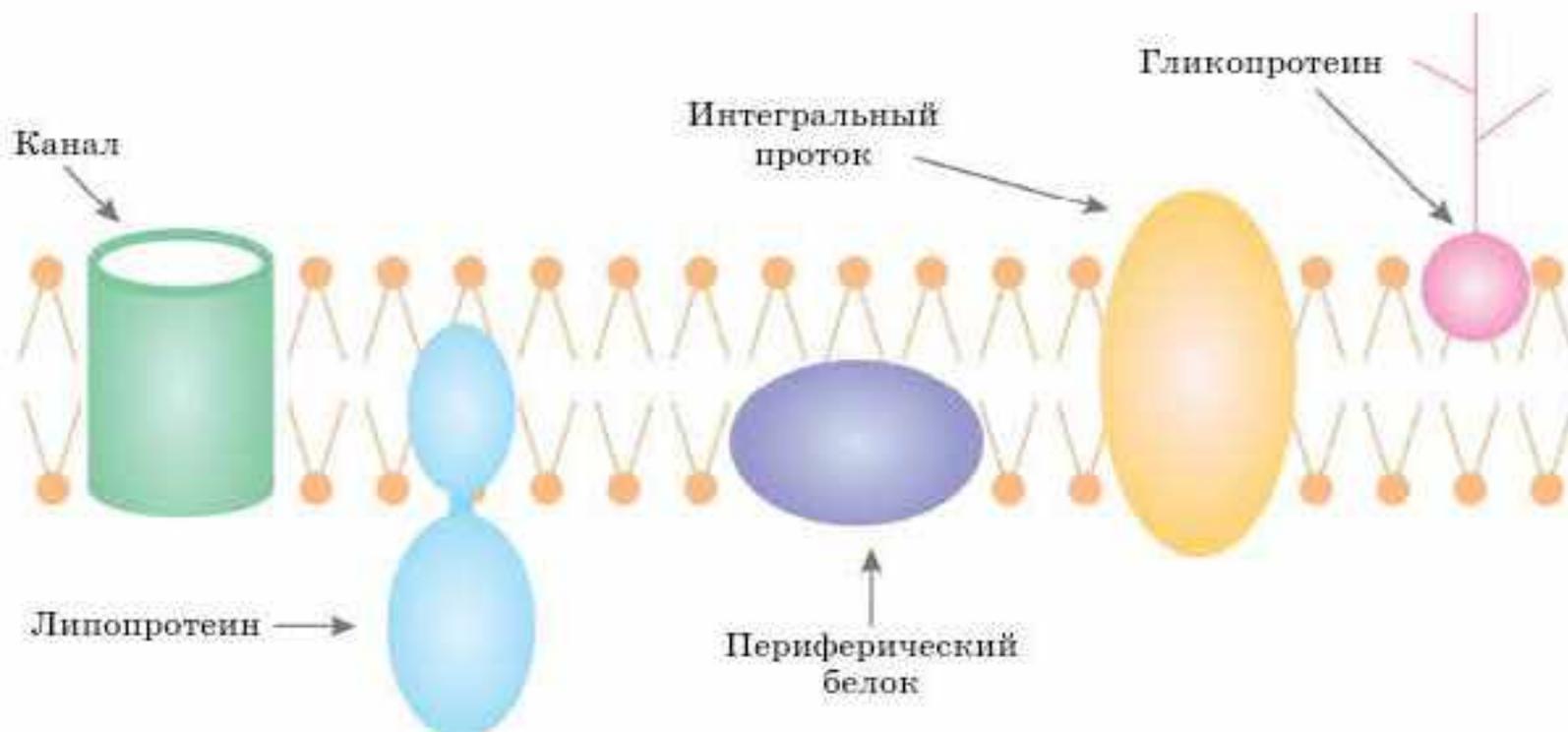


Рис. 19. Клеточная мембрана

щего организма аминокислотами, фосфором и кальцием. К запасным белкам относятся: яичный белок, белки семян растений. Эти белки потребляются во время развития зародышей. В организме человека и животных белки в запас не откладываются, они должны систематически поступать с пищей, в противном случае может развиваться дистрофия.

3. *Сократительные белки.* Сократительные белки обеспечивают работу мышц, движение жгутиков и ресничек у простейших, изменение формы клеток, перемещение органелл внутри клетки. Такими белками являются *миозин* и *актин*. Эти белки присутствуют не только в мышечных клетках, их можно обнаружить в клетках практически любой ткани животных.

4. *Транспортные белки.* Гемоглобин, рассмотренный в начале параграфа, является классическим примером транспортного белка. В крови присутствуют и другие белки, обеспечивающие транспорт липидов, гормонов и иных веществ. В клеточных мембранах находятся белки, способные переносить через мембрану глюкозу, аминокислоты, ионы и некоторые другие вещества (рис. 19). На рисунке 20 схематически показана работа переносчика глюкозы.

5. *Белки-ферменты.* Каталитические белки, или ферменты, представляют собой самую многообразную группу белков. Почти все хими-

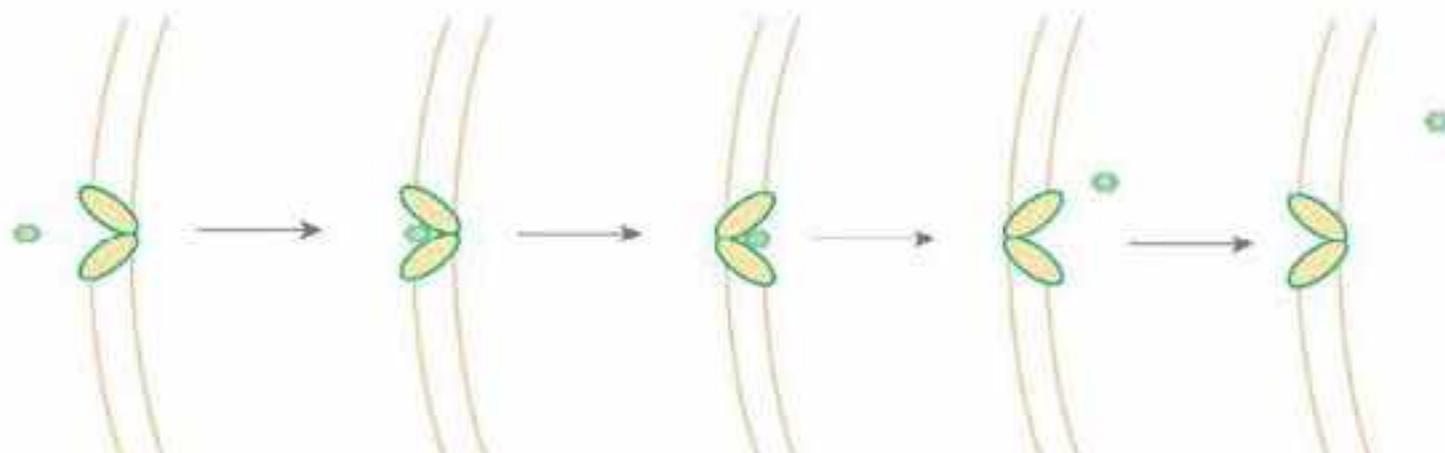


Рис. 20. Транспорт глюкозы через клеточную мембрану

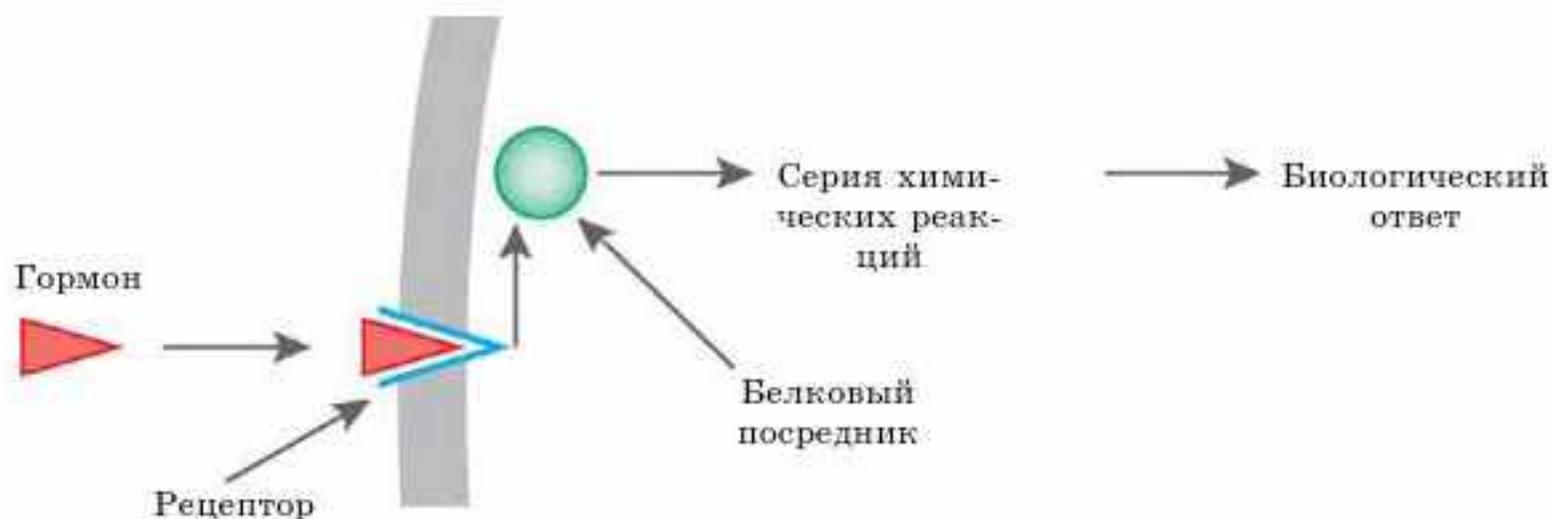


Рис. 21. Передача внешних сигналов в клетку

ческие реакции, происходящие в организме, протекают при участии ферментов. К настоящему времени открыто несколько тысяч ферментов. Более подробно они будут рассмотрены в следующих параграфах.

6. *Защитные белки.* К этой группе относятся белки, защищающие организм от вторжения других организмов или предохраняющие его от повреждений. *Иммуноглобулины*, или антитела, способны распознавать проникшие в организм бактерии, вирусы или чужеродные белки, связываться с ними и способствовать их обезвреживанию.

Другие компоненты крови — *тромбин* и *фибриноген* — играют важную роль в процессе свертывания крови. Они предохраняют организм от потери крови при повреждении сосудов. Под действием тромбина от молекул фибриногена отщепляются фрагменты полипептидной цепи, в результате этого образуется *фибрин*: фибриноген → фибрин.

Образовавшиеся молекулы фибрина агрегируют, формируя длинные нерастворимые белковые нити. Сгусток крови вначале является рыхлым, затем он стабилизируется за счет межцепочечных сшивок. Всего в процессе свертывания крови участвуют около 20 белков. Нарушения в структуре их генов является причиной такого заболевания, как *гемофилия* — *сниженная свертываемость крови*.

7. *Рецепторные белки.* Клеточная мембрана является препятствием для многих молекул, в том числе и для молекул, предназначенных для передачи сигнала внутрь клеток. Тем не менее, клетка способна получать сигналы извне благодаря наличию на ее поверхности специальных *рецепторов*, многие из которых являются белками. Сигнальная молекула, например, гормон, взаимодействуя с рецептором, образует гормон-рецепторный комплекс, сигнал от которого передается далее, как правило, на белковый посредник. Последний запускает серию химических реакций, результатом которых является биологический ответ клетки на воздействие внешнего сигнала (рис. 21).

8. *Регуляторные белки.* Белки, участвующие в управлении биологическими процессами, относят к регуляторным белкам. К ним принадлежат некоторые *гормоны*. *Инсулин* и *глюкагон* регулируют уровень

глюкозы в крови. Гормон роста *соматотропин*, определяющий размеры тела, и *паратиреоидный гормон*, регулирующий обмен фосфатов и ионов кальция, являются регуляторными белками. К этому классу белков принадлежат и другие протеины, участвующие в регуляции обмена веществ.



Проверьте свои знания:



1. Какими бывают белки по форме?
2. Какие группы белков выделяют?
3. Какие характеристики лежат в основе данной классификации?
4. Как характеризуются простые белки? Приведите примеры простых белков.
5. Назовите функции простых белков.
6. Назовите функции сложных белков.



Охарактеризуйте сложные белки. Приведите примеры сложных белков. Где они встречаются?



Заполните в тетради схему "Функции белков".



"Функции белков".

Дополните пропущенные слова:

1. Структурная функция белков проявляется в том, что...
2. Рецепторная функция белков проявляется в том, что...
3. Регуляторная функция белков проявляется в том, что...
4. Каталитическая функция белков проявляется в том, что...
5. Транспортная функция белков проявляется в том, что...
6. Двигательная функция белков проявляется в том, что...
7. Энергетическая функция белков проявляется в том, что...
8. Запасающая функция белков проявляется в том, что...
9. Защитная функция белков проявляется в том, что...

Интересно знать!

В плазме некоторых антарктических рыб содержатся белки со свойствами антифриза, предохраняющие рыб от замерзания, а у ряда насекомых в местах прикрепления крыльев находится белок резилин, обладающий почти идеальной эластичностью. В одном из африканских растений синтезируется белок монеллин с очень сладким вкусом.

§8. СТРОЕНИЕ И УРОВНИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ БЕЛКОВ

Сегодня на уроке:

- вы изучите строение и уровни структурной организации белков;
- научитесь определять уровни организации белков.

Знаете ли вы?

- Сколько аминокислот участвуют в биосинтезе полноценного белка? Что собой представляет линейная структура белка? Между чем возникают связи, которые поддерживают вторичную структуру белка? Каков самый высокий уровень организации белковой молекулы? При каком уровне организации белок может выполнять функции?

Белки — это макромолекулы, являющиеся основой жизни. Мономерами белков являются 20 разных аминокислот.

Первичная структура белка определяется генотипом. Вторичная, третичная и четвертичная структурные организации зависят от первичной структуры.

Все биологические катализаторы — ферменты — имеют белковую природу. Белковые молекулы обеспечивают иммунологическую защиту организма от чужеродных веществ.

Принято выделять четыре уровня структурной организации белковой молекулы: первичная, вторичная, третичная и четвертичная структуры. Рассмотрим особенности каждого из этих уровней.

Первичной структурой белка называют последовательность чередования аминокислот в полипептидной цепи. Эту структуру формируют пептидные связи между α -амино- и α -карбоксильными группами аминокислот (рис. 22, 23).

Аминокислоты соединяются друг с другом посредством пептидной связи. Эта связь образуется путем выделения молекулы воды при взаимодействии аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной

Ключевые понятия:

- первичная
- вторичная
- третичная
- четвертичная структура белка

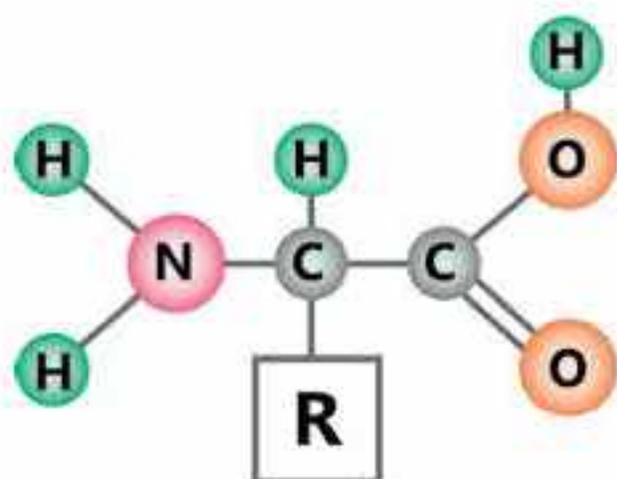


Рис. 22. Аминокислота

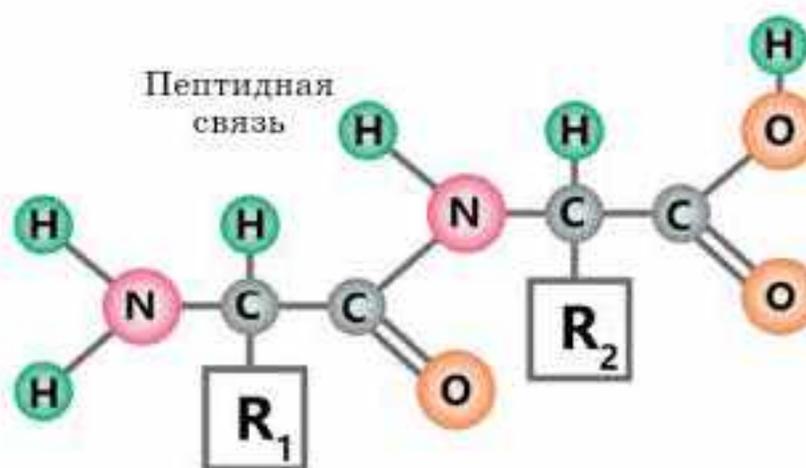


Рис. 23. Пептидная связь. Дипептид

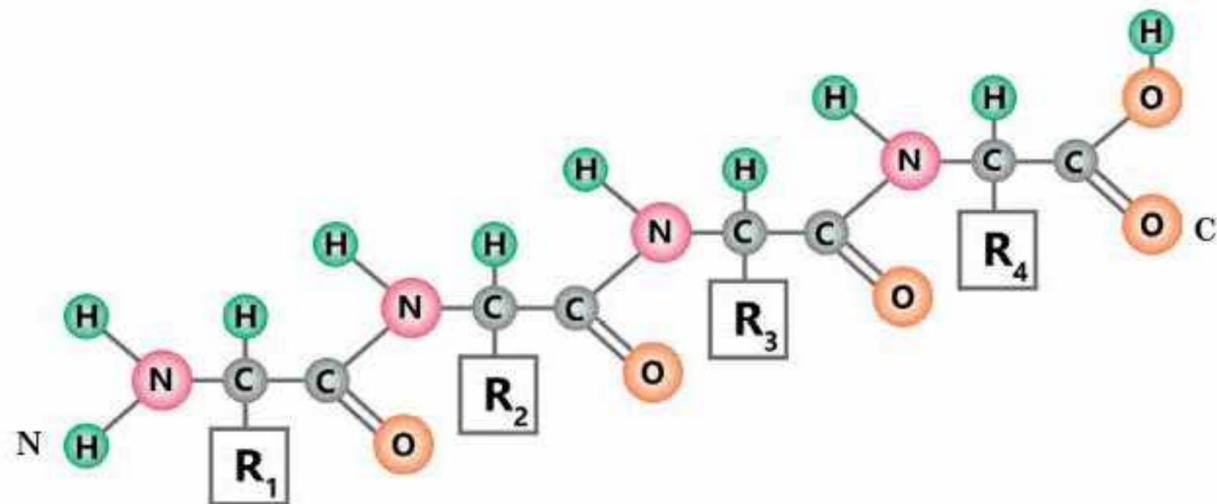


Рис. 24. Полипептид — первичная структура белка

группой другой аминокислоты. Реакция, идущая с выделением воды, называется *реакцией конденсации*, а возникающая ковалентная азот-углеродная связь — *пептидной связью*.

Белки отличаются друг от друга последовательностью аминокислот, которая образует его первичную структуру. Она, в свою очередь, зависит от последовательности нуклеотидов в участке молекулы ДНК (гене), кодирующем данный белок.

Лиз—глу—тре—ала—ала—ала—лиз—фен—глу—арг—гln—гис—мет.

Пептидные связи, образующие полипептид (рис. 24)

Пептидная цепь имеет одно направление и два разных конца — N-конец, несущий свободную аминогруппу первой аминокислоты, и C-конец, несущий карбоксильную группу последней аминокислоты.

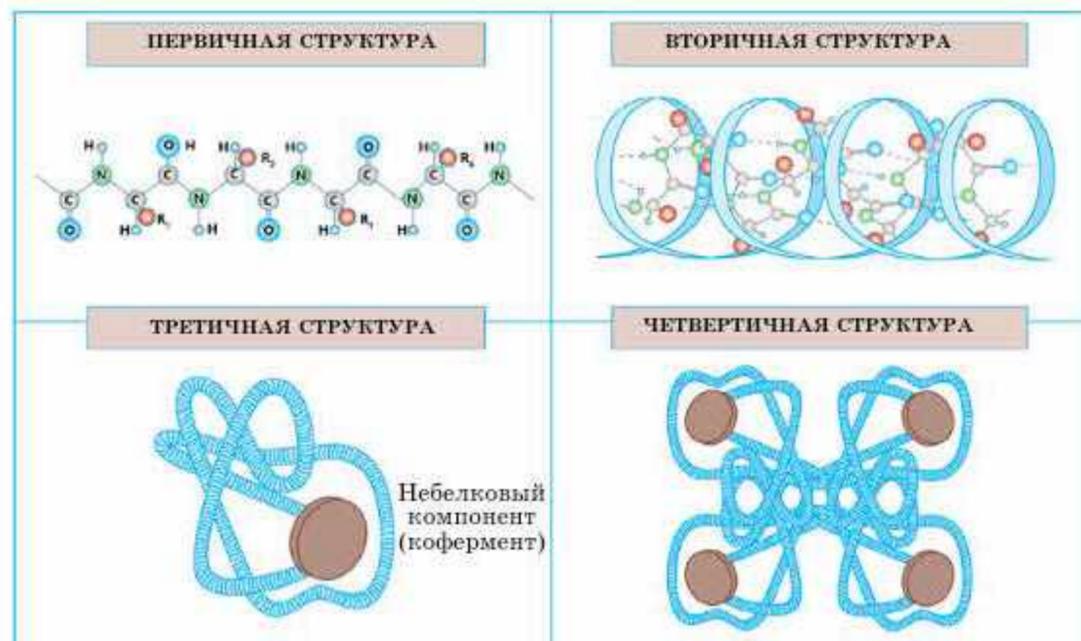


Рис. 25. Строение и уровни организации белков

Напомним, что в белках и пептидах аминокислотные остатки связаны в цепочку последовательно. Для того чтобы назвать конкретный пептид, достаточно перечислить (начиная с N-конца) последовательность входящих в его состав аминокислотных остатков (рис. 24, 25, 26).

Вторичная структура белка представляет собой способ свертывания полипептидной цепи в спиральную или иную конформацию. При этом образуются водородные связи между СО- и NH-группами пептидного остова одной цепи или смежных полипептидных цепей. Известно несколько типов вторичной структуры пептидных цепей, среди которых главными являются α -спираль и β -складчатый слой (рис. 27, 28).

α -спираль — жесткая структура, имеет вид стержня. Внутреннюю часть этого стержня создает туго закрученный пептидный остов, радикалы аминокислот направлены наружу. При этом СО-группа каждого аминокислотного остатка взаимодействует с NH-группой четвертого от него остатка. На один виток спирали приходится 3,6 аминокислотного остатка, а шаг спирали составляет 0,54 нм.

Тип вторичной структуры белка определяется его первичной структурой. Например, в месте расположения остатка пролина пептидная цепь делает изгиб, и водородные связи между аминокислотами не образуются. Поэтому белки с высоким содержанием пролина (например, коллаген) не способны образовывать α -спираль. Радикалы аминокислот, несущие электрический заряд, также препятствуют спирализации.

Третичная структура белка — это распределение в пространстве всех атомов белковой молекулы, или, иначе говоря, пространственная упаковка спирализованной полипептидной цепи. Основную роль

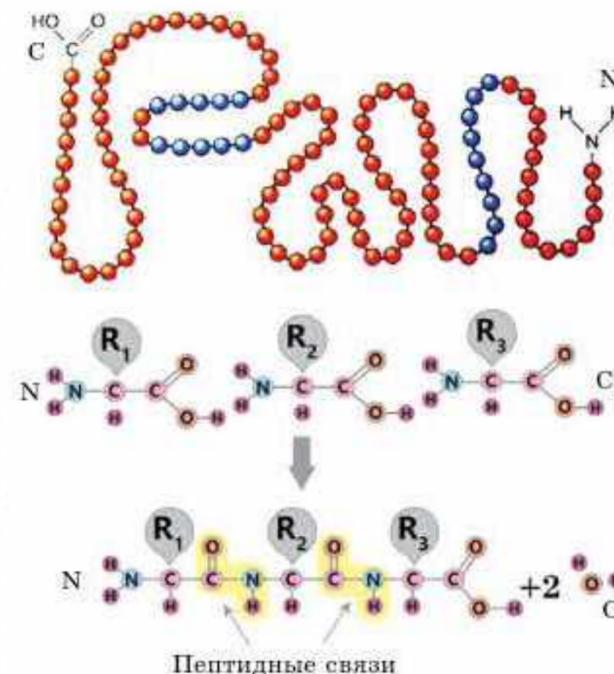


Рис. 26. Первичная структура белка

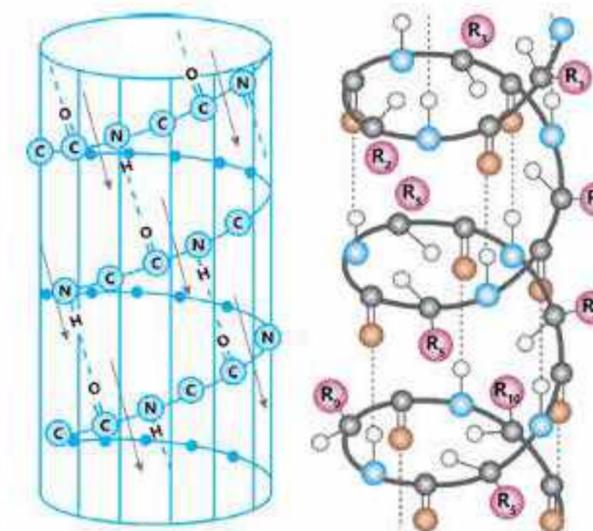
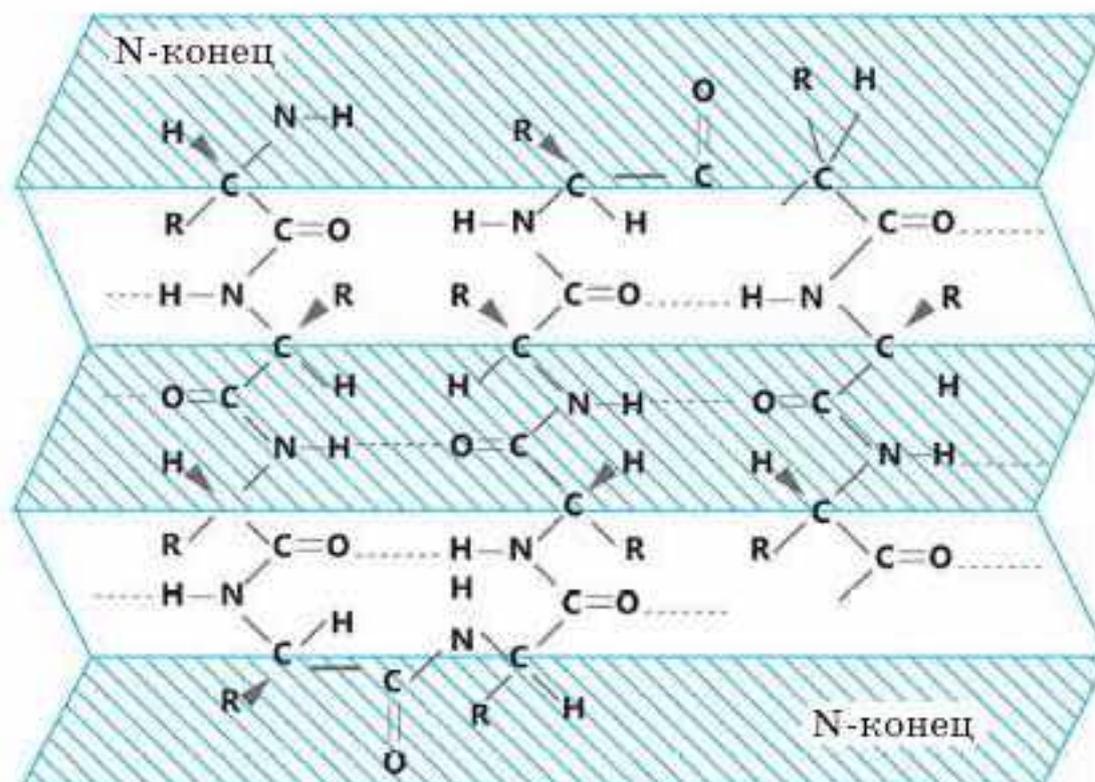


Рис. 27. α -спираль

Рис. 28. β -слой

в образовании третичной структуры белка играют *водородные, ионные, гидрофобные* и *дисульфидные связи*, которые образуются в результате взаимодействия между радикалами аминокислот.

По форме молекулы и особенностям формирования третичной структуры белки, как было уже сказано, делят на *глобулярные* и *фибрилярные*.

Глобулярные белки имеют сферическую или эллипсоидную форму молекулы (глобула) (рис. 29). В процессе образования глобулы гидрофобные радикалы аминокислот погружаются во внутренние области, гидрофильные радикалы располагаются на поверхности молекулы. При взаимодействии с водной фазой полярные радикалы образуют многочисленные водородные связи. Белки удерживаются в растворенном состоянии за счет заряда и гидратной оболочки. В организме глобулярные белки выполняют динамические функции (транспортную, ферментативную, регуляторную, защитную). К глобулярным белкам относят альбумины, глобулины, гистоны:

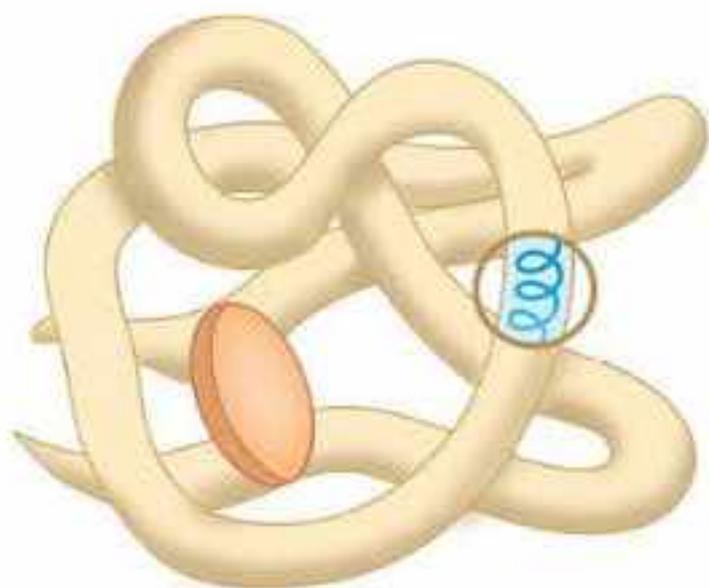


Рис. 29. Глобулярная структура белка. Третичная структура

Альбумин — белок плазмы крови; содержит много остатков глутамата и аспартата; осаждается при 100%-м насыщении раствора сульфатом аммония.

Глобулины — белки плазмы крови; по сравнению с альбумином обладают большей молекулярной массой и содержат меньше остатков глутамата и аспартата, осаждаются при 50%-м насыщении раствора сульфатом аммония.

Гистоны входят в состав ядер клеток, где образуют комплекс с ДНК.

Содержат много остатков аргинина и лизина.

Фибриллярные белки имеют нитевидную форму (фибриллы), образуют волокна и пучки волокон. Между соседними полипептидными цепями имеется много поперечных ковалентных сшивок. Нерастворимы в воде. Переходу в раствор препятствуют неполярные радикалы аминокислот и сшивки между пептидными цепями. Они в организме выполняют главным образом структурную функцию, обеспечивают механическую прочность тканей. К фибриллярным белкам относят коллаген, эластин, кератин:

Коллаген — белок соединительной ткани. В его составе преобладают аминокислоты, глицин, пролин, гидроксипролин.

Эластин более эластичен, чем коллаген, входит в состав стенок артерий, легочной ткани, в его составе преобладают аминокислоты: глицин, аланин, валин.

Кератин — белок эпидермиса и производных кожи, в его структуре преобладает аминокислота цистеин.

Четвертичная структура белка — размещение в пространстве взаимодействующих между собой субъединиц, образованных отдельными полипептидными цепями белка (рис. 30). Четвертичная структура — высший уровень организации белковой молекулы, к тому же необязательный — более половины известных белков ее не имеют. Белки, обладающие четвертичной структурой, называют также олигомерными белками, а полипептидные цепи, входящие в их состав, — *субъединицами*, или *протомерами*. В некоторых белках такие субъединицы одинаковы или имеют сходное строение, а другие белки состоят из субъединиц с цепями разных типов.

Каждый из протомеров синтезируется в виде отдельной полипептидной цепи, которая сворачивается в глобулу и затем объединяется с другими путем самосборки. Каждая субъединица содержит участки, способные взаимодействовать с соответствующими участками других субъединиц. Эти взаимодействия осуществляются посредством водородных, ионных и гидрофобных связей между радикалами аминокислот, входящих в состав разных цепей.

Олигомерные белки могут существовать в виде нескольких устойчивых конформаций и обладают *аллостерическими свойствами*,

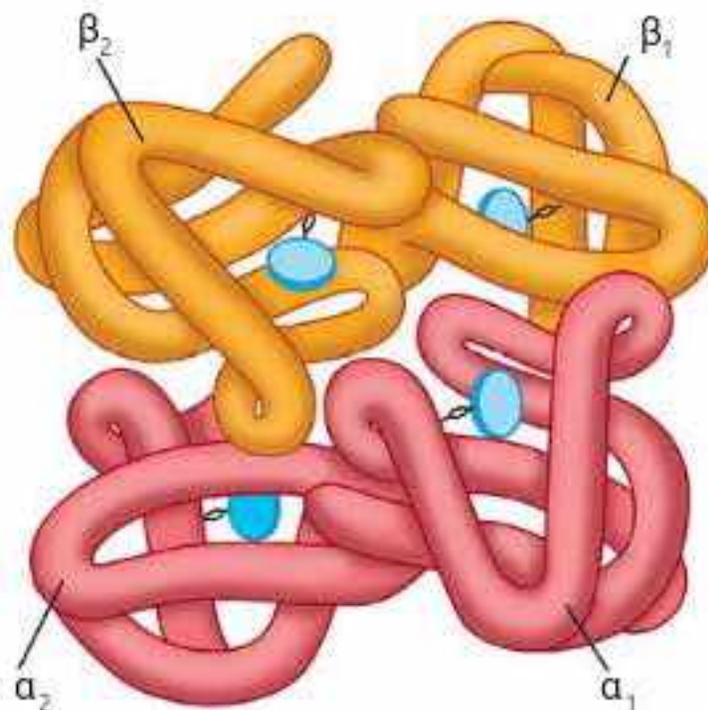


Рис. 30. Четвертичная структура белка гемоглобина

т. е. способны переходить из одной конформации в другую с изменением своей функциональной активности. Примерами олигомерных белков могут служить эритроцитарный белок *гемоглобин*, фермент *фосфофруктокиназа* и др.

В состав молекулы гемоглобина входят четыре попарно одинаковые субъединицы, обозначаемые буквами α и β . Небелковая часть гемоглобина — гем — показана синим цветом (рис. 30).

Известны также белки, молекулы которых состоят из двух или более полипептидных цепей, соединенных дисульфидными связями (инсулин, тромбин). Подобные белки нельзя считать олигомерными. Такие белки образуются из единой полипептидной цепи в результате частичного протеолиза — локального расщепления пептидных связей. Аллостерическими свойствами, характерными для олигомерных белков, такие белки не обладают.



Проверьте свои знания:



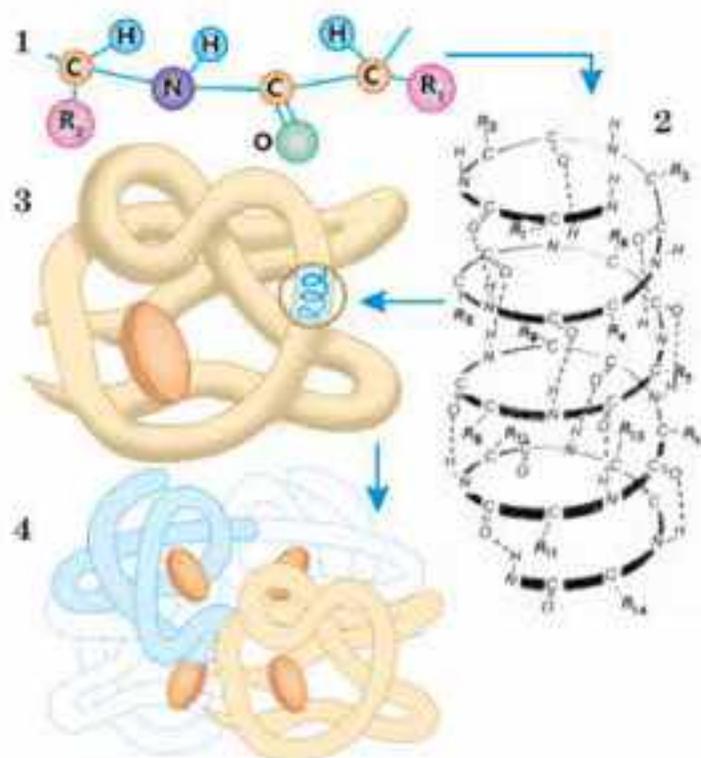
1. Дайте характеристику первичной структуры белка.
2. Какая закономерность лежит в основе создания пептидных связей?
3. Что собой представляет вторичная структура белка? Дайте полную характеристику.
4. Как формируется третичная структура белка? Какие связи ее поддерживают?
5. Приведите примеры глобулярных белков.
6. Назовите фибриллярные белки.



Каковы особенности четвертичной структуры белка?



1. Какие структуры белковых молекул изображены на рисунке под цифрами 1—4?
2. Какие связи удерживают остатки аминокислот в полипептиде?
3. Какие химические связи принимают участие в образовании вторичной структуры?
4. Какие химические связи принимают участие в образовании третичной структуры?



Установлено, что при достаточной калорийности пищи, но при отсутствии в ней белка у животных наблюдаются патологические явления: останавливается рост, изменяется состав крови и т. д. С чем это связано?



1. Дискуссия "Почему белки являются основой жизни?"
2. Подготовьте электронную презентацию по теме урока.

§9. ДЕНАТУРАЦИЯ И РЕНАТУРАЦИЯ БЕЛКОВ

Сегодня на уроке вы:

- изучите свойства белков;
- научитесь исследовать влияние различных условий на структуру белков.

Знаете ли вы?

- Что понимают под денатурацией белков? Возможно ли восстановление белковой молекулы при расщеплении ее до аминокислот? Как называется обратный процесс денатурации? В каких случаях она возможна?

Денатурация белков. Факторы, вызывающие денатурацию. Под *денатурацией* понимают утрату трехмерной конформации, присущей данной белковой молекуле. Это изменение может носить временный или постоянный характер, но и в том, и в другом случае аминокислотная последовательность белка остается неизменной. При денатурации молекула разворачивается и теряет способность выполнять свою обычную биологическую функцию. Вызывать денатурацию белков могут различные факторы, рассмотрим некоторые из них. Нагревание или излучение белка, например, инфракрасное или ультрафиолетовое. Кинетическая энергия, сообщаемая белку, вызывает вибрацию его атомов, вследствие чего слабые водородные и ионные связи разрываются, и белок *свертывается (коагулирует)*. Сильные кислоты, щелочи, соли денатурируют белок. Под действием этих реагентов ионные связи разрываются и белок коагулирует. Длительное воздействие реагента может вызвать разрыв и пептидных связей (рис. 31).

Ключевые понятия:

- денатурация
- ренатурация
- обратимая денатурация
- необратимая денатурация

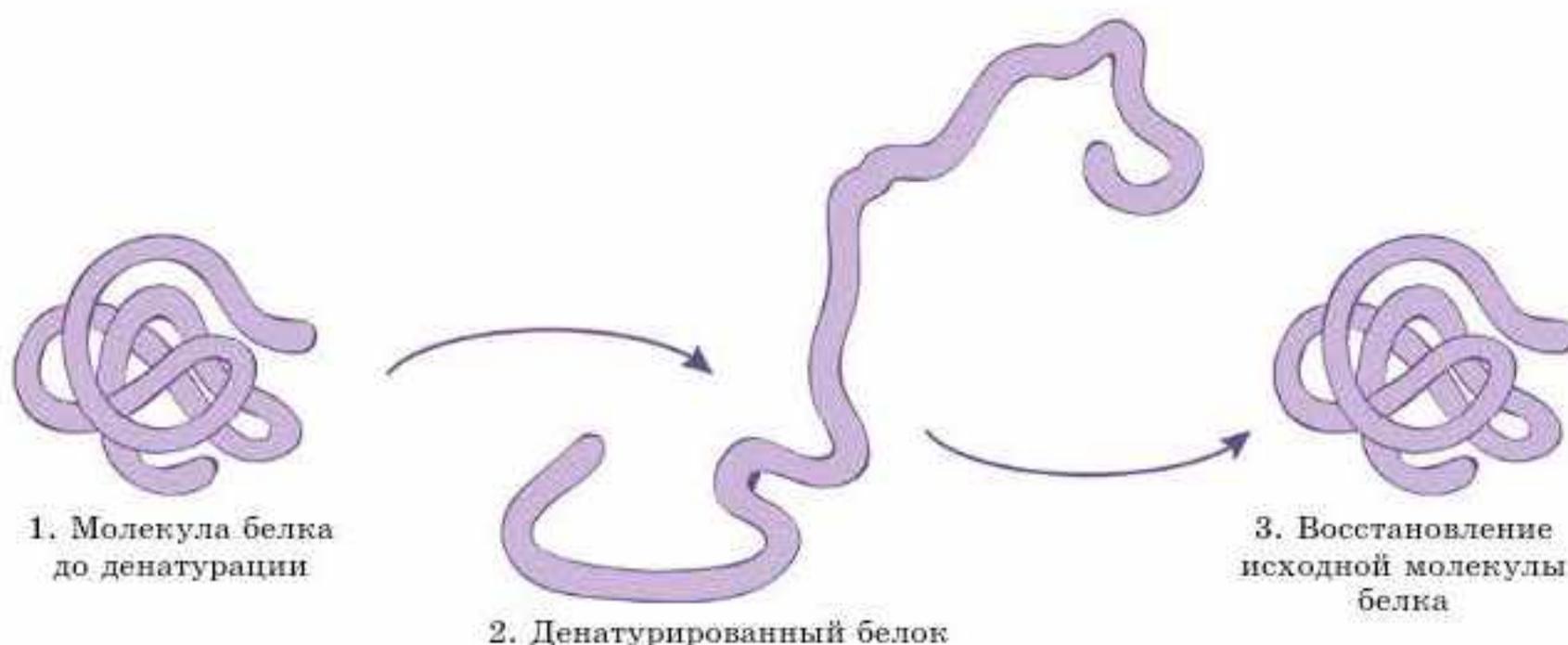


Рис. 31. Денатурация и ренатурация белка

Также денатурируют белок и тяжелые металлы. Положительно заряженные ионы тяжелых металлов (катионы) образуют прочные связи с отрицательно заряженными карбоксиланионами *R-групп* белка и часто вызывают разрывы ионных связей. Они также снижают электрическую поляризацию белка, уменьшая его растворимость. Вследствие этого находящийся в растворе белок выпадает в осадок. Органические растворители и детергенты денатурируют белок. Эти реагенты нарушают гидрофобные взаимодействия и образуют связи с гидрофобными (неполярными) группами. В результате разрываются и внутримолекулярные водородные связи. Использование спирта в качестве дезинфицирующего средства основано именно на том, что он вызывает денатурацию белка любых присутствующих бактерий.

Причиной денатурации является разрыв связей, стабилизирующих определенную структуру белка. Причем первоначально рвутся наиболее слабые связи, а при ужесточении условий — и более сильные. Поэтому сначала утрачивается четвертичная, затем — третичная и вторичная структуры. Вместе с тем, денатурация не сопровождается разрушением полипептидной цепи. Изменение пространственной конфигурации приводит к изменению свойств белка и, как следствие, делает невозможным выполнение белком его функций.

Денатурация может быть *обратимой*, если возможно восстановление свойственной белку структуры. Такой денатурации подвергаются, например, рецепторные белки мембраны; *необратимой* — если восстановление пространственной конфигурации белка невозможно. Обычно это происходит при разрыве большого количества связей, например, при варке яиц. Белок куриного яйца при действии на него повышенной температурой из прозрачного коллоида сначала становится белыми хлопьями, а затем полностью необратимо разрушается.

Как известно из курса химии, белки как высокомолекулярные соединения образуют коллоидные растворы. Стабильность растворов белков в воде определяется следующими факторами:

- величиной коллоидных частиц — чем они меньше, тем устойчивее раствор;
- величиной заряда частиц — чем больше заряд частицы, тем стабильнее раствор;
- величиной гидратной (сольватной) оболочки — чем больше сольватационной воды содержит коллоид, тем он устойчивее.

Под действием различных физических и химических факторов может происходить осаждение белков из коллоидных растворов. Различают:

- обратимые реакции осаждения (высаливание), когда осадок белка можно вновь растворить в воде с восстановлением его исходных физико-химических и биологических свойств;

- необратимые реакции осаждения под действием факторов, вызывающих грубые нарушения структурной организации белковой молекулы (денатурацию).

В основе реакций осаждения белков могут лежать следующие механизмы:

- нейтрализация электрического заряда — при добавлении электролитов (кислот, щелочей, солей);
- разрушение гидратной оболочки — при добавлении водоотнимающих веществ (спирта, ацетона, концентрированных растворов электролитов) и при нагревании;
- увеличение размеров коллоидных частиц — под действием факторов, вызывающих денатурацию белка.

Чаще всего для действия факторов, вызывающих осаждение белков, характерно сочетание двух или всех трех перечисленных механизмов.

Денатурацией белков *называется изменение нативных (природных) физико-химических и, главное, биологических свойств белка вследствие нарушения его четвертичной, третичной и даже вторичной структур. Денатурацию белка могут вызвать:*

- температура выше 60°C;
- ионизирующая радиация;
- концентрированные кислоты и щелочи;
- соли тяжелых металлов (ртути, свинца, кадмия);
- органические соединения (спирты, фенолы, кетоны).

Для денатурированных белков характерно:

- изменение конформации молекулы;
- уменьшение растворимости в воде;
- изменение заряда молекулы;
- меньшая устойчивость к действию протеолитических ферментов;
- потеря биологической активности.

При определенных условиях возможно восстановление исходной (нативной) конформации белка после удаления фактора, вызвавшего денатурацию. Этот процесс получил название *ренатурации*. Ренатурация показывает, что третичная структура белка полностью определяется его первичной структурой и что сборка биологических объектов может осуществляться на основе немногих общих принципов. Если белок подвергся обратимой денатурации, то при восстановлении нормальных условий среды он способен полностью восстановить свою структуру и, соответственно, свои свойства и функции.

Запомните некоторые примеры использования процесса денатурации белков в медицине:

- для осаждения белков плазмы крови при определении содержания небелковых веществ в крови;
- при проведении дезинфекции и санитарной обработке;

- при лечении и профилактике отравлений солями тяжелых металлов (в качестве противоядия применяют молоко или яичный белок);
- для получения лекарственных веществ белковой природы (используется денатурация в мягких условиях с последующей ренатурацией).



Проверьте свои знания:



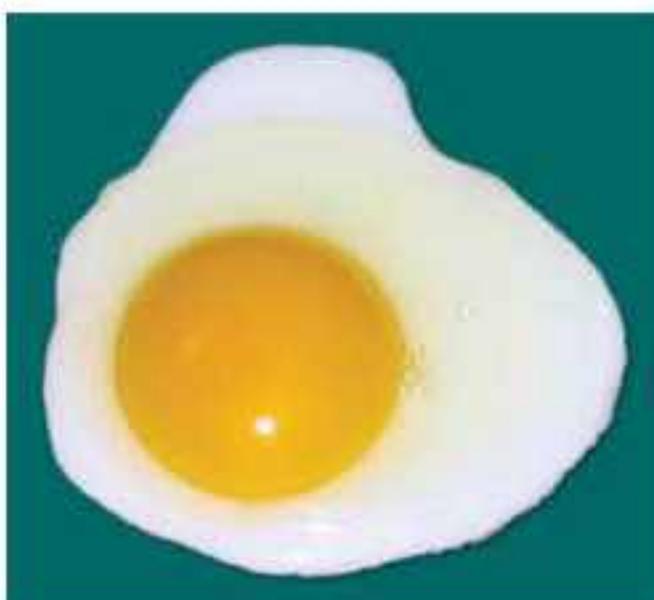
1. Дайте определение понятия "денатурация".
2. Какими факторами может быть вызвана денатурация белка?
3. Расскажите, что происходит с белком при действии какого-либо фактора.
4. Необратимая денатурация — это...
5. Обратимая денатурация — это...
6. Как называется обратимое свойство белков?
7. Какая структура белка является обратимой?



Где применяется денатурация белков? Обоснуйте. Приведите примеры.



Может ли белок ренатурировать в данном случае? Ответ обоснуйте.



Многие опыты показали, что разрушение пространственной структуры белковых молекул вызывает глубокие изменения в их свойствах. Многие ферменты теряют при этом способность к катализу, гормоны теряют физиологическую активность и т. д. Почему?



Подготовьте сообщение по теме урока "Денатурация и ренатурация белков".

Интересно знать!

Зачем маринуют мясо?

Под воздействием уксусной или лимонной кислоты происходит частичный гидролиз белков. Белки распадаются на поли- и дипептиды. В желудке под влиянием ферментов этот процесс продолжается и в итоге приводит к образованию аминокислот. Таким образом, маринование облегчает переваривание белка.

Белки + H₂O → полипептид + H₂O → дипептиды + вода → α-аминокислоты.

§ 10. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЙ (температура, pH) НА СТРУКТУРУ БЕЛКОВ

Сегодня на уроке вы:

- изучите влияние различных условий на структуру белков;
- научитесь исследовать влияние различных условий на структуру белков.

Практически любое заметное изменение внешних условий, например, нагревание или существенное изменение pH, приводит к последовательному нарушению четвертичной, третичной и вторичной структур белка. Обычно денатурация вызывается повышением температуры, действием сильных кислот и щелочей, солей тяжелых металлов, некоторых растворителей (спирт), радиации и др.

Денатурация часто приводит к тому, что в коллоидном растворе белковых молекул происходит процесс агрегации частиц белка в более крупные. Визуально это выглядит, например, как образование “белка” при жарке яиц.

Ренатурация — процесс, обратный денатурации, при котором белки возвращают свою природную структуру.

Группа австралийских и американских химиков нашла способ (с помощью использования мочевины и центрифугирования) за несколько минут ренатурировать вареное 20 минут куриное яйцо.



Лабораторная работа №2. Влияние различных условий (температура, pH) на структуру белков

Цель: исследовать влияние различных условий на структуру белков.

Материалы и оборудование, реактивы: гликокол — 0,2 н, метилрот — 0,2%, CuO — порошок, 2н раствор NaOH, раствор белка, 2н раствор HNO₃, 2н раствор NH₄OH, раствор Pb(CH₃COO)₂, раствор формалина 40%, тонкие стеклянные капилляры, пробирки и спиртовки.

При необратимом осаждении белков нарушается их вторичная, третичная и четвертичная структуры, белки денатурируют и утрачивают свои биологические и физико-химические свойства.

Денатурация белков может быть вызвана рядом физических и химических факторов: повышением температуры, взаимодействием с солями тяжелых металлов, концентрированными минеральными кислотами, продолжительным воздействием органических растворителей и другими.

Денатурация чаще всего необратима, но в ряде случаев наблюдается ренатурация — восстановление исходной конформации молекулы белка и его природных свойств.

Опыт 1. Осаждение белков органическими растворителями

Добавление смешивающихся с водой нейтральных органических растворителей, например, этанола, ацетона, хлороформа, уменьшает растворимость большинства белков в воде и вызывает выпадение их в осадок. Органические растворители снижают диэлектрическую постоянную белковых растворов, вследствие чего усиливается притяжение между белковыми частицами, способствующее агрегации белков и снижению их растворимости.

Кроме того, органические растворители нарушают гидрофобные взаимодействия внутри белковой молекулы.

Кратковременное воздействие на белки органическими растворителями при низких температурах вызывает их обратимое осаждение. Однако длительное воздействие высоких концентраций органических растворителей при относительно высоких температурах (+20 °C и выше) приводит к денатурации белков, необратимому осаждению.

Ход работы

1. К 1 мл раствора яичного альбумина добавляют 1,5—2 мл 96%-го этилового спирта и встряхивают пробирку. Выпадает белый осадок белка.

2. К 1 мл раствора яичного альбумина добавляют 1,5—2,0 мл 80%-го ацетона и встряхивают пробирку. Выпадает осадок белка.

Опыт 2. Денатурация белков при нагревании

Белки подвергаются денатурации и выпадают в осадок при нагревании их растворов до температуры выше 50—60 °C. Свернувшиеся белки не могут быть снова переведены в раствор, так как при нагревании нарушаются связи, стабилизирующие четвертичную, третичную и вторичную структуры белковых молекул, изменяются их физико-химические свойства, в том числе уменьшается их способность к гидратации.

В изоионном состоянии при нагревании увеличивается степень денатурации белков. Так как изоионная точка для большинства белков находится в слабокислой среде, то небольшое подкисление раствора белка способствует более полной его коагуляции при нагревании.

Ход работы

В две пробирки вносят по 1 мл раствора яичного альбумина. В одну из пробирок добавляют 1 каплю 1%-го раствора уксусной кислоты. Обе пробирки нагревают. В пробирке, где раствор подкислен, свертывание белка происходит быстрее. Объясните результаты наблюдения и разницу в появлении осадков.

Опыт 3. Осаждение белков концентрированными минеральными кислотами

Концентрированные минеральные кислоты (H_2SO_4 , HCl , HNO_3 и др.) вызывают необратимое денатурационное изменение белков, следствием чего являются агрегация белковых молекул и их осаждение.

Денатурирующее действие минеральных кислот может быть объяснено их воздействием на функциональные группы белка. Минеральные кислоты, например, превращают отрицательную группу $-COO^-$ в недиссоциированную группу $-COOH$, что приводит к нарушению ионных связей (солевых мостиков) и, как следствие, к разворачиванию полипептидных цепей.

При длительном воздействии концентрированными минеральными кислотами могут произойти гидролиз белка (разрыв пептидных связей), а также реакции нитрования, окисления, сульфирования, конденсации и др.

Ход работы

1. К 1 мл серной кислоты осторожно, под тягой, по стенке пробирки добавляют 1 мл раствора яичного альбумина так, чтобы не смешивать жидкости.

На границе соприкосновения двух жидкостей образуется белое кольцо выпавшего в осадок белка. При осторожном смешивании жидкостей осадок не исчезает.

2. В другой пробирке проводят такой же опыт, но с азотной кислотой.

§ 11. СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКОВ В БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТАХ

Сегодня на уроке вы:

- изучите содержание белков в биологических объектах;
- научитесь определять содержание белков в биологических объектах.

Знаете ли вы?

- Какие продукты наиболее богаты белками? Для чего в рационе человека и животных необходима белковая пища? Какова суточная норма белков для взрослого человека? Сколько из этого количества должно быть растительных белков?

Наиболее богаты белковыми веществами ткани и органы животных. Источниками белка также являются микроорганизмы и растения. Большинство белков хорошо растворимы в воде. Некоторые органические вещества, выделенные из хряща, волос, ногтей, рогов, костной ткани и нерастворимые в воде, также были отнесены к белкам, поскольку по своему химическому составу оказались близки к белкам мышечной ткани, сыворотки крови, яйца.

В мышцах, легких, селезенке, почках на долю белков приходится более 70—80% от сухой массы, а во всем теле человека — 45% от сухой массы (табл. 5). В отличие от животных тканей, в растениях белков содержится значительно меньше (табл. 6).

Таблица 5

Содержание белков в органах и тканях человека

Органы и ткани	Содержание белков, %		Органы и ткани	Содержание белков, %	
	от сухой массы	от общего количества белка тела		от сухой массы	от общего количества белка тела
Кожа	63	11,5	Почки	72	0,5
Кости (твердые ткани)	20	18,7	Поджелудочная железа	47	0,1
Зубы (твердые ткани)	18	0,1	Пищеварительный тракт	63	1,8
Поперечно-полосатые мышцы	80	34,7	Жировая ткань	14	6,4
Мозг и нервная ткань	45	2,0	Остальные ткани:		
Печень	57	3,6	жидкие	85	1,4
Сердце	60	0,7	плотные	54	14,6
Легкие	82	3,7	Все тело	45	100
Селезенка	84	0,2			

Содержание белков в органах животных и растениях

Органы животных	Содержание белков, % от массы свежей ткани	Органы и плоды растений	Содержание белков, % от массы свежей ткани
Мышцы	18—23	Семена	10—13
Печень	18—19	Стебли	1,5—3,0
Селезенка	17—18	Листья	1,2—3,0
Почки	16—18	Корни	0,5—3,0
Легкие	14—15	Фрукты	0,3—1,0
Мозг	7—9		

Для изучения химического состава, строения и свойств белков их обычно выделяют или из тканей, или из культивируемых клеток, или биологических жидкостей, например, сыворотки крови, молока и др. Элементный состав белков в пересчете на сухое вещество представлен 50—54% углерода, 21—23% кислорода, 6,5—7,3% водорода, 15—17% азота и до 0,5% серы. В составе некоторых белков присутствуют в небольших количествах фосфор, железо, марганец, магний, йод и др.

Таким образом, помимо углерода, кислорода и водорода, входящих в состав почти всех органических полимерных молекул, обязательным компонентом белков является азот, в связи с чем белки принято обозначать как азотсодержащие органические вещества. Содержание азота во всех белках более или менее постоянно (в среднем 16%), поэтому иногда определяют количество белка в биологических объектах по содержанию белкового азота.

В центральной нервной системе (ЦНС) человека он представлен тремя полипептидными цепями с $M_r = 92, 107, 113$ кД, а в периферической нервной системе — одним белком с $M_r = 107$ кД. МАГ относится к гликопротеинам с относительно низким содержанием углеводных остатков — около 30% от массы молекулы, но содержит характерный для гликопротеинов набор (рис. 32).

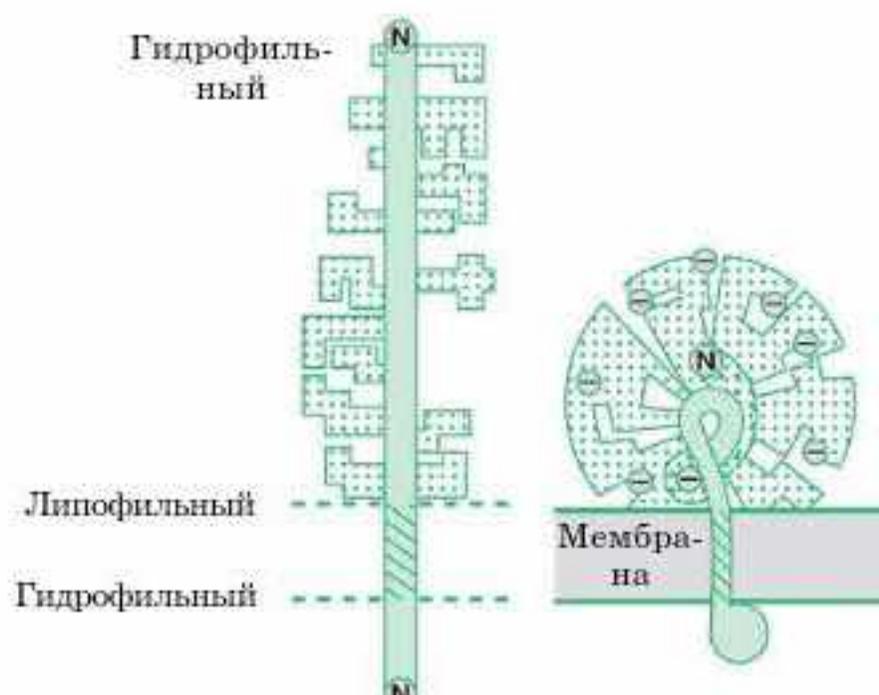


Рис. 32. Конформационные изменения структуры гликопротеина



Лабораторная работа № 3. Определение содержания белков в биологических объектах

Цветные реакции на белки

Присутствие белков в биологических объектах или растворах можно определить с помощью цветных реакций, протекание которых обусловлено наличием в белке специфических групп и пептидных связей.

Реактивы: водный раствор яичного белка (белок одного куриного яйца отделяют от желтка, растворяют в 15—20-кратном объеме дистиллированной воды, затем раствор фильтруют через марлю, сложенную в 3—4 слоя, и хранят в холодильнике; 10%-й раствор гидроксида натрия; 30%-й раствор гидроксида натрия; 1%-й раствор сульфата меди; 1%-й раствор ацетата свинца; аптечный желудочный сок или хилак-форте; 0,5%-й раствор нингидрина.

Оборудование: пробирки; водяная баня или спиртовка.

Задание 1. Биуретовая реакция.

В щелочной среде белки, а также продукты их гидролиза — пептиды дают фиолетовое или красно-фиолетовое окрашивание с солями меди. Реакция обязана наличию пептидных связей в белках: —CO—NH—.

Интенсивность окраски зависит от длины полипептида.

Ход работы

1. В пробирку налейте 5 капель раствора яичного белка, затем — 10 капель 10%-го раствора щелочи.

2. Добавьте 1—2 капли раствора сульфата меди, смесь перемешайте. Появляется красно-фиолетовое окрашивание.

Задание 2. Ксантопротеиновая реакция.

Реакция характерна для некоторых ароматических аминокислот (фенилаланина, тирозина, триптофана), а также для пептидов, их содержащих. Под действием желудочного сока образуется нитросоединение желтого цвета.

Ход работы

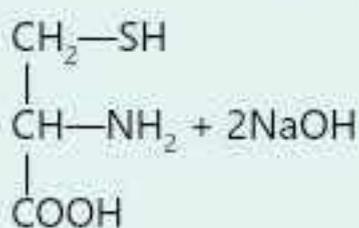
1. В пробирку налейте 5 капель раствора яичного белка и осторожно (!) по стенке прибавьте 3—4 капли желудочного сока или хилак форте.

2. Смесь осторожно нагрейте. Выпадает осадок, который окрашивается в желтый цвет.

3. После охлаждения в пробирку осторожно (!) по стенке прилейте 10 капель 30%-го раствора NaOH, желтая окраска перейдет в...

Задание 3. Реакция на серосодержащие аминокислоты (реакция Фоля).

В остатках серосодержащих аминокислот цистеина и цистина сера при щелочном гидролизе отщепляется, образуя сульфиды. Сульфиды, взаимодействуя с ацетатом свинца, образуют осадок сульфида свинца черного или буро-черного цвета.



Цистеин



Черный осадок

Ход работы

1. В пробирке смешайте 5 капель раствора яичного белка, 5 капель 30%-го раствора щелочи и 2 капли раствора ацетата свинца.

2. Смесь осторожно нагрейте на спиртовке до кипения и кипятите. Через некоторое время появляется буровато-черное или черное окрашивание.

Задание 4. Нингидриновая реакция.

Реакция характерна для аминогрупп в α -положении и обусловлена наличием α -аминокислот в молекуле белка. При нагревании белка с водным раствором нингидрина аминокислоты окисляются и распадаются, образуя двуокись углерода, аммиак и соответствующий альдегид. Восстановленный нингидрин конденсируется с аммиаком и окисленной молекулой нингидрина, образуя соединение фиолетово-синего цвета:

Ход работы

В пробирку вносят 5 капель 1%-го раствора яичного белка, добавляют по 3 капли 0,5%-го раствора нингидрина и нагревают до кипения. Через 2—3 минуты появляется розовое, красное, а затем сине-фиолетовое окрашивание.

Оформление результатов

Оформите проведенные исследования в виде таблицы.

Номер задания	Условия проведения реакции	Наблюдаемое явление	Протекающие реакции	Вывод

Задание: Оформить результаты исследовательской работы.

§ 12. СТРОЕНИЕ МОЛЕКУЛЫ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ. СТРУКТУРА ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ (ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ ЦЕПИ)

Сегодня на уроке вы:

- изучите строение молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты, структуру дезоксирибонуклеиновой кислоты (первичную и вторичную цепи);
- научитесь устанавливать связь между структурой дезоксирибонуклеиновой кислоты и ее функцией.

Знаете ли вы?

- Чем является молекула ДНК в органическом мире? К каким биополимерам она относится? Какое значение для науки биологии стало открытие ДНК?

ДНК является универсальным источником и хранителем наследственной информации, которая записана с помощью специальной последовательности нуклеотидов, она определяет свойства всех живых организмов (рис. 33).

Средняя молекулярная масса нуклеотида принимается равной 345 г/моль, а количество нуклеотидных остатков может достигать нескольких сот, тысяч и даже миллионов. ДНК в основной своей массе на-

ходится в ядрах клеток. Немного содержится в хлоропластах и митохондриях. Однако ДНК ядра клетки — это не одна молекула. Она состоит из множества молекул, которые распределены по разным хромосомам, их количество меняется в зависимости от организма.

История открытия ДНК. Строение и функции ДНК были открыты Дж. Уотсоном и Ф. Криком, которым в 1962 г. была вручена Нобелевская премия.

Но впервые обнаружил нуклеиновые кислоты швейцарский ученый Ф. Иоганн Мишер, работавший в Германии. В 1869 г. он изучал животные клетки — лейкоциты. Для их получения использовал повязки с гноем, доставляющиеся ему из больниц. Из гноя Мишер вымывал лейкоциты, из которых выделял белок. В ходе этих исследований ученому удалось установить, что в лейкоцитах, кроме белков, имеется какое-то неизвестное на тот момент вещество. Оно представляло собой нитевидный или хлопьевидный осадок, который выделялся, если создать кислую среду. При добавлении щелочи осадок сразу растворялся.

Ученый с помощью микроскопа обнаружил, что при отмывании лейкоцитов соляной кислотой от клеток остаются ядра. Тогда он сделал заключение, что в ядре есть неизвестное вещество, названное им нуклеином (слово *nucleus* в переводе означает “ядро”). Проведя химический анализ, Мишер выяснил, что новое вещество в своем составе имеет углерод, водород, кислород и фосфор. В то время фосфорорга-

Ключевые понятия:

- ДНК — вещество наследственности
- молекулярная биология
- первичная, вторичная структура ДНК
- постоянные величины ДНК



Рис. 33. Модель ДНК



Джеймс Дьюи
Уотсон



Фрэнсис Харри
Комптон Крик



Фридрих Иоганн
Мишер



Иоахим Вильгельм
Роберт Фельген

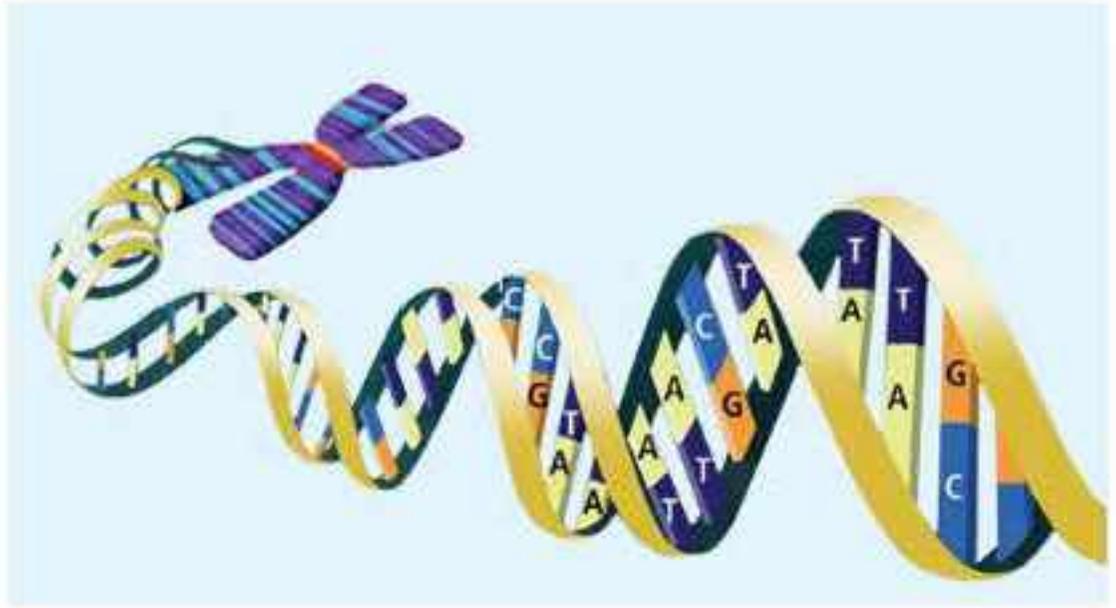


Рис. 34. Хромосома и ее ДНК

нических соединений было известно немного, поэтому Мишер решил, что обнаружил новый класс соединений, находящихся в ядре клетки. Таким образом, в XIX в. было открыто существование нуклеиновых кислот. Однако в то время никто не мог даже подумать о том, какая важная роль им принадлежит.

Вещество наследственности. Строение ДНК продолжали исследовать, и в 1944 г. группа бактериологов под руководством Освальда Эвери получила доказательства того, что эта молекула заслуживает серьезного внимания. Ученый на протяжении многих лет занимался изучением пневмококков — организмов, которые вызывали пневмонию или заболевание легких. Эвери проводил опыты, смешивая пневмококки, вызывающие заболевание, с теми, которые безопасны для живых организмов. Сначала болезнетворные клетки убивали, а после добавляли к ним те, которые заболеваний не вызывают. Результаты исследований поразили всех. Были такие живые клетки, которые после взаимодействия с мертвыми “учились” вызывать болезнь. Ученый выяснил природу вещества, которое участвует в процессе передачи информации живым клеткам от мертвых. Молекула ДНК и оказалась этим веществом.

Строение ДНК. Итак, необходимо разобраться с тем, какое строение имеет молекула ДНК. Открытие ее структуры стало значимым событием, это привело к образованию молекулярной биологии — новой отрасли биохимии. ДНК в больших количествах находится в ядрах клеток, однако размеры и количество молекул зависят от вида организма. Установлено, что ядра клеток млекопитающих содержат много этих веществ, они распределены по хромосомам, их у человека насчитывается 46 (рис. 34). Изучая строение ДНК, в 1924 г. Р. Фельген впервые установил ее локализацию. Доказательства, полученные в ходе экспериментов, показали, что ДНК находится в митохондриях (1—2%). В других местах эти молекулы могут находиться при вирусной инфекции, в базальных тельцах, а также в яйцеклетках некоторых животных. Количество мо-

лекул, находящихся в клетке, зависит от функции и составляет обычно 1—10%. Меньше всего их находится в миоцитах (0,2%), больше — в половых клетках (60%).

Строение ДНК показало, что в хромосомах высших организмов они связаны с простыми белками — альбуминами, гистонами и прочими, которые все вместе образуют ДНП (дезоксирибонуклеопротеид).

Химическое строение. ДНК является полимером, полинуклеотидом, состоящим из огромного числа (до десятков тысяч миллионов) мононуклеотидов. Строение ДНК имеет следующий вид: мононуклеотиды содержат азотистые основания — цитозин (Ц) и тимин (Т) — из производных пиримидинов, аденин (А) и гуанин (Г) — из производных пурина (рис. 35). Кроме азотистых оснований, в составе молекулы человека и животных имеется 5-метилцитозин — минорное пиримидиновое основание, сравнительно редко встречающееся в составе нуклеиновых кислот. С фосфорной кислотой и дезоксирибозой связываются азотистые основания.

Остатки фосфатов и дезоксирибоз располагаются по хребту двух закрученных спиралеобразным образом полинуклеотидных цепей. Определено, что плоскостные структуры пиримидиновых и пуриновых оснований располагаются перпендикулярно оси цепи и образуют как бы ступени лестницы в виде спирали. Установлено также, что А всегда соединяется с Т при помощи двух водородных связей, а Г прикреплено к Ц уже тремя такими же связями. Этому явлению дали название “принцип избирательности и комплементарности”.

Уровни структурной организации. Изогнутая как спираль полинуклеотидная цепь — это первичная структура, которая

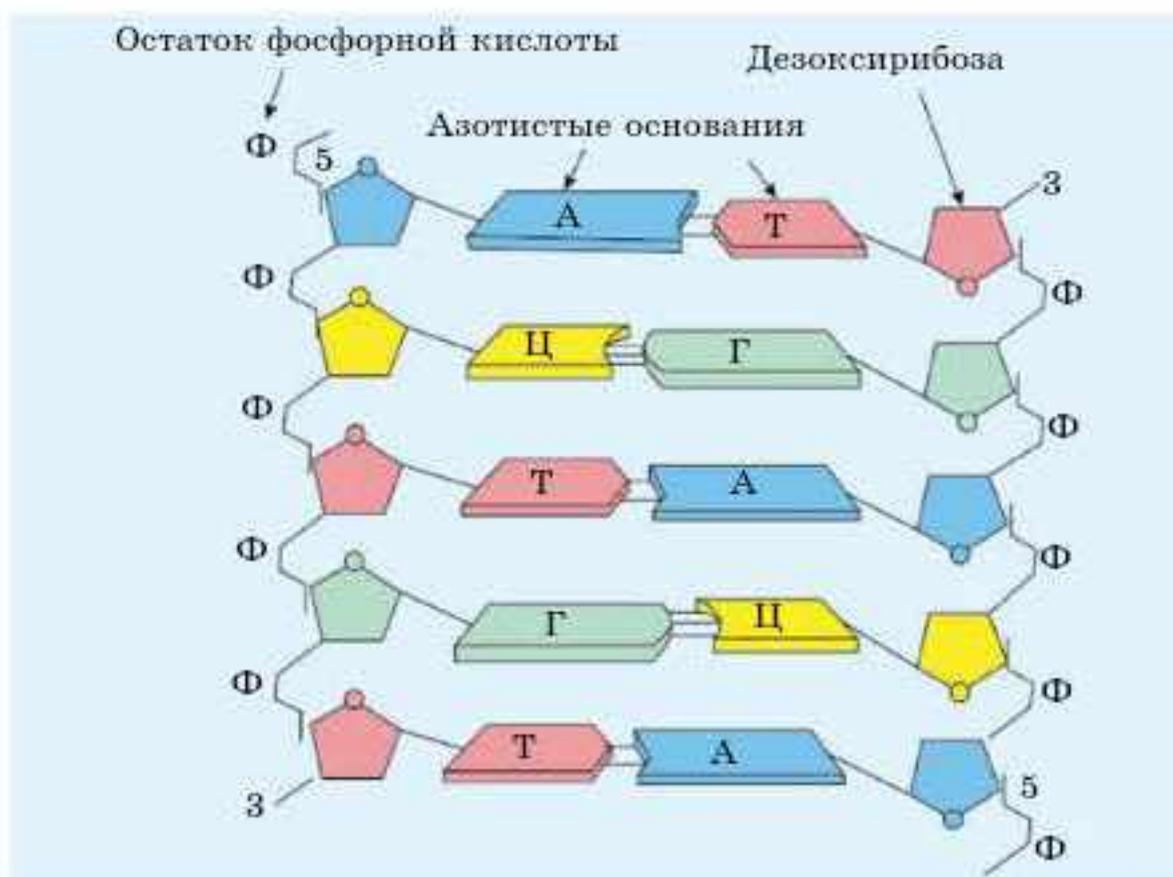


Рис. 35. Химическое строение ДНК

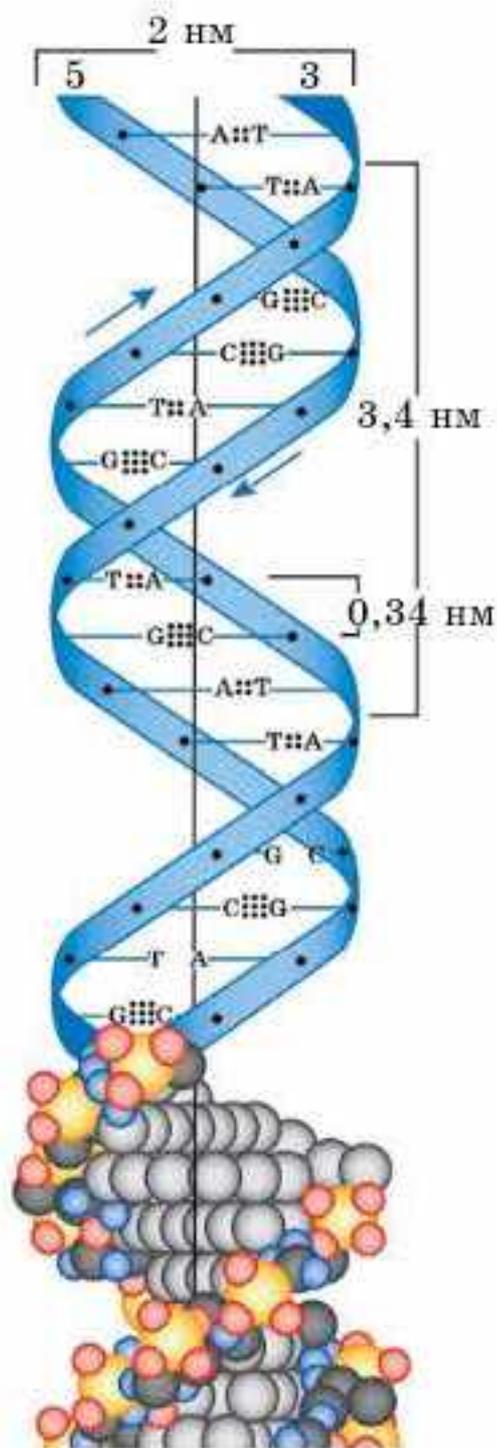


Рис. 36. ДНК. Постоянные величины

имеет определенный качественный и количественный набор моноклеотидов, связанных 3',5'-фосфо диэфирной связью. Таким образом, каждая из цепей имеет 3'-конец (дезоксирибоза) и 5'-конец (фосфатный). Участки, которые содержат в себе генетическую информацию, названы структурными генами. Двухспиральная молекула — это *вторичная структура*. Причем ее полинуклеотидные цепи антипараллельны и связываются водородными связями между комплементарными основаниями цепей. Установлено, что в каждом витке этой спирали содержится 10 нуклеотидных остатков, длина ее равняется 3,4 нм (рис. 36). Эту структуру поддерживают также вандерваальсовы силы взаимодействия, которые наблюдаются между основаниями одной цепи, включающие отталкивающие и притягивающие компоненты. Эти силы объясняются взаимодействием электронов в соседних атомах. Электростатическое взаимодействие также стабилизирует вторичную структуру. Оно возникает между заряженными положительно молекулами гистонов и заряженной отрицательно нитью ДНК.



Проверьте свои знания:



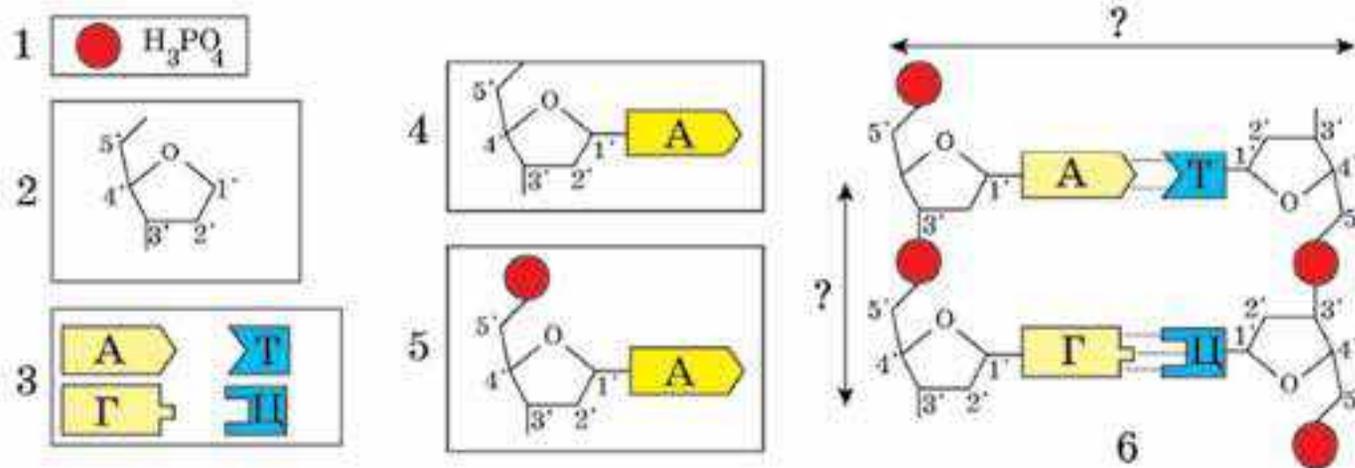
1. ДНК – это...
2. Молекулярная масса нуклеотида составляет...
3. Где в клетке, кроме ядра, содержится ДНК? Они такие же, как ядерные?
4. ДНК, покрытые белками гистонами, — это...
5. В чем заключаются особенности строения ДНК?
6. Как представляется первичная и вторичная структура ДНК?
7. В каких органоидах клетки находится ДНК?
8. Каков диаметр молекулы ДНК и каково расстояние между двумя нуклеотидами одной цепи?



Какие пуриновые и пиримидиновые основания входят в состав ДНК?



Рассмотрите рисунок и ответьте на вопросы:



1. Что обозначено на рисунке цифрами 1—6?
2. Как цепи ДНК соединены друг с другом?
3. Что обозначает разнонаправленная стрелка?



1. Фрагмент правой цепи ДНК имеет следующий нуклеотидный состав: ГГЦАТА-АЦГЦТ...
 1. Определите порядок чередования нуклеотидов в левой цепи.
 2. Какова длина данного фрагмента молекулы ДНК?
 3. Определите процент содержания каждого нуклеотида в данном фрагменте.
2. Молекулярная масса белка $M = 50\,000$.
Определите длину фрагмента молекулы соответствующего гена.
3. Дана молекула ДНК с относительной молекулярной массой 69 000, из них 8625 приходится на долю адениловых нуклеотидов.
 1. Сколько содержится каждого нуклеотида?
 2. Какова длина этой молекулы ДНК?
4. В молекуле ДНК обнаружено 880 гуаниловых нуклеотидов, которые составляют 22% от общего количества нуклеотидов этой ДНК.
 1. Сколько каждого нуклеотида содержится в этой молекуле ДНК?
 2. Какова длина этой молекулы ДНК?
5. ДНК кишечной палочки (*Escherichia coli*) имеет длину 1,2 мм. Исходя из данных о строении ДНК, подсчитайте, сколько пар нуклеотидов входит в эту молекулу. Если представить ее идеально соответствующей модели Уотсона и Крика, сколько витков должна иметь спираль ДНК кишечной палочки?

Справочные материалы.

Необходимые пояснения к содержанию параграфа:

- Один шаг — это полный виток спирали ДНК — поворот на 360° .
- Один шаг составляют 10 пар нуклеотидов.
- Длина одного шага — 3,4 нм.
- Расстояние между двумя нуклеотидами — 0,34 нм.
- Молекулярная масса одного нуклеотида — 345 г/моль.
- Молекулярная масса одной аминокислоты — 120 г/моль.
- В молекуле ДНК: $A+Г=T+Ц$ (правило Чаргаффа: $\sum(A) = \sum(T)$, $\sum(Г) = \sum(Ц)$, $\sum(A+Г) = \sum(T+Ц)$).
- Комплементарность нуклеотидов: $A=T$; $Г=Ц$.
- Цепи ДНК удерживаются водородными связями, которые образуются между комплементарными азотистыми основаниями: аденин с тиминном соединяются двумя водородными связями, а гуанин с цитозинном — тремя.
- В среднем один белок содержит 400 аминокислот.
- Вычисление молекулярной массы белка:

$$M_{\min} = \frac{a}{b} \cdot 100\%,$$

где M_{\min} — минимальная молекулярная масса белка,
 a — атомная или молекулярная масса компонента,
 b — процентное содержание компонента.

Интересно знать!

ДНК повреждается около 1 миллиона раз за день в каждой клетке нашего тела. Однако, у нашего организма существует сложная система ее восстановления. Если бы этой системы не было, то это явление приводило бы к раку или гибели клеток.

§ 13. ФУНКЦИИ МОЛЕКУЛ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите функции молекул ДНК;
- научитесь устанавливать связь между структурой дезоксирибонуклеиновой кислоты и ее функцией.

Знаете ли вы?

- В результате чего происходит передача наследственной информации? Какой принцип при этом учитывается?

Ключевые понятия:

- хранение наследственной информации
- передача наследственной информации
- самоудвоение — репликация ДНК

Функции молекул ДНК. Основной функцией ДНК является хранение наследственной информации. Последовательность аминокислот, находящихся в молекуле белка, определяется порядком, в котором расположены нуклеотидные остатки в молекуле ДНК. Также в ней зашифрована вся информация о свойствах и признаках

организма (рис. 37). ДНК способна передавать наследственную информацию следующему поколению. Это возможно из-за способности к репликации — самоудвоению. ДНК способна распадаться на две комплементарные цепочки, и на каждой из них (в соответствии с принципом комплементарности) восстанавливается исходная последовательность нуклеотидов. При помощи ДНК происходит биосинтез белков, ферментов и гормонов.

ДНК обеспечивает хранение и передачу генетической информации от клетки к клетке и от организма к организму, что связано с ее способностью к репликации.

Регуляция всех процессов, происходящих в клетке, обеспечивается способностью к транскрипции с последующей трансляцией.

Процесс самовоспроизведения (авторепродукции) ДНК называется *репликацией*. Репликация обеспечивает копирование генетической информации и передачу ее из поколения в поколение, генетическую идентичность дочерних клеток, образующихся в результате митоза, и постоянство числа хромосом при митотическом делении клетки.

Репликация происходит в синтетический период интерфазы митоза. Фермент хеликаза движется между двумя цепями спирали ДНК и разрывает водородные связи между азотистыми основаниями. Затем к каждой из цепочек с помощью фермента ДНК-полимеразы по принципу комплементарности достраиваются нуклеотиды дочерних цепочек. В результате репликации образуются две идентичные молекулы ДНК (рис. 38).

Количество ДНК в клетке удваивается. Каждая новая молекула ДНК содержит одну “старую” и одну вновь синтезированную полинуклеотидную цепь.

Строение ДНК позволяет ей являться хранителем генетической информации, а также передавать ее следующим поколениям. Какие особенности есть у этой молекулы? Для молекулы ДНК характерна стабильность. Это возможно благодаря гликозидным, водородным и фосфодиэфирным связям, а также механизму репарации индуцированных и спонтанных повреждений.

Возможность репликации. Этот механизм позволяет сохранять в соматических клетках диплоидное число хромосом.

Существование генетического кода. При помощи процессов трансляции и транскрипции последовательность оснований, находящихся в ДНК, преобразуется в последовательность аминокислот, находящихся в полипептидной цепи. ДНК способна к генетической рекомбинации.

Генетический код — это свойственный всем живым организмам способ кодирования аминокислотной последовательности белков при помощи последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК.

Реализация генетической информации в живых клетках (т. е. синтез белка, закодированного в ДНК) осуществляется при помощи двух

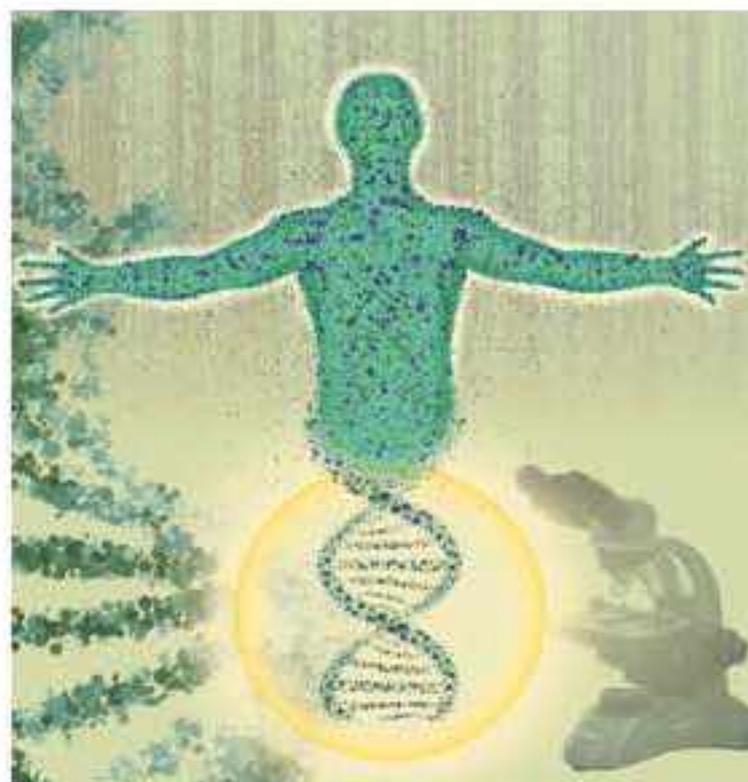


Рис. 37. Хранение наследственной информации

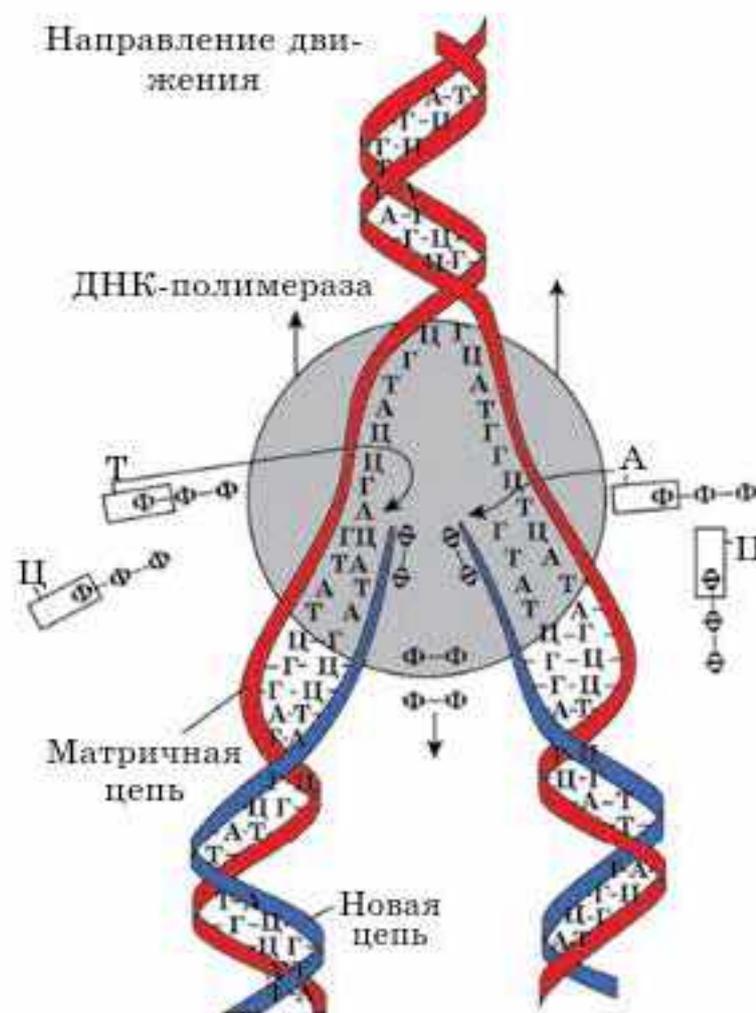


Рис. 38. Материнские и дочерние цепи ДНК

матричных процессов: транскрипции (т. е. синтеза иРНК на матрице ДНК) и трансляции (синтез полипептидной цепи на матрице иРНК).

В ДНК используются четыре нуклеотида — аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т). Эти “буквы” составляют алфавит генетического кода. В РНК используются те же нуклеотиды, за исключением тимина, который заменен урацилом (У). В молекулах ДНК и РНК нуклеотиды выстраиваются в цепочки и таким образом получают последовательности “букв”.

В нуклеотидной последовательности ДНК имеются кодовые “слова” для каждой аминокислоты будущей молекулы белка — генетический код. Он заключается в определенной последовательности расположения нуклеотидов в молекуле ДНК. Три стоящих подряд нуклеотида кодируют “имя” одной аминокислоты, т. е. каждая из 20 аминокислот зашифрована значащей единицей кода — сочетанием из трех нуклеотидов, называемых триплет, или кодон.

В настоящее время код ДНК полностью расшифрован, и мы можем говорить об определенных свойствах, характерных для этой уникальной биологической системы, обеспечивающей перевод информации с “языка” ДНК на “язык” белка.

Носителем генетической информации является ДНК, но так как непосредственное участие в синтезе белка принимает иРНК — копия одной из нитей ДНК, то чаще всего генетический код записывают на “языке РНК”.



Проверьте свои знания:



1. Каковы основные функции ДНК в клетке?
2. Почему не белки или углеводы, а именно молекула ДНК обладает способностью к репликации? С какими особенностями строения ДНК это связано?



На каких принципах основана точность в передаче генетической информации от материнской клетки к дочерней?



1. Одна из цепочек ДНК имеет последовательность нуклеотидов: АГТ АЦЦ ГАТ АЦТ ЦГА ТТТ АЦГ... Какую последовательность нуклеотидов имеет вторая цепочка ДНК той же молекулы? Для наглядности можно использовать магнитную “азбуку” ДНК.
2. Последовательность нуклеотидов в начале гена, хранящего информацию о белке инсулине, начинается так: ААА ЦАЦ ЦТГ ЦТТ ГТА ГАЦ. Напишите последовательность аминокислот начала цепи инсулина. Задание выполняется с помощью таблицы генетического кода.



На чем основана огромная информационная емкость ДНК (например, в ДНК млекопитающих содержится 4—6 млрд. бит информации, что соответствует библиотеке с 1,5—2 тыс. томов)? Как эта функция отражается в строении?



В центре системы передачи наследственной информации в мире живого лежит ДНК, и в то же время нельзя утверждать, что жизнь сведена к функциям ДНК или какого-либо компонента живой системы. Почему?

§ 14. МЕХАНИЗМ РЕПЛИКАЦИИ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите механизм репликации дезоксирибонуклеиновой кислоты.
- научитесь описывать процесс репликации дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Знаете ли вы?

- Как называется механизм копирования ДНК? Какой механизм копирования присущ ДНК? Что служит матрицей?

Основной функцией ДНК является ее способность к самоудвоению (репликации). Репликация — очень точный механизм, практически не допускающий ошибок (рис. 39). В самой ДНК (у некоторых вирусов — в РНК) закодирована информация о структуре ферментов, осуществляющих удвоение нуклеиновых кислот, синтез новых нуклеотидов — строительную базу репликации, исправление ошибок репликации, а также репарацию повреждений ДНК, вызванных разными факторами. Наконец, сама структура ДНК, а именно наличие двух цепей в ее составе, является условием, облегчающим процесс копирования, поскольку в таком случае каждая из цепочек может выполнять роль матрицы при синтезе новых молекул ДНК. Подобное предположение высказали Дж. Уотсон и Ф. Крик еще в 1953 г., и оно получило экспериментальное подтверждение. Такой механизм копирования ДНК, когда каждая из цепей выполняет функцию шаблона, а вновь синтезированные молекулы являются гибридными (состоят из одной старой и одной новой цепей), называется *полуконсервативным* (рис. 40).

Ключевые понятия:

- матрица
- полуконсервативная, консервативная и дисперсная модели
- ультрацентрифугирование

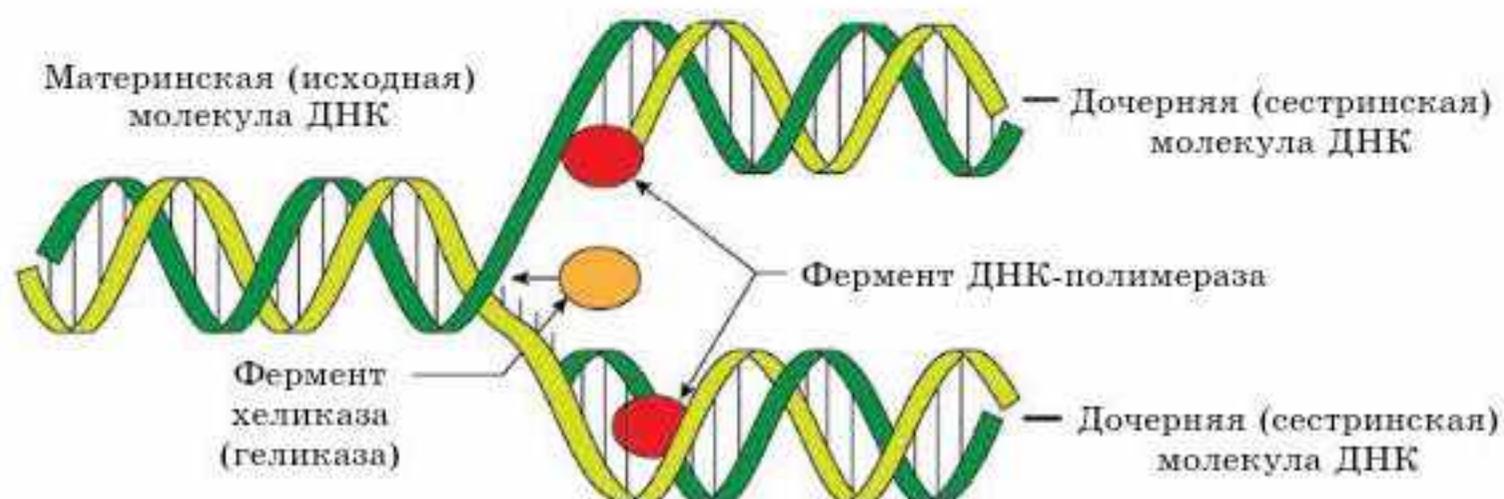


Рис. 39. Репликация ДНК (редупликация, удвоение) ДНК

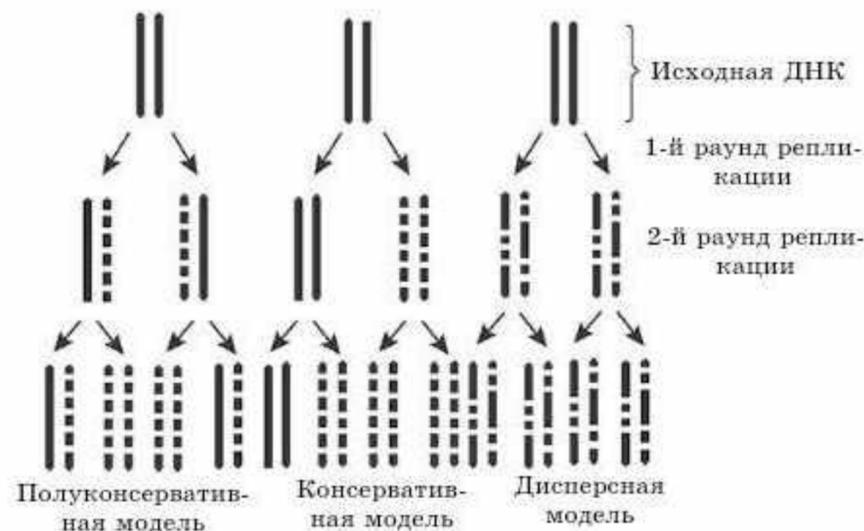


Рис. 40. Предполагаемые модели репликации дуплексной ДНК. Сплошными линиями изображены исходные («тяжелые», содержащие ^{15}N) цепи ДНК, а прерывистыми линиями показаны полученные в результате репликации новые («легкие», содержащие ^{14}N) цепочки ДНК

Кроме *полуконсервативной*, были предложены еще две модели репликации: *консервативная* и *дисперсная*. Особенности этих моделей репликации ДНК состоят в следующем. Согласно дисперсной модели, родительская спираль ДНК при удвоении разрывается на каждом полуобороте путем множественной фрагментации, а синтез новых цепей происходит на фрагментах. По консервативной модели раскручивания спирали ДНК не происходит, и она служит матрицей для двух новых цепей, в результате чего родительская спираль целиком состоит из старого, а дочерняя — из нового материала.

Для того чтобы объяснить, каким образом может самокопироваться, или редуцироваться, такая стабильная и замкнутая на себя структура, как двойная спираль ДНК, Уотсон и Крик предположили, что ее цепи способны к раскручиванию и последующему частичному разделению вследствие разрыва водородных связей в каждой комплементарной паре оснований. Образовавшиеся одноцепочечные участки родительской молекулы могут служить матрицей, к которой на основе комплементарности оснований присоединяются соответствующие нуклеотиды. Эти нуклеотиды скрепляются между собой фосфодиэфирными связями с образованием новой цепи, комплементарной родительской. Так как этот процесс происходит на каждой разделившейся цепи исходной молекулы, то в результате образуются две двухцепочечные структуры, идентичные родительской ДНК. Такой способ репликации получил название полуконсервативного, поскольку в каждой из вновь образовавшихся молекул одна цепь является старой (родительской), а другая — вновь синтезированной (дочерней). Этот механизм обеспечивает возможность такого распре-

деления ДНК между делящимися клетками, при котором каждая дочерняя клетка получает гибридную двухцепочечную молекулу ДНК, состоящую из родительской и вновь синтезированной цепи.

После установления химической природы наследственного материала проблема самовоспроизведения (репликации) хромосом, а, точнее — генотипа, превратилась в проблему репликации ДНК. Первостепенное значение для решения этой проблемы имела разработка модели строения ДНК Ф. Криком и Дж. Уотсоном в 1953 г.

Структура двойной спирали позволяла представить простой механизм репликации ДНК: двойная спираль сначала раскручивается, цепи расходятся, а затем каждая одноцепочечная половина молекулы ДНК достраивается до целой двухцепочечной молекулы: последовательность нуклеотидов вновь синтезирующихся цепей определяется правилом комплементарности оснований и последовательностью нуклеотидов имеющейся цепи. Иначе говоря, имеющиеся нуклеотидные цепи служат матрицей для синтеза новых цепей; в результате получают две двухцепочечные молекулы ДНК, идентичные исходной молекуле.



Проверьте свои знания:



1. Какие условия должны соблюдаться, чтобы механизм процесса репликации проходил в клетке соответственно и новые нити ДНК были комплементарны друг другу?
2. В каком виде и каких органоидах хранится информация о белках в клетках эукариот?
3. Какой фермент отвечает за образование комплементарной цепи ДНК?
4. Что является матрицей при удвоении ДНК?
5. В молекуле ДНК миллион нуклеотидов. Сколько нуклеотидов потребуется при репликации (удвоении) ДНК?



Что необходимо для репликации ДНК?



Фрагмент ДНК имеет следующий состав нуклеотидов:

АТГЦЦГТГЦТАЦГГЦАЦГ

Напишите состав нуклеотидов дочерних цепей, образовавшихся в процессе репликации данного фрагмента. Укажите старые и новые нуклеотидные цепи.



1. Почему не белки или углеводы, а именно молекула ДНК обладает способностью к репликации? С какими особенностями строения ДНК это связано?
2. Что такое единица репликации и прерывистый синтез цепей ДНК? Почему молекула ДНК не реплицируется сразу целиком?



1. В молекуле ДНК из 960 пуриновых оснований 420 составляет гуанин. Определите, какое количество аденина, гуанина, тимина и цитозина потребуется для синтеза нуклеотидов, чтобы обеспечить репликацию данной молекулы.
2. Допустим, что ДНК в клетках кишечной палочки синтезируется со скоростью 100 000 нуклеотидов в минуту и для репликации хромосомы требуется 10 мин.

- Какова длина хромосомы кишечной палочки в парах нуклеотидов? Какова физическая длина этой двуспиральной молекулы хромосомы?
3. Молекула ДНК имеет относительную молекулярную массу 69 000, в том числе 8625 приходится на долю адениловых нуклеотидов. Найдите количество адениловых, тимировых, гуаниловых и цитидиловых нуклеотидов, содержащееся в молекулах ДНК после репликации исходной молекулы. Относительная молекулярная масса одного нуклеотида в среднем составляет 345.
 4. Длина фрагмента молекулы ДНК составляет 720 нм; на долю цитидиловых нуклеотидов в данном фрагменте приходится 15%. Определите относительную молекулярную массу соответствующего фрагмента обеих молекул ДНК после репликации исходной молекулы, а также процентное содержание и суммарное количество всех нуклеотидов, которые входят в состав фрагментов этих молекул ДНК.



Подготовьте сообщение и электронную презентацию по теме: "Механизм репликации ДНК".

§ 15. ЭКСПЕРИМЕНТЫ МЕЗЕЛСОНА И СТАЛЯ. ПРАВИЛА ЧАРГАФФА

Сегодня на уроке вы:

- изучите эксперименты Мезелсона и Сталя, правила Чаргаффа;
- научитесь описывать процесс репликации дезоксирибонуклеиновой кислоты на основе правил Чаргаффа.

Знаете ли вы?

- Что подтвердил эксперимент Мезелсона и Сталя? Каковы характеристики правил Чаргаффа?

Ключевые понятия:

- эксперимент Мезелсона и Сталя
- правила Чаргаффа

Эксперимент Мезелсона и Сталя — эксперимент, проведенный двумя молекулярными биологами — Метью Мезелсоном и Франклином Сталем в 1958 г. Он показал, что репликация ДНК имеет полуконсервативный характер. Это означает, что каждая дочерняя

двойная спираль ДНК состоит из одной старой (матричной) цепи и из одной вновь синтезированной цепи.

Предварительные гипотезы. После открытия Уотсоном и Криком двойной спирали ДНК было предложено несколько возможных механизмов ее репликации (рис. 41). Первую гипотезу полуконсервативной репликации ДНК предложили сами Уотсон и Крик.

Гипотеза консервативной репликации ДНК предполагает, что материнская двойная спираль как целое выступает в качестве матрицы для синтеза дочерней спирали, состоящей из двух новых цепочек. Эта гипотеза подразумевает большую роль гистонов в процессе репликации.

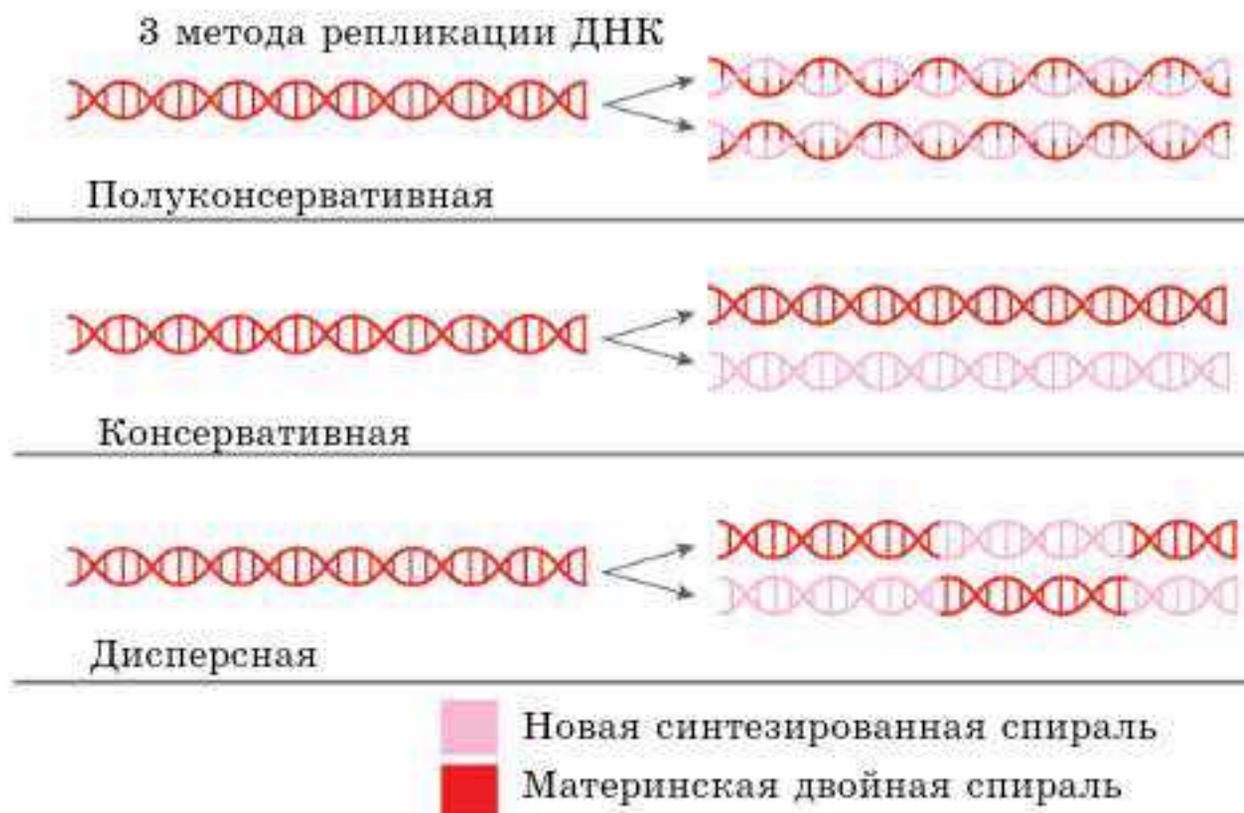


Рис. 41. Гипотетические механизмы репликации ДНК: полуконсервативный, консервативный и дисперсный

Гипотеза дисперсной репликации возникла как попытка объяснить, каким образом клетка может решить проблему раскручивания длинных дуплексов при копировании ДНК. Согласно этой гипотезе, для предотвращения суперскручивания ДНК при репликации в нее через каждые 5 нуклеотидных остатков вносятся разрывы, которые “зашиваются” после того, как излишнее напряжение снимется с молекулы. В результате дочерняя (вновь синтезируемая цепь) состоит из чередующихся старых и новых участков длиной по 5 нуклеотидных остатков. То же верно и для материнской цепи.

Каждая из этих гипотез предполагает определенное распределение старой ДНК в молекулах, образующихся после завершения репликации. По гипотезе консервативной репликации, одна из молекул будет полностью старой, а вторая — полностью новой. Полуконсервативный синтез должен приводить к формированию молекул, которые содержат по одной старой и одной новой цепи. Модель дисперсной репликации же предсказывает, что каждая цепь каждой молекулы ДНК будет состоять из чередующихся старых и новых участков. Таким образом, если установить, какой из этих случаев наблюдается в природе, можно определить верную модель.

В 1957 г. Мезелсон, Сталь и Джером Виноград опубликовали статью о новом методе изучения молекулярного веса и парциального удельного объема макромолекул (например, ДНК) — равновесном ультрацентрифугировании в градиенте плотности. Этот метод позволяет разделять молекулы ДНК по их плотности: каждая молекула остановится в том месте градиента, где плотность раствора совпадает с ее плавучей плотностью. Авторы применили этот метод для разделения молекул ДНК, содержащих изотопы азота ^{14}N и ^{15}N . ^{15}N не радиоактивен,

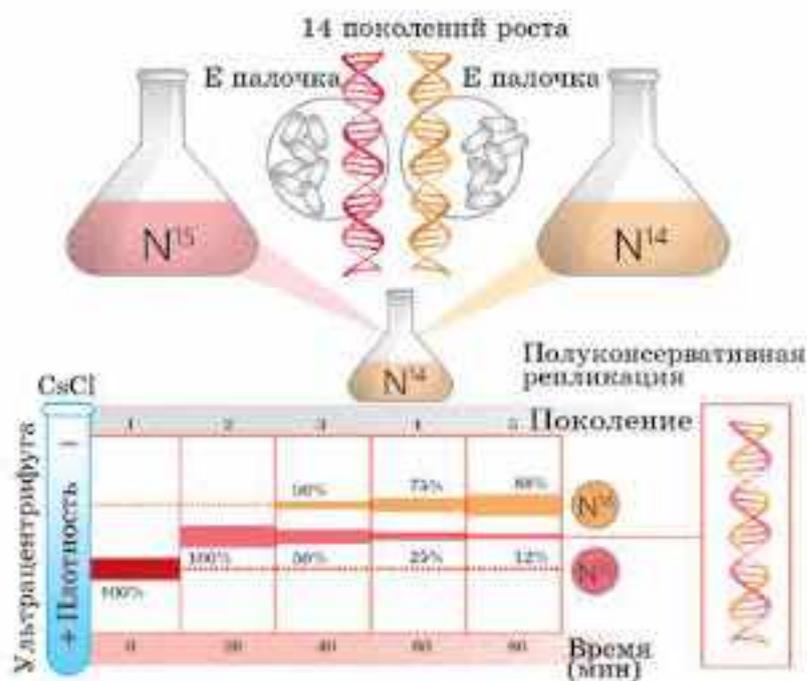


Рис. 42. Схема эксперимента Мезелсона и Сталя

Для того чтобы установить механизм репликации, *E. coli*, которые в течение нескольких поколений росли в ^{15}N -содержащей среде (а значит, их ДНК содержала только ^{15}N), были перенесены в ^{14}N -содержащую среду, где им было позволено разделить только один раз. Плотность выделенной из этих клеток ДНК оказалась больше плотности ДНК бактерий, выращенных в среде, богатой ^{14}N , но меньше плотности ДНК бактерий, выращенных в ^{15}N среде. Это противоречило гипотезе о консервативном характере репликации ДНК, при котором ДНК разделились бы на две фракции с высокой и низкой плотностью, но не с промежуточной. Таким образом, первая гипотеза была отвергнута.

Однако полученный результат не исключал дисперсного механизма репликации, при котором участки материнской ДНК чередуются с участками дочерней ДНК. Чтобы выяснить, какой из оставшихся механизмов верен, была проанализирована плотность ДНК второго поколения бактерий. По гипотезе дисперсной репликации плотность ДНК второго поколения бактерий должна быть одинаковой для всех молекул и занимать промежуточное положение между плотностью ДНК клеток первого поколения и плотностью самой легкой ДНК. Оказалось, однако, что клетки второго поколения содержали примерно равные количества легких и гибридных ДНК. Этот факт позволил исключить гипотезу дисперсного механизма репликации.

Правила Чаргаффа — система эмпирически установленных правил, описывающих количественные соотношения между различными типами азотистых оснований в ДНК. Правила были сформулированы в результате работы группы биохимика Эрвина Чаргаффа в 1949—1951 гг.

В работах Чаргаффа наблюдалась так называемая тетрануклеотидная теория, согласно которой, считалось, что ДНК состоит из повторяющихся блоков по четыре разных азотистых основания (аденин,

а лишь тяжелее ^{14}N . Содержащие тяжелый изотоп молекулы ДНК функциональны и могут удваиваться.

Мезелсон и Сталя показали, что, если вырастить несколько поколений бактерий *Escherichia coli* (*E. coli*) в среде, богатой ^{15}N или ^{14}N , а затем центрифугировать их ДНК в градиенте плотности хлористого цезия, то окажется, что более тяжелая ^{15}N -ДНК останавливается ближе ко дну центрифужной пробирки, чем ^{14}N -ДНК (рис. 42).

тимин, гуанин и цитозин) в каждом. Чаргаффу с сотрудниками удалось разделить нуклеотиды ДНК с помощью бумажной хроматографии и определить точные количественные соотношения нуклеотидов разных типов. Они значительно отличались от эквимольных, которых можно было бы ожидать, если бы все четыре типа были представлены в равных пропорциях. Соотношения, обнаруженные Чаргаффом для аденина (А), тимина (Т), гуанина (Г) и цитозина (Ц), оказались следующими:

1. Содержание аденина равно содержанию тимина, а содержание гуанина — количеству цитозина: $A = T$, $G = C$ (рис. 43).

2. Количество пуринов равно количеству пиримидинов: $A + G = T + C$.

3. Количество оснований с 6 аминогруппами равно количеству оснований с 6 кетогруппами: $A + C = G + T$ (это правило следует из первого). Вместе с тем, соотношение доли $G + C$ (содержание ГЦ) может быть разным в ДНК разных видов. В одних преобладают пары АТ, в других — ГЦ.

Правила Чаргаффа вместе с данными рентгеноструктурного анализа сыграли решающую роль в расшифровке структуры ДНК Дж. Уотсоном и Ф. Криком.



Эрвин Чаргафф

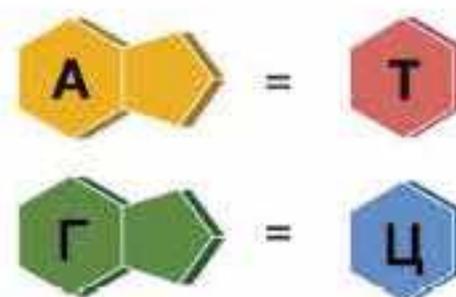


Рис. 43. Правило Чаргаффа



Проверьте свои знания:



1. Какой объект использовался в эксперименте Мезелсона и Сталя?
2. Что показал эксперимент Мезелсона — Сталя? Расскажите о данном эксперименте.



1. Какая нить ДНК при репликации является тяжелой, а какая — легкой?
2. Дайте определение правилам Чаргаффа.
3. Какую роль сыграли правила Чаргаффа в расшифровке структуры ДНК?
4. Назовите пуриновые и пиримидиновые азотистые основания. Какая закономерность прослеживается между ними?



Дана цепь ДНК: ЦТГ–ЦГТ–ТАЦ–ЦАА.
Чтобы определить количество (%) нуклеотидов в этом гене, необходимо использовать принцип комплементарности. Достройте вторую цепь ДНК.
2-я цепь ДНК:
Найдите количество нуклеотидов в двух цепях, из них $A = 6$. Составьте пропорцию:
Определите процентное содержание Т-, Г-, Ц-нуклеотидов.
Определите длину этого гена.



Подготовьте электронную презентацию по теме урока.

§ 16. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ МОЛЕКУЛ РИБОНУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

Сегодня на уроке вы:

- изучите строение и функции молекул рибонуклеиновых кислот;
- научитесь различать строение и функции типов рибонуклеиновых кислот.

Знаете ли вы?

- Каково значение матричной РНК в жизнедеятельности клетки? Где синтезируется матричная РНК? Чем отличается транспортная РНК от матричной РНК? Какова роль транспортной РНК в жизнедеятельности клетки?

Ключевые понятия:

- матричная РНК
- транспортная РНК
- рибосомальная РНК
- антикодон

Рибонуклеиновые кислоты бывают трех типов: *матричная* (мРНК), или *информационная* (иРНК), *транспортная* (тРНК) и *рибосомальная* (рРНК).

Матричная РНК. Перенос информации от ДНК на белоксинтезирующую систему клетки осуществляет мРНК, выполняющая

роль матрицы, у мРНК на 5'-конце содержится определенная последовательность рибонуклеотидов — шапочки (кэп), на другом 3'-конце в мРНК содержится полиадениловая последовательность (поли-А). Кэп необходим для специфического узнавания в процессе трансляции, а поли-А является фактором стабилизации всей молекулы мРНК.

Строение иРНК или мРНК. Молекула имеет однонитевое строение и является полимером. Мономером РНК является нуклеотид — это остатки трех веществ, в состав которых входит азотистое основание, остаток фосфорной кислоты и сахар (пептоза). Рибонуклеиновая кислота напоминает по своему строению одну цепь ДНК с разницей: вместо азотистого основания Т — азотистое основание У, и вместо пятиуглеродного сахара дезоксирибозы — рибоза (рис. 44).

Азотистые основания, входящие в состав нуклеотидов: гуанин, аденин, цитозин и урацил. Аденин и гуанин относятся к пуриновым основаниям, цитозин и урацил — к пиримидиновым.

Информационные или матричные РНК синтезируют участок одной из двух ДНК-цепочек после того, как на этот участок производит воздействие фермент РНК-полимераза. иРНК может составлять до 5% всех РНК в клетке. Матричная РНК умеет переписывать наследственную информацию с ДНК-хромосом и после переписки может переносить ее к рибосомам. В уникальных последовательностях нуклеотидов иРНК зашифровывается информация о структуре белка.

Молекулы РНК концентрируются в цитоплазме, митохондриях, пластидах, рибосомах и ядрах клеток.

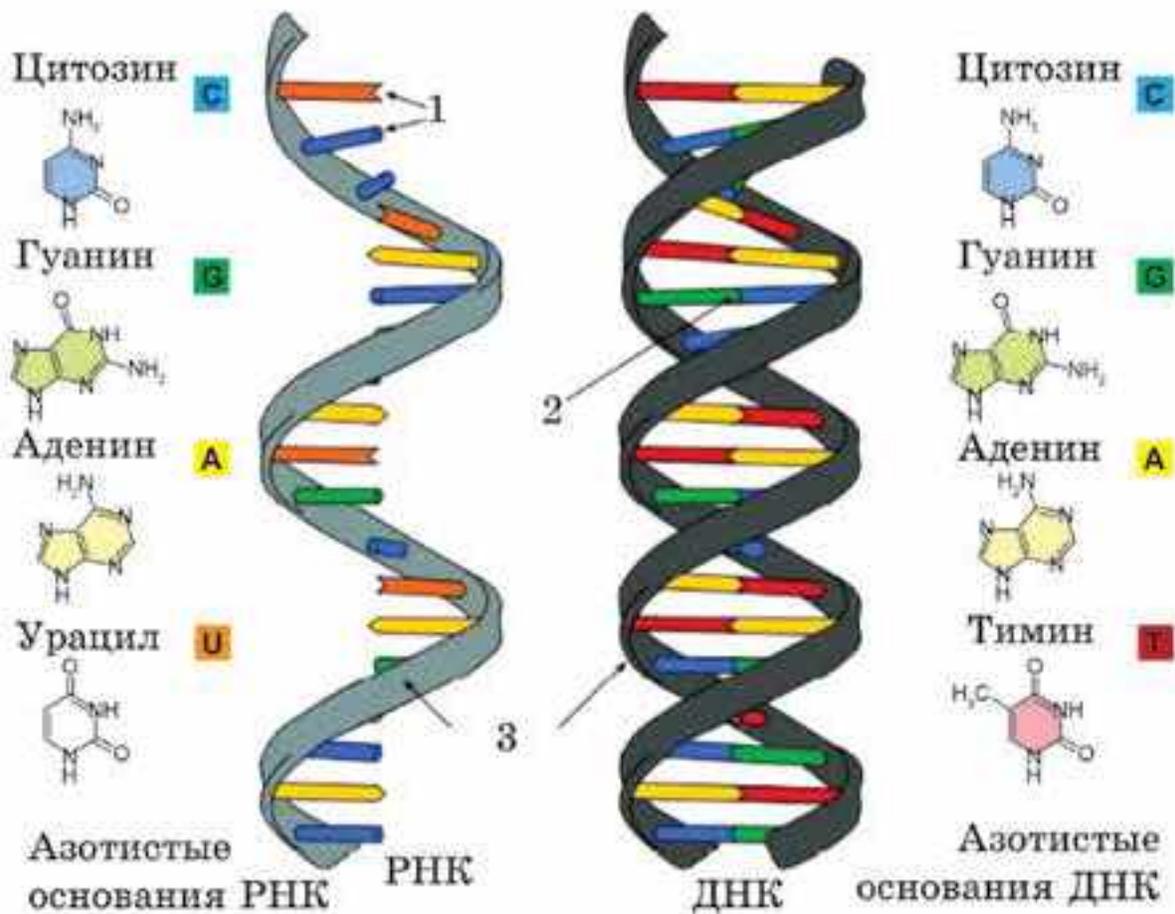


Рис. 44. Отличие ДНК и РНК:

1 — азотистые основания; 2 — пара азотистых оснований; 3 — спираль сахарофосфатов

Транспортная РНК. Первичная структура тРНК укладывается в схему, напоминающую по строению лист клевера. В тРНК есть участки, взаимодействующие с рибосомой, места для связывания с аминокислотами и ферментами, а также специфическая последовательность трех нуклеотидов (триплет), называемая *антикодоном* (рис. 45).

Транспортные РНК — это самые маленькие по размерам рибонуклеиновые кислоты в клетках. Транспортные РНК синтезируются в ядре, на ДНК и далее транспортируются в цитоплазму. Каждая вновь синтезированная тРНК переносит на себе определенные виды аминокислот к рибосомам, где аминокислоты соединяются в особых последовательностях пептидными связями, — эту последовательность задает матричная РНК.

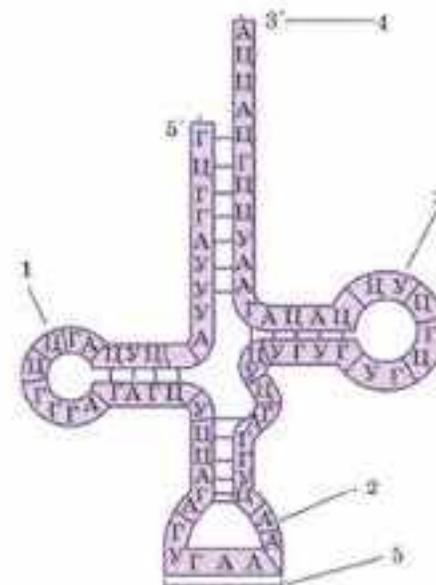
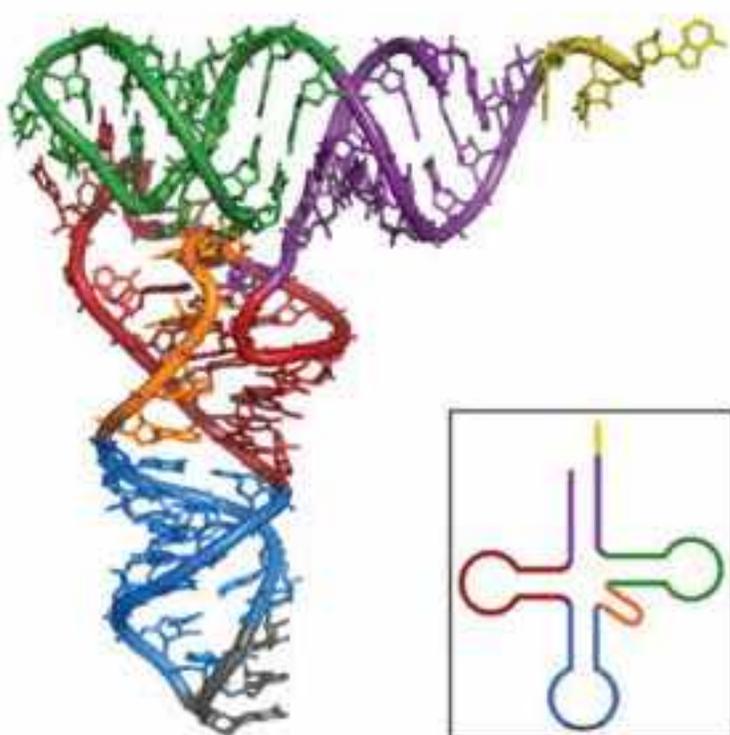


Рис. 45. Транспортная РНК

1 — петля 1; 2 — петля 2; 3 — петля 3; 4 — акцепторный конец; 5 — антикодон

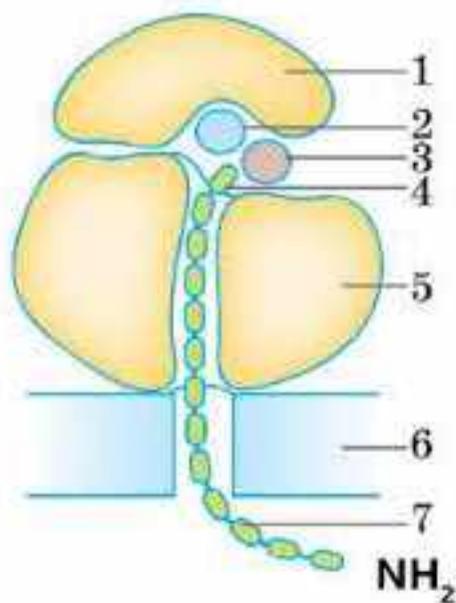


Рис. 46. Строение рибосомы:

- 1 — малая субъединица;
- 2 — иРНК; 3 — тРНК;
- 4 — аминокислота;
- 5 — большая субъединица;
- 6 — мембрана эндоплазматической сети;
- 7 — полипептидная цепь

акцепторного стебля. *Антикодон* — три нуклеотида, “опознающие” кодон иРНК. Следует подчеркнуть, что конкретная тРНК может транспортировать строго определенную аминокислоту, соответствующую ее антикодону. Специфичность соединения аминокислоты и тРНК достигается благодаря свойствам фермента аминоксил-тРНК-синтетаза.

Рибосомальная РНК. Рибосома эукариот включает 2 субъединицы, при этом большая субчастица (60S) содержит 3 разного размера РНК и около 49 белков; малая субчастица (40S) содержит 1 молекулу рРНК и около 33 белков (рис. 46).

Рибосомные РНК синтезируются в ядрышке и составляют примерно 85—90% всех РНК клетки. В комплексе с белками они входят в состав рибосом и осуществляют синтез пептидных связей между аминокислотными звеньями при биосинтезе белка. Образно говоря, это — молекулярная вычислительная машина, переводящая тексты с нуклеотидного языка ДНК и РНК на аминокислотный язык белков.



Проверьте свои знания:



1. Как и где происходит синтез мРНК?
2. Какой фермент участвует в биосинтезе мРНК?
3. Куда доставляет информацию мРНК?
4. Где концентрируются РНК?
5. Каковы особенности строения тРНК?
6. Куда транспортируются тРНК из ядра?
7. Назовите функции тРНК.
8. Что называют антикодоновой петлей у тРНК?
9. Антикодон — это...
10. Какова функция рРНК?



Почему иРНК обладает строгим соотношением своих компонентов локализованному участку молекулы ДНК?



Установите соответствие между типами РНК и функциями, которые они выполняют в клетке.

Рибонуклеиновые кислоты	Функции рибонуклеиновых кислот
А. иРНК	1. Перенос информации о первичной структуре белка
Б. тРНК	2. Кодировывает и транспортирует аминокислоты к месту синтеза
В. рРНК	3. Строит тело рибосомы



1. В молекуле тРНК 40% – А, 10% – У, 30% – Г и 20% – Ц. Почему не соблюдается принцип комплементарности? Каков процентный состав нуклеотидов гена, кодирующего данную тРНК?
2. Химический анализ показал, что 16% от общего числа нуклеотидов данной иРНК приходится на аденин, 29% — на гуанин, 42% — на цитозин. Определите процентный состав азотистых оснований ДНК, "слепок" с которой является данная иРНК.



Составьте синквейн на тему РНК. Запишите в тетрадь.



Подготовьте электронную презентацию по теме урока.

§ 17. СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ МОЛЕКУЛ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ И РИБОНУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

Сегодня на уроке вы:

- изучите сходства и различия в строении молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты и рибонуклеиновых кислот;
- научитесь сравнивать строение молекул рибонуклеиновых кислот и дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Знаете ли вы?

- Чем отличаются по структуре биополимеры ДНК от РНК? Чем отличаются между собой РНК? Чем отличаются функции ДНК от информационной РНК, транспортной РНК и рибосомальной РНК? Каковы отличия по функциям информационной, транспортной и рибосомальной РНК?

Молекулы РНК в отличие от ДНК являются однонитевыми структурами. Схема построения РНК аналогична ДНК: основу образует сахарно-фосфатный остов, к которому присоединяются азотистые основания (рис. 47).

По первоначальным представлениям считалось, что фундаментальной основой

Ключевые понятия:

- ДНК
- мРНК
- тРНК
- рРНК

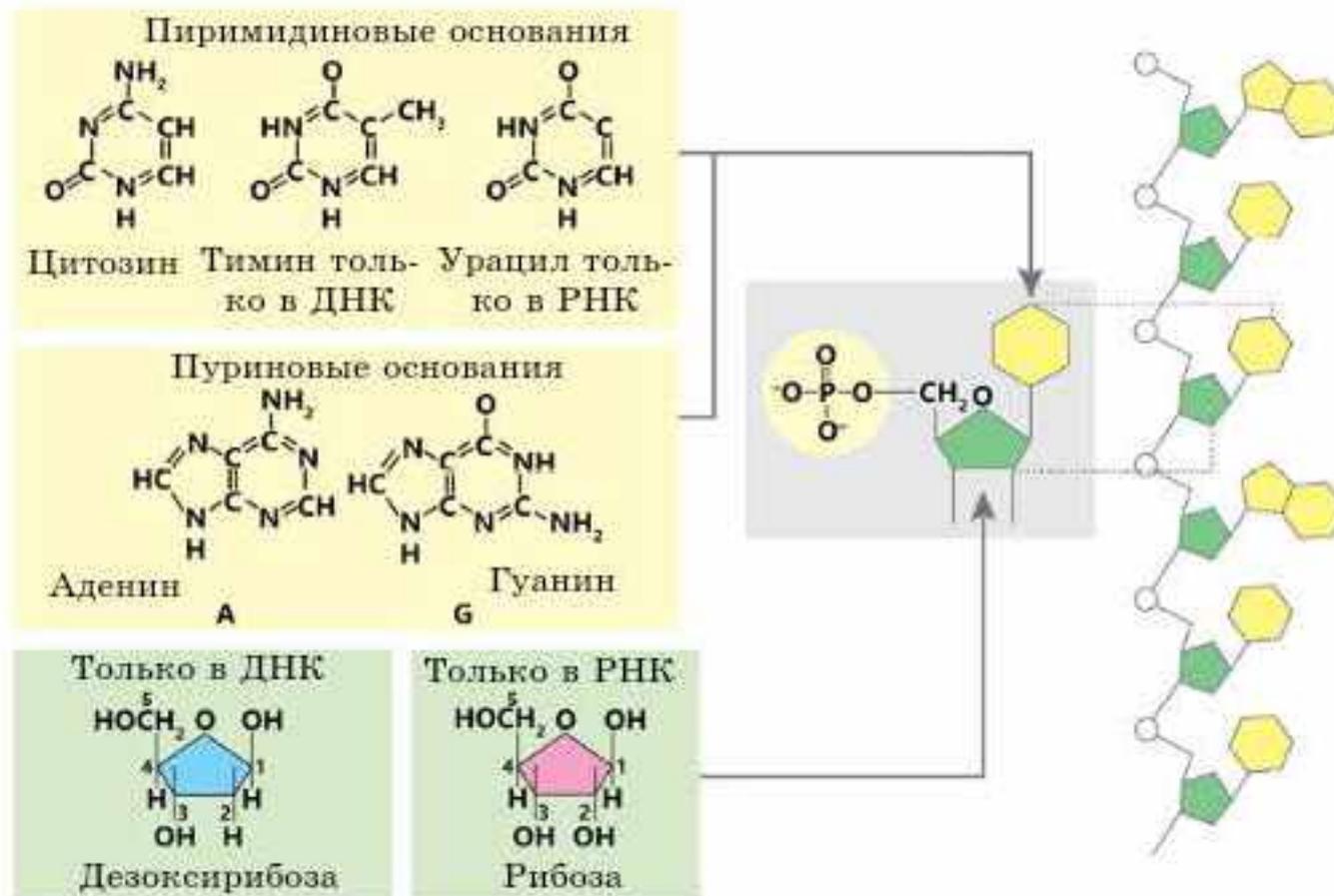


Рис. 47. Структура ДНК и РНК

жизни являются белковые молекулы. Однако научные исследования позволили выявить тот важный аспект, который отличает живую природу от неживой, — это и нуклеиновые кислоты.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — это макромолекула, которая хранит в себе и передает из поколения в поколение наследственную информацию. В клетках же основная функция молекулы ДНК — это сохранение точной информации о строении белков и РНК. У животных и растений молекула ДНК содержится в составе ядра клетки, в хромосомах. С химической точки зрения, молекула ДНК состоит из фосфатной группы, азотистого основания и дезоксирибозы пятиуглеродного сахара. В пространстве она представлена как две спирально закрученные нити. Азотистые основания — это аденин, гуанин, цитозин и тимин, причем соединяются они между собой только по принципу комплементарности — гуанин с цитозином, а аденин с тимином. Расположение нуклеотидов в различной последовательности позволяет кодировать различную информацию о типах РНК, участвующих в процессе синтеза белка.

Молекула РНК, как и ДНК, обязательно содержится в клетках всех живых организмов. Их строение во многом совпадает — РНК, так же, как и ДНК, состоит из мономеров — нуклеотидов, которые представлены в виде фосфатной группы, азотистого основания и сахара рибозы. Расположение нуклеотидов в различной последовательности позволяет кодировать аминокислотный состав белка. РНК бывают трех видов: иРНК — отвечает за передачу информации, рРНК — является

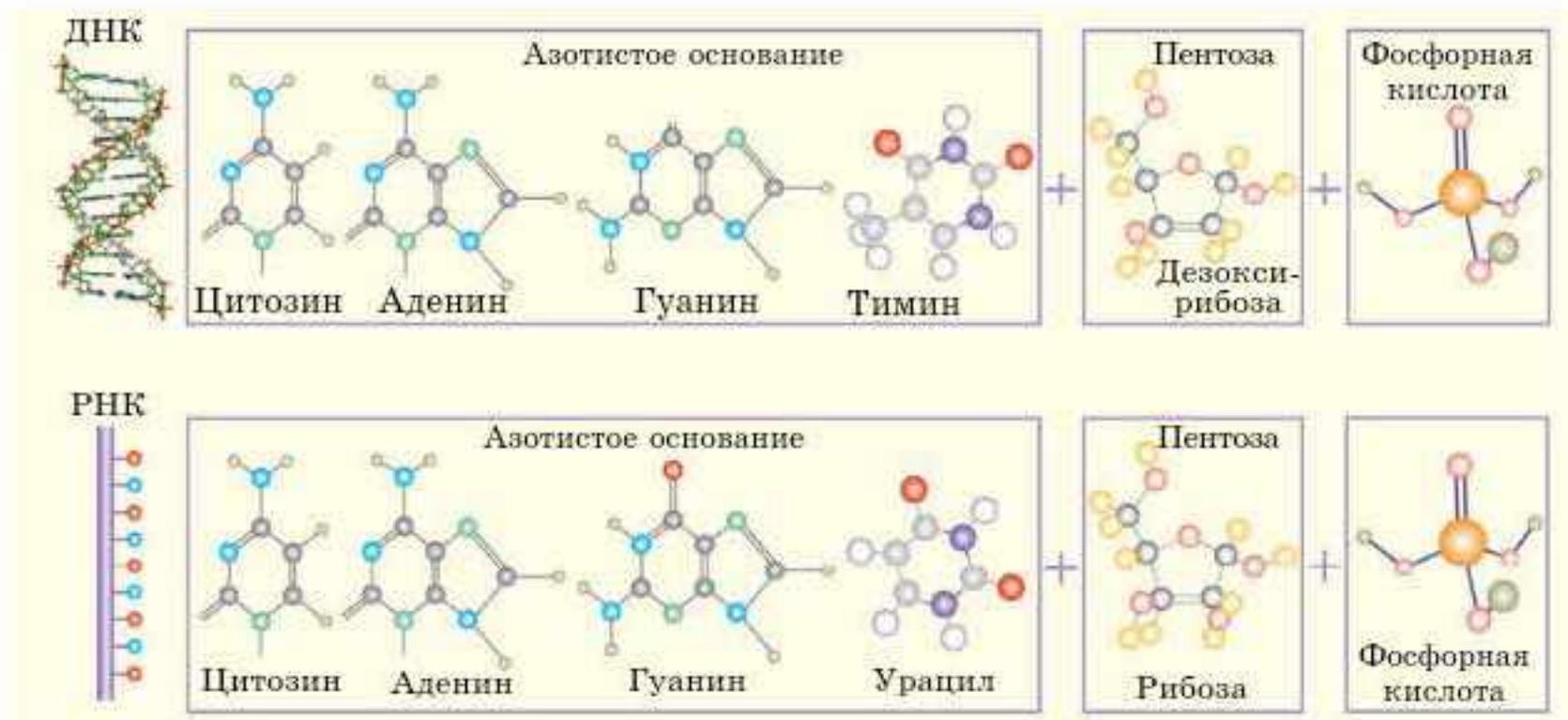


Рис. 48. Сравнение и различие в строении молекул ДНК и РНК

составляющей рибосом, тРНК — отвечает за доставку аминокислот к рибосомам. Так называемая матричная РНК используется всеми клеточными организмами для синтеза белка. У отдельных молекул РНК можно отметить собственную ферментативную активность. Проявляется она способностью как бы “разрывать” другие молекулы РНК или же соединять два РНК-фрагмента. РНК также является составной частью геномов большинства вирусов, у которых она выполняет ту же функцию, что и у высших организмов — макромолекула ДНК.

Сравнение. Итак, мы выяснили, что оба эти понятия относятся к нуклеиновым кислотам с разными функциями: РНК занимается переносом биологической информации, записанной в молекулах ДНК, которая, в свою очередь, отвечает за сохранение информации и передает ее по наследству. Молекула РНК — такой же полимер, как и ДНК, только более короткий. Кроме того, ДНК представляет собой двойную цепь, а РНК — это одноцепочная структура (рис. 48).

Выводы:

1. В состав ДНК входят дезоксирибонуклеотиды, в состав РНК — рибонуклеотиды.
2. Азотистые основания в молекуле ДНК — тимин, аденин, цитозин, гуанин; в РНК вместо тимина присутствует азотистое основание урацил, но он так же, как тимин, комплементарен аденину.
3. ДНК является матрицей для транскрипции, она хранит генетическую информацию. РНК участвует в синтезе белка.
4. У ДНК двойная цепь, закрученная в спираль; у РНК — одинарная.
5. ДНК и РНК есть в ядре, пластидах, митохондриях.

**Проверьте свои знания:**

1. Какие химические свойства ДНК обуславливают ее роль как носителя наследственной информации?
2. Какие не прямые (косвенные) доказательства роли ДНК вы знаете?
3. Какие ферменты обеспечивают репликацию ДНК?
4. Назовите сходство и различия в строении ДНК и РНК? Что общего в свойствах этих молекул?



Сравните функции ДНК и РНК.



Сравните строение, свойства и функции ДНК и РНК. Заполните в тетради таблицу.

Критерии для сравнения	ДНК	РНК
Местонахождение в клетке		
Местонахождение в ядре		
Строение молекулы		
Мономеры		
Состав нуклеотида		
Типы нуклеотидов		
Свойства		
Функции		



Дискуссия "Что из нуклеиновых кислот главнее в биосинтезе белка?"



ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБОБЩЕНИЯ И СИСТЕМАТИЗАЦИИ ЗНАНИЙ ПО РАЗДЕЛУ

“Углеводы”

1. Общая формула углеводов условно принята...
2. К моносахаридам относятся...
3. Какие вещества образуются в организме в результате полного окисления глюкозы?
4. Появление синего окрашивания при добавлении к исследуемому веществу йода является признаком качественной реакции на...
5. Верны ли следующие утверждения о свойствах глюкозы?

А. Раствор глюкозы проводит электрический ток.	3) верны оба утверждения;
Б. Для глюкозы характерна реакция брожения.	4) оба утверждения неверны.
6. В схеме превращений: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow X \rightarrow C_2H_5OC_2H_5$ веществом “X” является:

1) C_2H_5OH	2) C_2H_5COOH	3) CH_3COOH	4) $C_6H_{11}OH$
---------------	-----------------	---------------	------------------
7. В организме человека глюкоза является...
8. Установите соответствие между молекулярной формулой вещества и классом, к которому оно принадлежит.

Формула вещества	Класс
А) $C_6H_{12}O_6$	1) простые эфиры;
Б) $C_6H_5C_2H_5$	2) сложные эфиры;
В) $C_6H_5CH_2OH$	3) углеводы;
Г) $C_6H_5COOCH_3$	4) углеводороды;
	5) спирты;
	6) альдегиды.
9. Для крахмала и целлюлозы верны следующие утверждения:
 - 1) имеют общую формулу $(C_6H_{10}O_5)_n$;
 - 2) имеют одинаковую степень полимеризации;
 - 3) являются природными полимерами;
 - 4) вступают в реакцию “серебряного зеркала”;
 - 5) не подвергаются гидролизу;
 - 6) состоят из остатков молекул глюкозы.
10. Смешали 100 г 10%-го и 200 г 5%-го раствора глюкозы. Массовая доля глюкозы в полученном растворе ____%. (Запишите число с точностью до сотых.)

“Белки”

1. Что такое белки?
2. Как называют молекулы белков?
3. Чем отличаются белки по составу элементов?
4. Что является мономером белков?
5. Каково строение аминокислот?
6. Чем отличаются аминокислоты друг от друга?
7. Почему белки называют полипептидами?
8. Какая структура белка формируется из полипептидной цепи?
9. Почему синтез белка в живой клетке называют матричным?
10. Чем создается разнообразие белков и их специфичность?
11. Чем отличаются белки друг от друга?
12. Установите соответствие между белками и их функциями:

Белки	Функции
1	2
А. Кератин	1. Строительная
Б. Гемоглобин	2. Запасающая

1	2
В. Актин	3. Защитная
Г. Антитела	4. Двигательная
Д. Миозин	5. Транспортная
Е. Фибриноген	6. Ферментативная
Ж. Коллаген	7. Регуляторная
З. Альбумин	
И. Каталаза	
К. Пепсин	
Л. Инсулин	

“Нуклеиновые кислоты”.

1. На фрагменте одной нити ДНК нуклеотиды расположены в последовательности: А-А-Г-Т-Ц-Т-А-Ц-Г-Т-А-Т.

Определите процентное содержание всех нуклеотидов в этом гене и его длину.

2. В молекуле ДНК на долю цитидиловых нуклеотидов приходится 18%. Определите процентное содержание других нуклеотидов в этой ДНК.

3. В молекуле ДНК обнаружено 880 гуаниловых нуклеотидов, которые составляют 22% от общего числа нуклеотидов в этой ДНК. Определите:

а) сколько других нуклеотидов в этой ДНК;

б) какова длина этого фрагмента.

4. Дана молекула ДНК с относительной молекулярной массой 69 000, из них 8625 приходится на долю адениловых нуклеотидов. Найдите количество всех нуклеотидов в этой ДНК. Определите длину этого фрагмента.

5. В молекуле ДНК тиминные нуклеотиды составляют 10% от общего количества. Определите процентное содержание других видов нуклеотидов.

6. В ДНК зародыша сосны 21% нуклеотидов с аденином. Определите содержание (в %) нуклеотидов с тиминном, цитозином и гуанином в молекуле ДНК.

7. В одной молекуле ДНК нуклеотиды с цитозином составляют 11% от общего числа нуклеотидов. Определите количество (в %) других нуклеотидов в молекуле ДНК.

8. Сколько содержится адениновых, тиминных и цитозиновых нуклеотидов (в отдельности) во фрагменте молекулы ДНК, если в нем обнаружено 300 гуаниновых нуклеотидов, которые составляют 20% от общего количества нуклеотидов в этом фрагменте молекулы ДНК? Какова длина этого фрагмента ДНК?

9. Определите длину фрагмента ДНК, если ее цепочка состоит из 350 гуаниновых и 300 тиминных нуклеотидов.

10. В молекуле ДНК находится 1250 нуклеотидов с тиминном, что составляет 20% от их общего числа. Определите, сколько нуклеотидов с аденином, цитозином и гуанином содержится в отдельности в молекуле ДНК. Ответ поясните.

11. Участок молекулы ДНК имеет следующую структуру: ЦЦАТТАГГЦЦААГГТЦГТАТА. Определите структуру второй цепи ДНК и число тройных водородных связей на этом участке молекулы ДНК.

12. Участок молекулы ДНК, кодирующий часть полипептида, имеет следующее строение: АЦЦАТАГТЦЦААГГА. Определите число двойных и тройных водородных связей на этом участке молекулы.

13. На фрагменте одной цепи ДНК нуклеотиды расположены в следующем порядке:

Г-Г-Г-Ц-А-Т-А-Т-Г-Ц-Ц-Т-А-Ц-А-Т-... Определите структуру второй цепи ДНК и число двойных водородных связей на этом участке ДНК.

14. Молекулярная масса молекулы ДНК составляет 149 730. Из них 42 435 приходится на долю гуаниловых нуклеотидов. Найдите количество всех нуклеотидов в этой ДНК. Определите длину этого фрагмента ДНК.

15. Молекулярная масса молекулы ДНК равна 72 450. Тиминных нуклеотидов в данной молекуле 73. Определите количество других нуклеотидов и длину молекулы ДНК.

16. В состав молекулы ДНК входит 286 гуаниловых нуклеотидов, а масса всех тиминных нуклеотидов составляет 28 980. Определите количество всех нуклеотидов и молекулярную массу молекулы ДНК.

§ 18. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИЙ ОРГАНОИДОВ В КЛЕТКЕ (ОБЩИЙ ОБЗОР)

Сегодня на уроке вы:

- изучите с общим обзором строение и функции органоидов в клетке;
- научитесь объяснять особенности строения и функции органоидов клетки, видимые под электронным микроскопом.

Знаете ли вы?

- Что называют органоидами клетки? Из молекул каких органических веществ они построены? Чем они могут отличаться друг от друга? Какими органоидами отличаются животная и растительная клетки?

Органеллы, они же органоиды, являются основой правильного развития клетки. Они представляют собой постоянные, т. е. никуда не исчезающие структуры, которые имеют определенное строение, от которого напрямую зависят выполняемые ими функции. Различают органоиды следующих типов: двумембранные, одномембранные и немембранные. Строение и функции органоидов клетки заслуживают особого внимания для теоретического и, по возможности, практического изучения, так как эти структуры, несмотря на свои маленькие, не различимые без микроскопа размеры, обеспечивают поддержание жизнеспособности всех без исключения органов и организма в целом.

Двумембранные органоиды — это пластиды, митохондрии, которые ограничены двумя мембранами.

Одномембранные — органеллы вакуолярной системы, а именно: ЭПС, лизосомы, комплекс (аппарат) Гольджи, различные вакуоли. Существуют также и *немембранные органоиды* — это клеточный центр и рибосомы. Общее свойство мембранных видов органелл — они образуются из биологических мембран. Растительная клетка отличается по строению от животной, чему способствуют процессы фотосинтеза. Строение и функции органоидов клетки указывают на то, что каждый из них обеспечивает бесперебойную работу.

Ключевые понятия:

- *одномембранные органоиды*
- *двумембранные органоиды*
- *немембранные органоиды*



Рис. 49. Строение эукариотической клетки

Клеточная стенка, или матрикс, состоит из целлюлозы и ее родственной структуры — гемицеллюлозы, а также пектинов. Функции стенки — защита от негативного влияния извне, опорная, транспортная (перенос питательных веществ и воды из одной части структурной единицы в другую), буферная.

Ядро образовано двойной мембраной с углублениями — порами, нуклеоплазмой, содержащей в своем составе хроматин, ядрышками, в которых хранится наследственная информация.

Вакуоль — это ни что иное, как слияние участков ЭПС, окруженное специфической мембраной, называемой *тонопластом*, которое регулирует процесс, называемый *выделение*, и обратный ему — поступление необходимых веществ.

ЭПС представляет собой каналы, образованные мембранами двух типов — *гладкими* и *шероховатыми*. Функции ЭПС — синтез органических веществ и транспортная.

Рибосомы выполняют функцию синтеза белка.

К основным органоидам относят: митохондрии, пластиды, клеточный центр, лизосомы, ЭПС гладкая, ЭПС гранулярная, комплекс Гольджи. У растений есть еще пластиды (рис. 49).

Таблица 7

Органоиды клетки и их функции

Органоид (органелла)	Строение	Функции
1	2	3
Цитоплазма	Внутренняя полужидкая субстанция, основа клеточной среды, образована мелкозернистой структурой. Содержит ядро и набор органоидов	Взаимодействие между ядром и органоидами. Транспорт веществ

1	2	3
Ядро	Шаровидной или овальной формы. Покрыто ядерной оболочкой, состоящей из двух мембран, имеющих поры. Содержит полужидкое вещество, называемое кариоплазмой, или клеточным соком	Регулирует все процессы жизнедеятельности клетки, такие, как обмен веществ и энергии, осуществляет передачу наследственной информации
Хромосомы	Хроматин или нити ДНК образуют плотные структуры, называемые хромосомами. Ядрышки — мельчайшие округлые тельца, состоящие из белка и иРНК, где формируются рибосомы	Ядерная оболочка ограничивает ядро от цитоплазмы, кроме того, дает возможность осуществлять обмен между непосредственно ядром и цитоплазмой. В ДНК заключена наследственная информация клетки, поэтому ядро — хранитель всей информации об организме
Клеточная мембрана	Образована мембрана бимолекулярным слоем фосфолипидов, а также различными белками. У растений снаружи покрыта дополнительно клетчаткой	Защитная, обеспечивает форму клеток и клеточную связь, пропускает внутрь клетки необходимые вещества и выводит продукты обмена. Осуществляет процессы фагоцитоза и пиноцитоза
ЭПС (гладкая и шероховатая)	Образована эндоплазматическая сеть системой каналов в цитоплазме. В свою очередь гладкая ЭПС образована, соответственно, гладкими мембранами, а шероховатая ЭПС — мембранами, покрытыми рибосомами	Шероховатая осуществляет синтез белков, а гладкая — синтез углеводов и липидов
Рибосомы	Немембранные органоиды, состоящие из двух субъединиц	Главная функция — синтез белков
Лизосомы	Пузырьки, окруженные мембраной	Пищеварение в клетке
Митохондрии	Покрыты наружной и внутренней мембранами. Внутренняя мембрана имеет многочисленные складки и выступы, называемые кристами. Заполнены прозрачным матриксом. Митохондрии имеют свои ДНК, РНК и рибосомы	Синтезируют молекулы АТФ. Обеспечивают клетку энергией. Органоид дыхания клетки
Пластиды	Тельца, окруженные двойной мембраной. Различают бесцветные (лейкопласты), зеленые (хлоропласты) и красные, оранжевые, желтые (хромопласты)	Лейкопласты накапливают крахмал. Хлоропласты участвуют в процессе фотосинтеза. Хромопласты накапливают каротиноиды
Клеточный центр	Представлен центриолями, состоящими из 9 триплетов-микротрубочек	Участвует в формировании цитоскелета. Участвует в процессе деления клетки
Органоиды движения	Реснички, жгутики, ложноножки	Осуществляют различные виды движения

1	2	3
Комплекс (аппарат) Гольджи	Состоит из полостей, от которых отделяются пузырьки разных размеров	Накапливает вещества, которые синтезируются собственно клеткой. Использование этих веществ или вывод во внешнюю среду
Вакуоль	Одномембранный органоид. Мембрана называется тонопласт	Накопление ионов и поддержание тургорного давления. Вакуоль — это место запаса воды



Проверьте свои знания:



1. Какие органоиды относятся к двумембранным?
2. Одномембранные органоиды – это...
3. Назовите немембранные органоиды.



Перечислите главные органоиды.



Внимательно рассмотрите таблицу 7 "Органоиды клетки и их функции". Сделайте краткий обзор всех органоидов животной и растительной клеток и назовите их функции.



Распределите характеристики соответственно органоидам клетки.

Органоиды	Характеристики	
1. Плазматическая мембрана	А) Транспорт веществ по клетке, пространственное разделение реакций в клетке	И) Одномембранные
2. Ядро	Б) Синтез белка	К) Обеспечение клетки энергией
3. Митохондрии	В) Фотосинтез	Л) Самопереваривание клетки и внутриклеточное пищеварение
4. Пластиды	Г) Движение органоидов по клетке	М) Движение клетки
5. Рибосомы	Д) Хранение наследственной информации	Н) Двумембранные
6. ЭПС гладкая	Е) Немембранные	О) Связь клетки с внешней средой
7. ЭПС гранулярная	Ж) Синтез жиров и углеводов	П) Управление делением ядра
8. Клеточный центр	З) Содержит ДНК	Р) Есть только у растений
9. Комплекс Гольджи		С) Есть только у животных
10. Лизосомы		
11. Жгутики и реснички		



Подготовьте презентацию по теме урока.

§ 19. КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА И ЕЕ ФУНКЦИИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите клеточную стенку и ее функции;
- научитесь объяснять особенности строения и функции клеточной стенки.

Знаете ли вы?

- Что входит в состав клеточных стенок разных организмов?

Клеточная стенка представляет собой жесткую и плотную оболочку, расположенную над цитоплазматической мембраной. Этот элемент характерен для клеток бактерий, грибов и растений. Помимо защиты клетки, жесткая оболочка выполняет и ряд других, не менее важных функций. Клеточная стенка каждого организма имеет ряд особенностей. Например, у бактерий она состоит в основном из *муреина*. Бактериальные штаммы разделяют на грамположительные и грамотрицательные именно благодаря особенностям строения жесткой оболочки. Это и определяет их чувствительность к антибиотикам (рис. 50).

Ключевые понятия:

- муреин
- хитин и глюканы
- целлюлоза
- микрофибриллы
- гемицеллюлоза и пектин
- лигнин
- кутин
- суберин и воск

Если говорить о клеточных стенках грибов, то их основными компонентами считаются *хитин* и *глюканы* (рис. 51). А оболочки водорослей могут состоять из разных полисахаридов — в основном это глюкоза и ее соединения. Состав клеточной оболочки водорослей является очень важным критерием. Стоит вспомнить и о группе диатомовых водорослей, представители которой синтезируют собственную стенку из *кремнезема*.

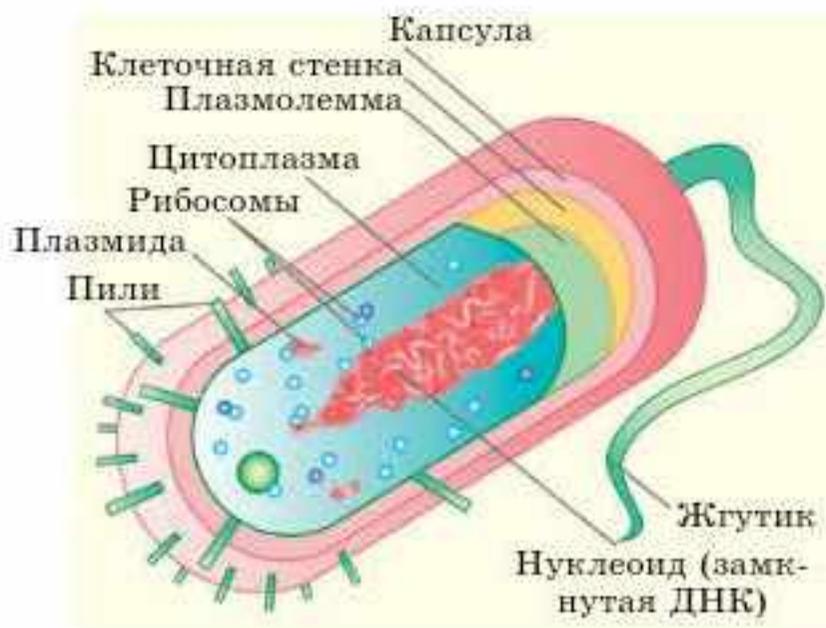


Рис. 50. Строение бактериальной клетки



Рис. 51. Строение клетки грибов

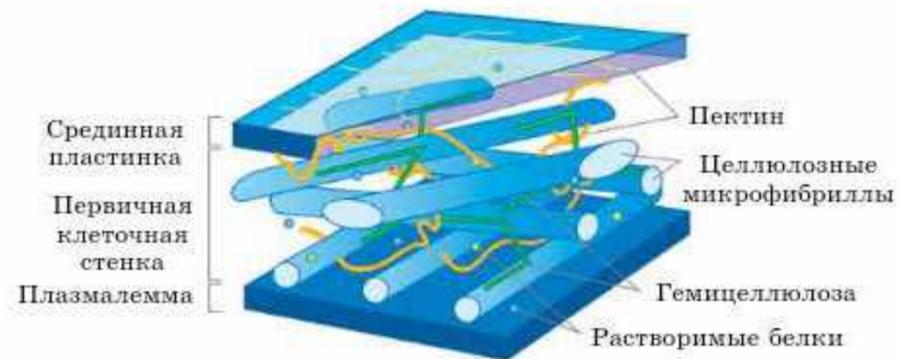


Рис. 52. Схема строения клеточной стенки растений

Клеточная стенка растений и ее функции. Принципы строения жесткой клеточной оболочки удобнее всего изучать на примере растительной клетки. И хотя механическая защита — это одна из самых важных функций клеточной стенки, она имеет намного большее значение: обеспечивает механическую и химическую стойкость клетки; препятствует разрыву клетки в гипотонической среде; клеточная стенка является и ионообменником, так как через нее осуществляется поглощение и высвобождение ионов; принимает участие в транспорте органических соединений.

Строение клеточной стенки. В растительной стенке принято выделять три основных компонента: *каркас, матрикс и инкрустирующие вещества* (рис. 52). Каркас клеточной стенки растения состоит из *целлюлозы*. Благодаря образованию водородных связей, молекулы целлюлозы образуют прочные *микрофибриллы*, которые погружены в основное вещество, или матрикс. Матрикс клеточной оболочки составляет примерно 60% ее общей массы. Он заполняет пространство между микрофибриллами, а также создает прочные связи между макромолекулами, обеспечивает эластичность и прочность этой клеточной структуры. Основными компонентами матрикса являются *гемицеллюлоза* и *пектин* (рис. 52, 53).

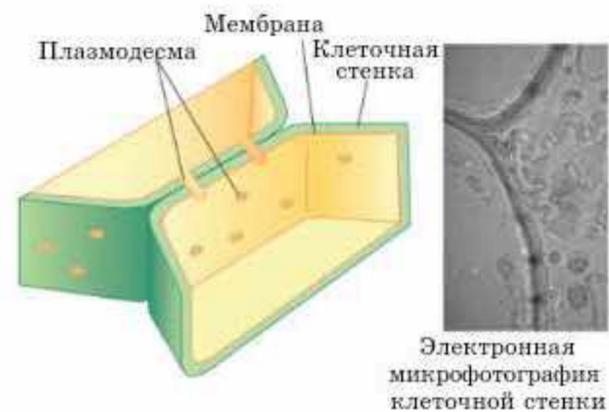


Рис. 53. Клеточная стенка высших растений

Гемицеллюлоза представляет собой полисахарид, по своей структуре сходный с целлюлозой, но с более короткими и разветвленными цепями мономеров. Пектиновые вещества также относятся к полисахаридам, но в их состав также входят остатки метилового спирта. Благодаря образованию химических связей с ионами кальция и магния, пектин принимает участие в формиро-



Рис. 54. Химические изменения клеточной стенки

вании срединных пластинок — мест, где две соседние клетки соединяются между собой.

Большое количество пектина содержится в плодах растений. Инкрустирующие вещества в большинстве случаев представлены *лигнином*, который составляет примерно 30% сухой массы клеточной стенки. Лигнин может откладываться как в виде сплошного слоя, так и в форме отдельных элементов — спиралей, сеток или колец. Это вещество действует как цемент — оно скрепляет волокна целлюлозы между собой. Благодаря лигнификации клеточная стенка становится более стойкой и менее водопроницаемой. Именно лигнин отвечает за одревеснение растений. Довольно часто на внешнюю поверхность клеточной оболочки откладываются такие вещества, как *кутин, суберин* и *воск* (рис. 54). Суберин откладывается на внутреннюю сторону клеточной оболочки, обеспечивая процесс опробковения. Такая клетка становится абсолютно непроницаемой для влаги, поэтому ее содержимое быстро отмирает, а свободное пространство заполняется воздухом.

Основная функция восковых веществ и кутикулы — это защита клеток от проникновения инфекции, а также снижение уровня испарения воды. Можно сказать, что клеточная стенка — это очень важный элемент растительной клетки, который обеспечивает ее нормальное развитие.

**Проверьте свои знания:**

1. Для каких организмов характерна клеточная стенка?
2. Сравните, в чем сходство и различия у бактерий, грибов, растений.
3. Какова функция клеточной стенки у растений?
4. Какова роль гемицеллюлозы и пектина, микрофибрилл в клеточной стенке?
5. За что отвечает лигнин в клеточной стенке?
6. Какие вещества могут откладываться на внешней оболочке?



Смоделируйте клеточную стенку растений.

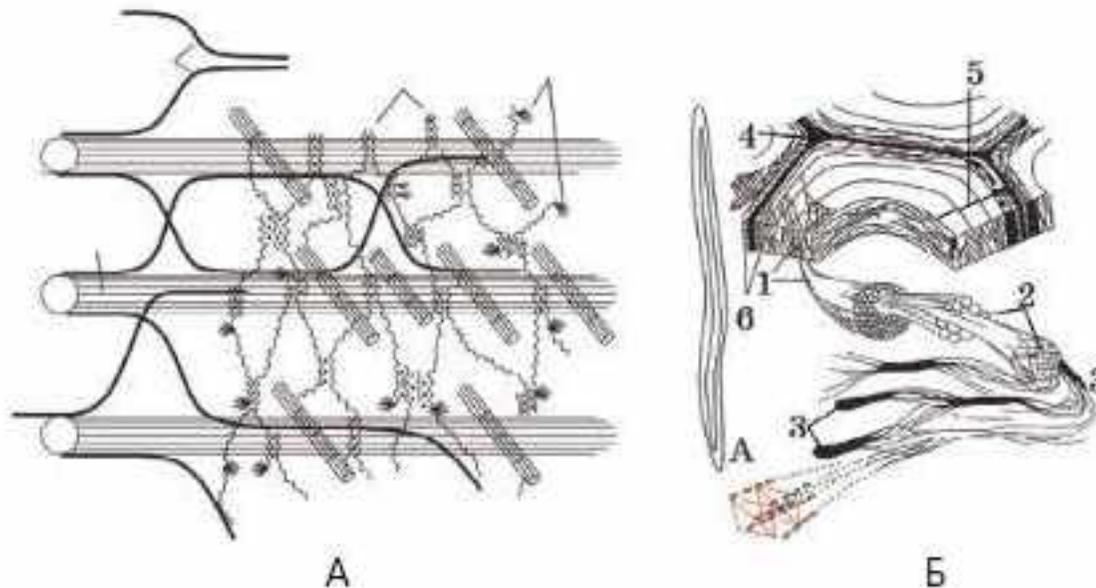


В тетради заполните таблицу сравнения клеточных стенок бактерий, грибов, водорослей, высших растений.

Клеточные стенки	Сходство	Различия
Бактерий		
Грибов		
Водорослей		
Высших растений		



На рисунке Б назовите структуры клеточной стенки (рисунок А дается для ориентира).



Подготовьте сообщение или презентацию по теме параграфа "Клеточная стенка и ее функции".

§ 20. ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА

Сегодня на уроке вы:

- изучите плазматическую мембрану;
- научитесь объяснять особенности строения и функции плазматической мембраны.

Знаете ли вы?

- Каково строение плазматической мембраны? Какими, на ваш взгляд, могут быть функции плазматической мембраны?

Структура и состав биомембраны. Мембраны состоят из липидов трех классов: фосфолипиды, гликолипиды и холестерол. Фосфолипиды — это бимолекулярный слой, являющийся главным компонентом биологических мембран. Гликолипиды (липиды с присоединенными к ним углеводами) содержатся во всех тканях наружного липидного слоя плазматических мембран и состоят из двух длинных гидрофобных углеводородных "хвостов", которые связаны с заряженной гидрофильной "головой". Холестерол придает мембране жесткость, занимая свободное пространство между гидрофобными хвостами липидов и не позволяя им изгибаться. Поэтому мембраны с малым содержанием холесте-

рола более гибкие, а с большим — более жесткие и хрупкие. Также холестерол служит “стопором”, препятствующим перемещению полярных молекул из клетки и в клетку (рис. 55).

Важную часть мембраны составляют белки, пронизывающие ее и отвечающие за разнообразные свойства мембраны. Их состав и ориентация в разных мембранах различаются. Рядом с белками находятся *аннулярные липиды* — они более упорядочены, менее подвижны, имеют в составе более насыщенные жирные кислоты и выделяются из мембраны вместе с белком. Без аннулярных липидов белки мембраны не работают.

Фосфолипиды являются важной частью клеточных мембран. Они обеспечивают текучие и пластические свойства мембран клеток и клеточных органоидов, в то время как холестерин обеспечивает жесткость и стабильность мембран. Как фосфолипиды, так и холестерин часто входят в состав липопротеидов клеточных мембран, но имеются в мембранах и в свободном, не связанном с белками состоянии. Соотношение холестерин/фосфолипиды в основном и определяет текучесть либо жесткость клеточной мембраны.

Фосфолипиды участвуют в транспорте жиров, жирных кислот и холестерина. Между плазмой и эритроцитами происходит обмен фосфолипидами, которые играют важнейшую роль, поддерживая в растворимом состоянии неполярные липиды. Будучи более гидрофильными, чем холестерин, благодаря наличию в молекуле остатков фосфорной кислоты, фосфолипиды являются своеобразными “растворителями” для холестерина и других высокогидрофобных соединений.

Фосфолипиды замедляют синтез коллагена и повышают активность коллагеназы (фермента, разрушающего коллаген).

Ключевые понятия:

- клеточная мембрана
- фосфолипиды
- гликолипиды
- холестерол
- функции мембран:
барьерная
транспортная
матричная
механическая
энергетическая
рецепторная
ферментативная
- маркировка клетки
- избирательная проницаемость

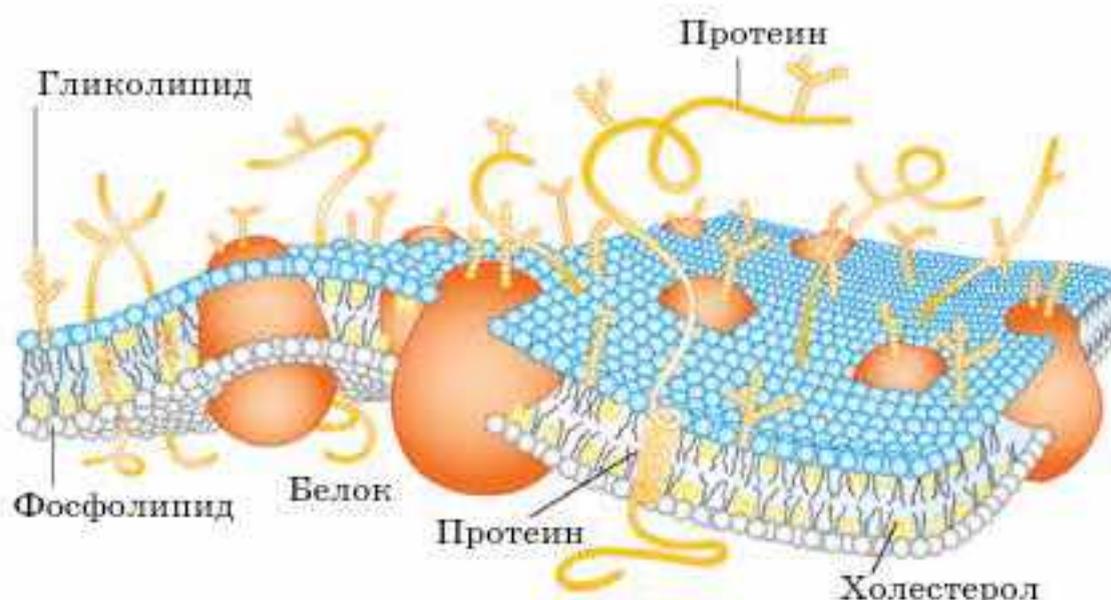


Рис. 55. Строение плазматической мембраны

Функции клеточных мембран

Барьерная — обеспечивает регулируемый, избирательный, пассивный и активный обмен веществ с окружающей средой. Например, мембрана *пероксисом* защищает цитоплазму от опасных для клетки *пероксидов*. *Избирательная проницаемость* означает, что проницаемость мембраны для различных атомов или молекул зависит от их размеров, электрического заряда и химических свойств. Избирательная проницаемость обеспечивает отделение клетки и клеточных компартментов от окружающей среды и снабжение их необходимыми веществами.

Транспортная — через мембрану происходит транспорт веществ в клетку и из клетки. Транспорт через мембраны обеспечивает: доставку питательных веществ, удаление конечных продуктов обмена, секрецию различных веществ, создание ионных градиентов, поддержание в клетке оптимального рН и концентрации ионов, которые нужны для работы клеточных ферментов.

Частицы, по какой-либо причине неспособные пересечь фосфолипидный *бислой* (например, из-за гидрофильных свойств, так как мембрана внутри гидрофобна и не пропускает *гидрофильные вещества*, или из-за крупных размеров), но необходимые для клетки, могут проникнуть сквозь мембрану через специальные белки-переносчики (транспортёры) и белки-каналы или путем *эндоцитоза*.

При пассивном транспорте вещества пересекают липидный бислой без затрат энергии по градиенту концентрации (градиент концентрации указывает направление увеличения концентрации) путем диффузии. Вариантом этого механизма является облегченная диффузия, при которой веществу помогает пройти через мембрану какая-либо специфическая молекула. У этой молекулы может быть канал, пропускающий вещества только одного типа.

Активный транспорт требует затрат энергии, так как происходит против градиента концентрации. На мембране существуют специальные белки-насосы, в том числе АТФаза, которая активно вкачивает в клетку ионы *калия* (K^+) и выкачивает из нее ионы *натрия* (Na^+).

Матричная — обеспечивает определенное взаиморасположение и ориентацию мембранных белков, их оптимальное взаимодействие.

Механическая — обеспечивает автономность клетки, ее внутриклеточных структур, также соединение с другими клетками (в тканях). Большую роль в обеспечении механической функции имеют *клеточные стенки*, а у животных — *межклеточное вещество*.

Энергетическая — при фотосинтезе в хлоропластах и клеточном дыхании в митохондриях в их мембранах действуют системы переноса энергии, в которых также участвуют белки.

Рецепторная — некоторые белки, находящиеся в мембране, являются рецепторами (молекулами, при помощи которых клетка воспринимает те или иные сигналы).

Например, гормоны, циркулирующие в крови, действуют только на такие клетки-мишени, у которых есть соответствующие этим гормонам рецепторы. Нейромедиаторы (химические вещества, обеспечивающие проведение нервных импульсов) тоже связываются с особыми рецепторными белками клеток-мишеней.

Ферментативная — мембранные белки нередко являются ферментами. Например, плазматические мембраны эпителиальных клеток кишечника содержат пищеварительные ферменты.

Осуществление генерации и проведения биопотенциалов.

С помощью мембраны в клетке поддерживается постоянная концентрация ионов: концентрация иона K^+ внутри клетки значительно выше, чем снаружи, а концентрация Na^+ значительно ниже, что очень важно, так как это обеспечивает поддержание разности потенциалов на мембране и генерацию нервного импульса.

Маркировка клетки — на мембране есть антигены, действующие как маркеры — “ярлыки”, позволяющие опознать клетку. Это гликопротеины (т. е. белки с присоединенными к ним разветвленными олигосахаридными боковыми цепями), играющие роль “антенн”. Из-за бесчисленного множества конфигураций боковых цепей возможно сделать для каждого типа клеток свой особый маркер. С помощью маркеров клетки могут распознавать другие клетки и действовать согласованно с ними, например, при формировании органов и тканей. Это же позволяет иммунной системе распознавать чужеродные антигены.

Избирательная проницаемость. Клеточные мембраны обладают избирательной проницаемостью: через них медленно диффундируют глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты, глицерол и ионы, причем сами мембраны в известной мере активно регулируют этот процесс — одни вещества пропускают, а другие нет. Существует четыре основных механизма для поступления веществ в клетку или вывода их из клетки наружу: диффузия, осмос, активный транспорт и экзо- или эндоцитоз. Два первых процесса носят пассивный характер, т. е. не требуют затрат энергии; два последних — активные процессы, связанные с потреблением энергии.

Избирательная проницаемость мембраны при пассивном транспорте обусловлена специальными каналами — интегральными белками. Они пронизывают мембрану насквозь, образуя своего рода проход. Для элементов K , Na и Cl есть свои каналы. Относительно градиента концентрации молекулы этих элементов движутся в клетку и из нее. При раздражении каналы натриевых ионов раскрываются, и происходит резкое поступление в клетку ионов натрия. При этом происходит дисбаланс мембранного потенциала, после чего мембранный потенциал восстанавливается. Каналы калия всегда открыты, через них в клетку медленно попадают ионы калия.



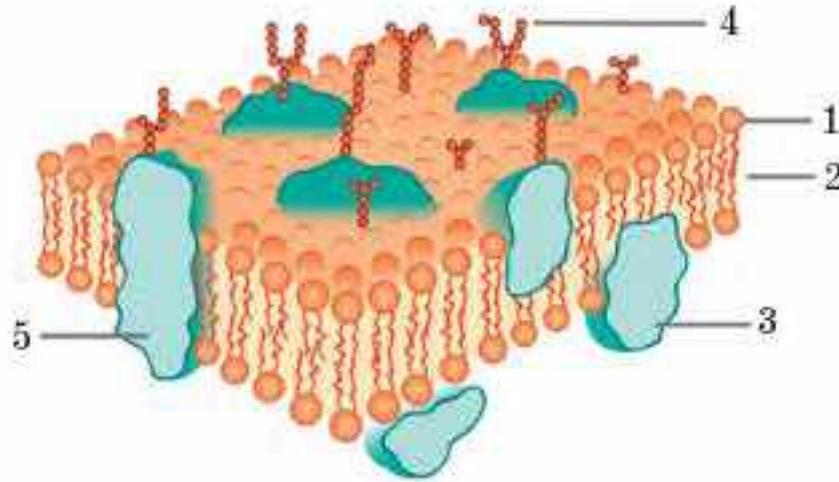
Проверьте свои знания:



1. Каковы структура и состав биомембран? Охарактеризуйте их.
2. Каково соотношение холестерин/фосфолипидов: В составе липопротеидов? В составе плазмы крови? В составе желчи?
3. Перечислите все функции клеточной мембраны. Ответ обоснуйте.



Назовите структуры клеточной мембраны и охарактеризуйте их строение и функции.



Какова взаимосвязь между структурами мембраны?



“Функции мембран”. Заполните таблицу в тетради.

Функция	Краткая характеристика
Барьерная	
Транспортная	
Матричная	
Механическая	
Энергетическая	
Рецепторная	
Ферментативная	
Маркировка клетки	
Избирательная проницаемость	



1. В чем выражается коммуникационная функция мембран? Какую роль она играет в пластическом, энергетическом и информационном обменах клетки с окружающей средой?
2. Подумайте над тем, как создать относительно простые и поддающиеся контролю модельные системы, которые позволяют имитировать и исследовать реальные системы мембран. Методы каких наук и на каких этапах использовались и могут быть использованы при изучении строения и функций биологических мембран?



1. В чем может выражаться участие мембран в передаче межклеточной информации?
2. Как могут помочь медицине знание строения биологической мембраны, механизмов ее функционирования, понимание ее роли в клетке и организме? Какие вы видите перспективы развития мембранологии? Что она может дать для практической деятельности человека?

§ 21. ЦИТОПЛАЗМА И ЕЕ НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНОИДЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите цитоплазму клетки и ее немембранные органоиды;
- научитесь объяснять особенности строения и функции цитоплазмы клетки и ее немембранных органоидов.

Знаете ли вы?

- Из каких структур состоит цитоплазма эукариотической клетки? Какую структуру имеет матрикс клетки? Назовите немембранные органоиды.

Цитоплазма — это обязательный структурный элемент клетки, ограниченный снаружи клеточной мембраной, а изнутри — ядром.

Обязательными элементами цитоплазмы являются гиалоплазма, включения, органоиды.

Гиалоплазма (от слова *гиалинос* — “прозрачный”) представляет часть цитоплазмы, лишенную включений и органоидов. В электронном микроскопе гиалоплазма имеет либо гомогенный, либо мелкозернистый вид.

Гиалоплазма представляет собой коллоидный раствор, в котором выделяют дисперсную среду и дисперсную фазу. Дисперсной средой гиалоплазмы является вода, дисперсной фазой — взвешенные частицы (мицеллы), которые могут быть представлены белками, жирами, углеводами и неорганическими соединениями. Мицеллы имеют большой молекулярный вес. На их поверхности имеет место одинаковый поверхностный электрический заряд. В результате одноименного заряда мицеллы при сближении постоянно отталкиваются друг от друга, т. е. им присущ хаотичный, или броуновский, тип движения частиц. *Гиалоплазма* является очень важным составным компонентом цитоплазмы, в котором проходят транспортные пути для питательных веществ, для биологически активных веществ, и различных медиаторов, цитокинов. Кроме того, в цитоплазме осуществляются очень важные реакции. Например, *гликолиз* — анаэробный путь окисления глюкозы, в результате которого образуются две молекулы пировиноградной кислоты и выделяется энергия, которая аккумулируется в макроэргическом соединении АТФ.

Микротрубочки. *Микротрубочки* — обязательные компоненты цитоскелета. Имеют вид полых цилиндров диаметром 25 нм, длиной до нескольких микрометров и толщиной стенки около 5 нм, образованных нитями белка тубулина, скрученными по спирали,

Ключевые понятия:

- *цитоплазма*;
- *гиалоплазма*;
- *органоиды*;
- *микротрубочки*;
- *микрофиламенты*;
- *промежуточные филаменты*;

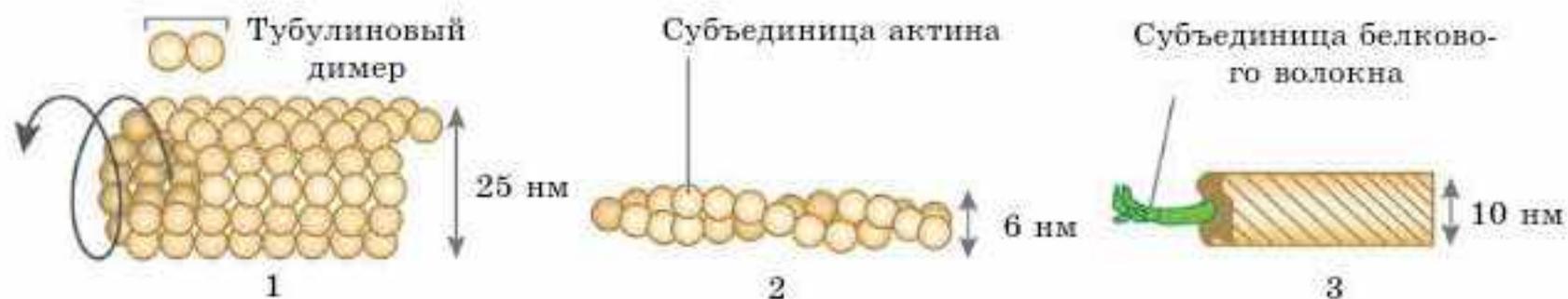


Рис. 56. Схема строения микротрубочки (1), микрофиламента (2) и промежуточного филамента (3)

плотно прилегающими друг к другу и образующими полую трубку (рис. 56).

Субъединицей собирающейся трубки служат димеры, состоящие из пары глобул тубулина, которые при ассоциации, собственно, и образуют молекулу белка *тубулина*, изначально поляризованного. На плюс-конце (+) микротрубочки происходит ее удлинение путем добавления молекул тубулина, на минус-конце (-) она укорачивается (путем деполимеризации) (рис. 57).

Микротрубочки, располагаясь непосредственно под плазмалеммой, выполняют опорную и транспортную функции.

Приведем пример осуществления одной из транспортных функций микротрубочек. К стенкам микротрубочки снаружи присоединяются отдельные молекулы моторных белков (кинезинов, динеинов). Молекула кинезина образована двумя короткими полипептидными цепями. “Хвосты” этих цепей сплетены вместе и могут прикреплять

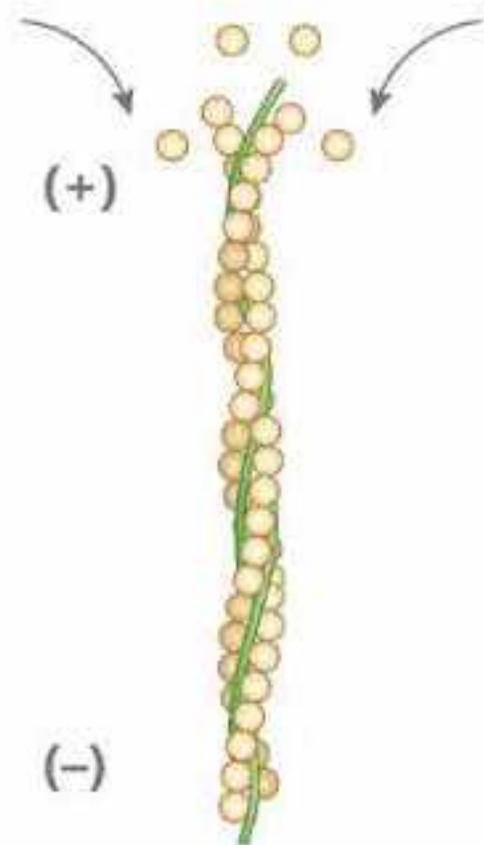


Рис. 57. Полимеризация микротрубочки: на плюс-конце (+) идет присоединение димеров тубулина, на минус-конце (-) — деполимеризация

к себе “груз” (мембранный пузырек, вакуоль, лизосому, митохондрию и др.). “Головки” цепей расставлены наподобие рогатины и способны поочередно, поворачиваясь на 180° , “шагать” по молекулам тубулина микротрубочки с огромной скоростью — более 1 см в час: кинезины — в направлении плюс-конца (+), а динеины — минус-конца (-). На каждый “шаг” головки кинезина затрачивается энергия одной молекулы АТФ. Обычно кинезины переносят “груз” от центра клетки к периферии, а динеины — в обратном направлении (рис. 58).

Микрофиламенты. Микрофиламенты — это белковые волокна, значительно более тонкие, чем микротрубочки (диаметр 4—6 нм). Они представляют собой пологую спиральную ленту, построенную из молекул белка актина, присутствующего в цитоплазме в двух формах: в виде отдельных глобул (шаров) и в виде нитей (филаментов). Микрофиламенты, так же как

и микротрубочки, могут расти и, наоборот, разбираться. На плюс-конце (+) идет наращивание за счет полимеризации актина, а на минус-конце (-) происходит деполимеризация нити.

Промежуточные филаменты. Промежуточные филаменты толщиной 8—19 нм представлены в клетке длинными белковыми молекулами. Они тоньше микротрубочек, но толще микрофиламентов, отсюда их название. Промежуточные филаменты — это жесткие и прочные белковые волокна, пронизывающие цитоплазму. Их особенно много в тех клетках, которые подвергаются механическим нагрузкам (например, в клетках эпителия, в мышечных клетках).

Клеточный центр (центросома). Клеточный центр (центросома) — это центр образования микротрубочек (рис. 59). Свое название органоид получил вследствие того, что обычно он находится в глубоких отделах цитоплазмы, располагаясь в геометрическом центре клетки, нередко — вблизи ядра или около формирующейся поверхности комплекса Гольджи. Это — очень мелкие тельца. Центросомы обязательны в животных клетках, но отсутствуют у высших растений, низших грибов и некоторых простейших.

Было установлено, что центросома — это ключевая структура в регуляторных процессах клетки, и нарушение ее функций приводит к аномалиям клеточного цикла, нарушениям развития тканей, возникновению различных заболеваний.

Обычно в интерфазной клетке органоид состоит из двух центриолей, лежащих под прямым углом друг к другу. Поэтому их называют *диплосомой*. Они окружены зоной более прозрачной цитоплазмы, от которой радиально отходят тонкие фибриллы.

Каждая центриоль представляет собой короткий цилиндр (длиной около 500 нм и диаметром 150 нм), стенка которого состоит из девяти

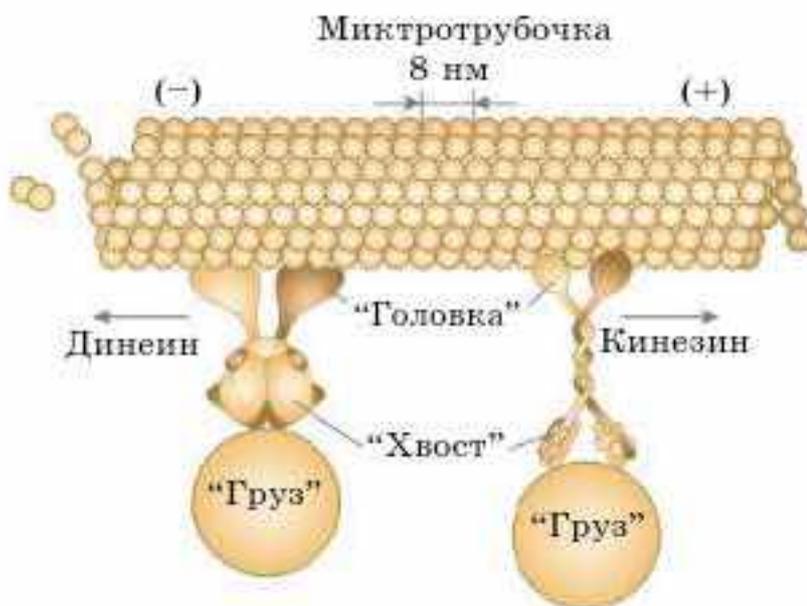


Рис. 58. Схема строения моторных белков — кинезина и динеина

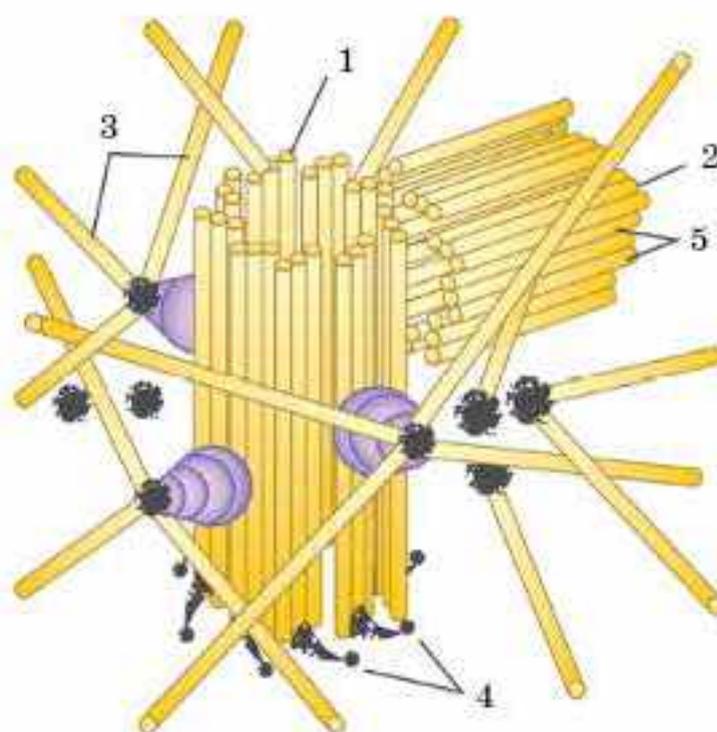


Рис. 59. Клеточный центр:

- 1 — материнская центриоль; 2 — дочерняя центриоль; 3 — микротрубочки; 4 — "ручки"; 5 — триплеты микротрубочек

триплетов микротрубочек. Соседние триплеты соединены между собой и с центром центриоли. Систему микротрубочек центриоли обычно описывают формулой $(9 \cdot 3) + 0$, подчеркивая тем самым отсутствие микротрубочек в ее центральной части.

В *диплосоме центриоли*, несколько различающиеся по строению, принято подразделять на материнскую, или зрелую, и дочернюю, или незрелую. Зрелую центриоль можно определить по наличию на ее конце девяти небольших боковых выростов — придатков, или “ручек”. Полость цилиндра материнской центриоли заполнена матриксом, а в полости дочерней имеется плотное белковое образование, напоминающее ось колеса телеги со спицами.

Центриоли являются саморегулирующимися структурами, способными самоудваиваться в период деления клетки. Во время удвоения вблизи каждой центриоли в цитоплазме возникает зачаток новой центриоли, который постепенно растет и приобретает полноценную структуру. При этом бывшая материнская центриоль объединяется в диплосому с новой дочерней центриолью, а бывшая дочерняя сама превращается в материнскую и объединяется со своей собственной дочерней центриолью.

Перед началом деления клетки диплосомы расходятся к ее полюсам.

В неделящихся клетках центросомы участвуют в организации микротрубочковых структур цитоскелета, а в делящихся — в образовании веретена деления. В обоих случаях основным участником этих процессов выступает материнская центриоль.

Рибосомы. Этот органоид присутствует во всех без исключения клетках эукариот и прокариот. Он представляет собой овальное тельце размером 30—32 нм (у эукариот) и 25—29 нм (у прокариот). Рибосома состоит из двух субъединиц — большой и малой. Каждая из них представляет собой комплекс рибосомной РНК с белками. Молекулы рРНК образуют каркас, к которому в определенном порядке присоединяются белки. Большая субъединица содержит три различные молекулы рРНК, связанные с 40 молекулами белков; малая — одну молекулу рРНК и 30 молекул белков. Некоторые белки рибосом выполняют каталитические функции, т. е. являются ферментами (рис. 60).

Субъединицы рибосом собираются в ядрышке ядра и через ядерные поры выходят в цитоплазму. Здесь они могут либо находиться в диссоциированном состоянии, либо образовывать активный комплекс (рибосому), осуществляющий синтез полимерной молекулы белка на информационной РНК.

Стрелками показаны участки нековалентного связывания рРНК с иРНК, и тРНК с иРНК.

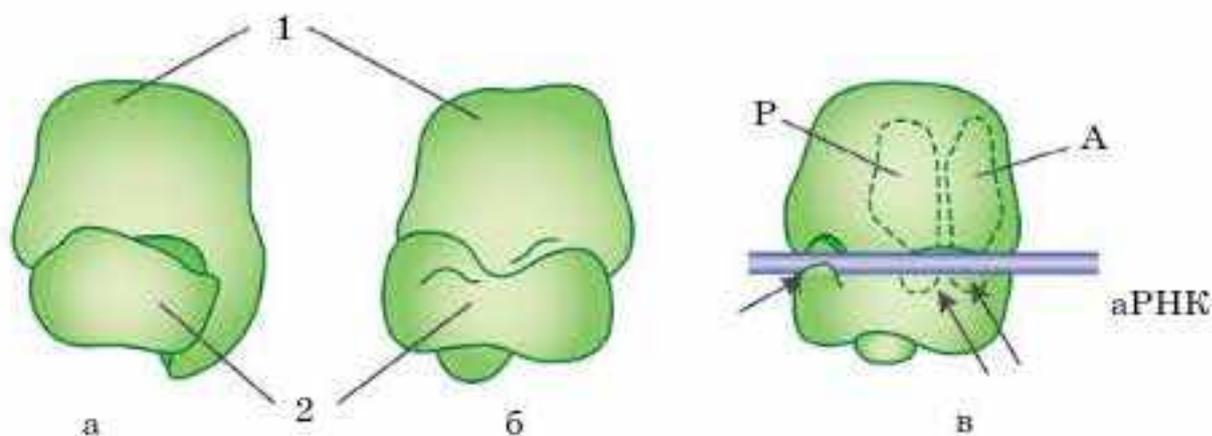


Рис. 60. Рибосома: а, б — внешний вид рибосомы в проекциях: 1 — большая субъединица; 2 — малая субъединица; в — схема расположения участков связывания на рибосоме: Р и А — участки связывания с тРНК

В рибосоме между субъединицами находится щель, по ней проходит молекула иРНК, а на большой субъединице имеется бороздка, в которой располагается и по которой сползает формирующаяся белковая цепь. Кроме того, “собранный” рибосома имеет два участка связывания транспортных РНК, доставляющих аминокислоты к месту синтеза молекулы белка.

Основная функция рибосом — сборка белковых молекул из аминокислот, доставляемых к ним транспортными РНК (тРНК).

Количество рибосом в клетке может достигать десятков миллионов. Они могут находиться в гиалоплазме поодиночке либо группами в виде розеток, спиралей, завитков. Такие группы рибосом называют *полирибосомами*, или *полисомами*. Молекула иРНК может протягиваться не только по одной, а сразу по нескольким рядом лежащим рибосомам (точнее сказать — на одной иРНК может находиться сразу несколько рибосом, осуществляющих синтез молекул белка).

Рибосомы в цитоплазме клетки присутствуют в свободном или в мембрано-прикрепленном виде. Большая их часть прикреплена к поверхности эндоплазматической сети и к наружной мембране ядерной оболочки. Кроме того, рибосомы клеток прокариотического типа присутствуют в митохондриях и пластидах.

Размеры рибосом эукариот имеют диаметр около 30 нм. Рибосомы прокариот, а также пластид и митохондрий — более мелкие.



Проверьте свои знания:



1. Назовите компоненты цитоплазмы.
2. Что такое немембранные органоиды?
3. Что представляют собой микротрубочки? Дайте им характеристику.
4. Какова структура микрофиламентов?
5. Промежуточные микрофиламенты — это...
6. Охарактеризуйте клеточный центр — центросомы.



Расскажите все о рибосомах. Установите разницу между рибосомами прокариот и эукариот.



Используя материал параграфа и дополнительной литературы, заполните в тетради таблицы.

Структура цитоплазмы

Структуры цитоплазмы	Краткая характеристика

Немембранные органоиды, их строение и функции

Немембранные органоиды	Строение	Функция



Проанализируйте строение клеточного центра. Какие функции мог бы выполнять органоид с таким строением?



Клеточный центр считают загадочным компонентом клетки. В чем необычность этого органоида и о чем свидетельствует его сходство в строении с базальным тельцем?



Найдите интересные факты о цитоплазме и ее немембранных органоидах.

§ 22. ОДНОМЕМБРАННЫЕ ОРГАНОИДЫ ЦИТОПЛАЗМЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите одномембранные органоиды цитоплазмы;
- научитесь объяснять особенности строения и функции одномембранных органоидов цитоплазмы клетки.

Знаете ли вы?

- Какие органоиды клетки относятся к одномембранным органоидам клетки? Как называется органоид, производный комплекса Гольджи? Какова его функция в клетке? В каком органоиде клетки сосредоточен клеточный сок? Для каких клеток характерен этот органоид?

Ключевые понятия:

- *гранулярная ЭПС*
- *агранулярная ЭПС*
- *комплекс Гольджи*
- *диктиосома*
- *первичные, вторичные лизосомы*
- *вакуоли, автолиз*
- *нуклеоид пероксисомы*
- *тонопласт*
- *вакуолярная сеть клетки аксонема*

Рассмотрим строение и функции одномембранных органоидов.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), эндоплазматический ретикулум (ЭПР) — одномембранный органоид. Представляет собой систему мембран, формирующих цистерны и каналы, соединенные друг с другом и ограничивающие единое внутреннее пространство — полости ЭПС. Мембраны с одной стороны связаны с цитоплазматической мембраной, с другой — с наружной ядерной

мембраной. Различают два вида ЭПС: *шероховатую (гранулярную)*, содержащую на своей поверхности рибосомы и представляющую собой совокупность уплощенных мешочков, связанных друг с другом; *гладкую (агранулярную)*, имеющую трубчатое строение, мембраны которой не несут рибосом (рис. 61).

ЭПС отвечает за транспорт веществ, образует компартменты (“отсеки”), в которых происходят различные реакции.

На гладкой ЭПС происходит синтез углеводов и липидов, на шероховатой — синтез белка. По каналам ЭПС молекулы белка транспортируются к комплексу Гольджи, отделяются от ЭПС в виде мембранных пузырьков с органическими молекулами, которые сливаются с комплексом Гольджи.

Комплекс Гольджи — одномембранный органоид. Представляет собой стопки уплощенных “цистерн” с расширенными краями, с которыми связана система мелких одномембранных пузырьков (пузырьки Гольджи) (рис. 62).

Пузырьки Гольджи в основном сконцентрированы на стороне, прилегающей к ЭПС, и по периферии стопок. Полагают, что они переносят в аппарат Гольджи белки и липиды, молекулы которых, передвигаясь из цистерны в цистерну, подвергаются химической модификации. Важнейшая функция комплекса Гольджи — выведение из клетки различных секретов (ферментов, гормонов), поэтому он хорошо развит в секреторных клетках — “экспортная система” клетки.

У аппарата Гольджи выделяют две разные стороны: *формирующую (проксимальную, cis-полюс)*, обращенную к ЭПС, поскольку именно



Рис. 61. Строение ЭПС



Рис. 62. Комплекс Гольджи

оттуда поступают небольшие пузырьки, несущие в аппарат Гольджи белки и липиды, и зрелую (дистальную, *trans*-полюс), от которой постоянно отпочковываются пузырьки, несущие белки и липиды в разные компартменты клетки или за ее пределы.

Каждая стопка комплекса Гольджи обычно состоит из четырех-шести “цистERN”, является структурно-функциональной единицей аппарата Гольджи и называется *диктиосомой*. Число диктиосом в клетке колеблется от одной до нескольких сотен. В растительных клетках диктиосомы обособлены. Аппарат Гольджи обычно расположен около клеточного ядра (в животных клетках — часто вблизи клеточного центра).

Наружная часть аппарата Гольджи постоянно расходуется в результате отщуровывания пузырьков, а внутренняя — постепенно формируется за счет деятельности ЭПС.

Функции комплекса Гольджи: накопление белков, липидов, углеводов; модификация и упаковка в мембранные пузырьки (везикулы) поступивших органических веществ; секреция белков, липидов, углеводов; место образования лизосом. Секреторная функция является важнейшей, поэтому аппарат Гольджи хорошо развит в секреторных клетках.

Лизосомы — одномембранные органоиды. Представляют собой мелкие пузырьки (диаметр от 0,5 до 2 мкм), содержащие набор гидролитических ферментов. Ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС,

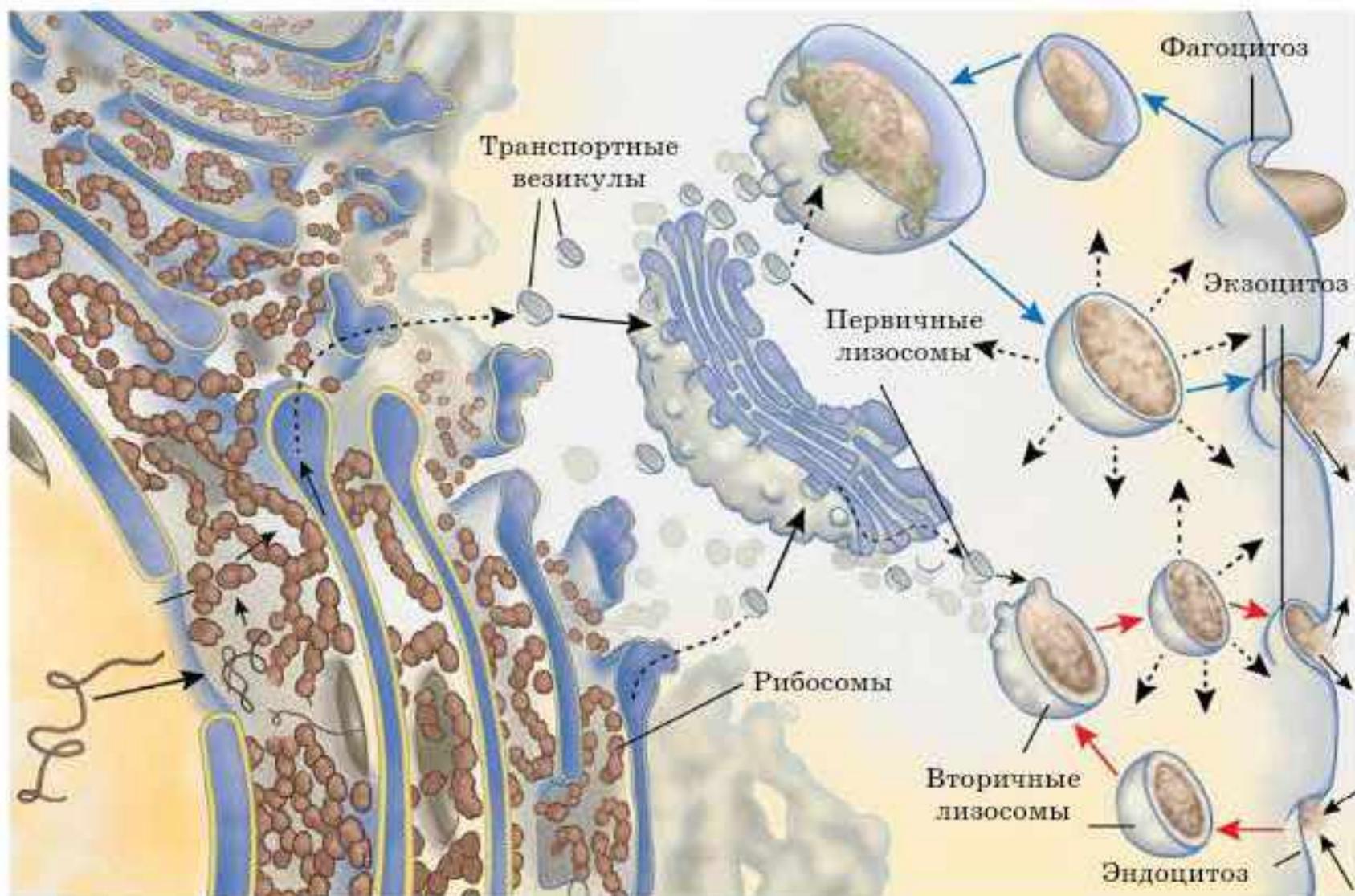


Рис. 63. Образование лизосом

перемещаются в аппарат Гольджи, где происходят их модификация и упаковка в мембранные пузырьки лизосом. Лизосома может содержать от 20 до 60 различных видов гидролитических ферментов. Расщепление веществ с помощью ферментов называется *лизосом*.

Различают *первичные* и *вторичные лизосомы* (рис. 63). Первичными называются лизосомы, отпочковавшиеся от аппарата Гольджи. Вторичными называются лизосомы, образовавшиеся в результате слияния первичных лизосом с эндоцитозными вакуолями. В этом случае в них происходит переваривание веществ, поступивших в клетку путем фагоцитоза или пиноцитоза, поэтому их можно назвать *пищеварительными вакуолями*.

Автофагия — процесс уничтожения ненужных клетке структур. Сначала подлежащая уничтожению структура окружается одинарной мембраной, затем образовавшаяся мембранная везикула сливается с первичной лизосомой, в результате также образуется вторичная лизосома — *автофагическая вакуоль*, в которой эта структура переваривается.

Продукты переваривания усваиваются цитоплазмой клетки, но часть материала так и остается непереваренной. Вторичная лизосома, содержащая этот непереваренный материал, называется *остаточным тельцем*. Путем экзоцитоза непереваренные частицы из клетки удаляются.

Автолиз — саморазрушение клетки, наступающее вследствие высвобождения содержимого лизосом. В норме автолиз имеет место при метаморфозах (исчезновение хвоста у головастика лягушек), инволюции матки после родов, в очагах омертвления тканей.

Функции лизосом. Таким образом, лизосомы отвечают за внутриклеточное разрушение макромолекул органических веществ — “пищеварительная система” клетки и за уничтожение ненужных клеточных и неклеточных структур.

Пероксисомы — органоиды, сходные по строению с лизосомами, пузырьки диаметром до 1,5 мкм с однородным матриксом, содержащим около 50 ферментов (рис. 64). Важнейшими ферментами являются оксидазы, катализирующие перенос двух атомов водорода с органических молекул (аминокислот, углеводов, жирных кислот) непосредственно на кислород, при этом образуется пероксид водо-

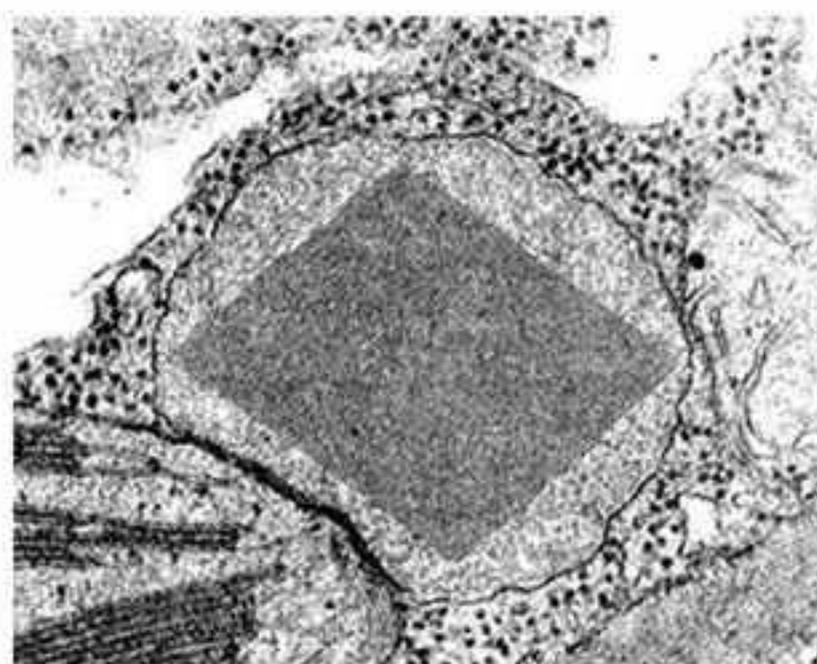


Рис. 64. Пероксисома. В центре — нуклеоид

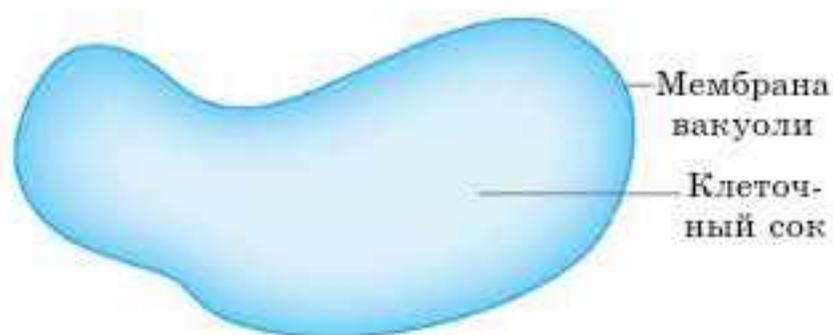


Рис. 65. Строение вакуоли

рода, опасный для клетки окислитель.

Образуются пероксисомы, *отпочковываясь* от ранее существующих, т. е. относятся к самовоспроизводящимся органоидам, несмотря на то, что не содержат ДНК. Растут благодаря поступлению

в них ферментов, ферменты пероксисом образуются на шероховатой ЭПС и в гиалоплазме. В крупных пероксисомах выявляется плотная сердцевина — *нуклеоид*, соответствующий области конденсации ферментов.

Вакуоли — одномембранные органоиды. Вакуоли представляют собой “емкости”, заполненные водными растворами органических и неорганических веществ (рис. 65). В образовании вакуолей принимают участие ЭПС и аппарат Гольджи.

Молодые растительные клетки содержат много мелких вакуолей, которые затем, по мере роста и дифференцировки клетки, сливаются друг с другом и образуют одну большую центральную вакуоль. Центральная вакуоль может занимать до 95% объема зрелой клетки, ядро и органоиды оттесняются при этом к клеточной оболочке. Мембрана, ограничивающая растительную вакуоль, называется тонопластом. Жидкость, заполняющая растительную вакуоль, называется клеточным соком. В состав клеточного сока входят водорастворимые органические и неорганические соли, моносахариды, дисахариды, аминокислоты, конечные или токсические продукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы). Из органических веществ чаще запасаются сахара и белки. Сахара — чаще в виде растворов, белки поступают в виде пузырьков ЭПР и аппарата Гольджи, после чего вакуоли обезвоживаются, превращаясь в *алейроновые зерна*.

В животных клетках имеются мелкие *пищеварительные и автофагические вакуоли*, относящиеся к группе вторичных лизосом и содержащие гидролитические ферменты. У одноклеточных животных есть еще *сократительные вакуоли*, выполняющие функцию осморегуляции и выделения.

Функции. Растительные вакуоли отвечают за накопление воды и поддержание тургорного давления, накопление водорастворимых метаболитов — запасных питательных веществ и минеральных солей, окрашивание цветов и плодов и привлечение тем самым опылителей и распространителей семян. Пищеварительные и автофагические вакуоли — разрушают органические макромолекулы; сократительные

вакуоли регулируют осмотическое давление клетки и выводят из клетки ненужные вещества.

Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы и вакуоли образуют *единую вакуолярную сеть клетки*, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга.

Реснички и жгутики. Реснички и жгутики — это специальные органоиды, имеющиеся у клеток, выполняющие особые функции — функции движения. Те и другие являются производными клеточного центра. Ресничка по строению и механизму движения аналогична жгутику, но значительно его короче. Часто реснички представлены у клетки в значительно большем количестве, нежели жгутики. В основании каждой реснички и жгутика имеется базальное тельце, или кинетосома, служащая для них опорой и сходная по строению с центриолью (рис. 66).

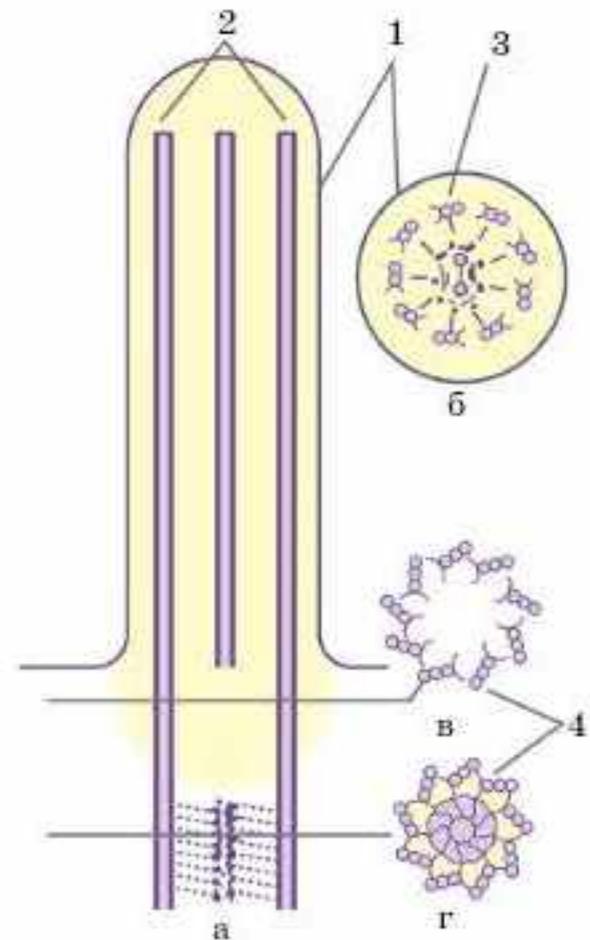


Рис. 66. Общее строение реснички:

а — продольный срез; б — поперечный срез тела реснички; в, г — срезы базального тела; 1 — плазматическая мембрана; 2 — микротрубочки; 3 — дуплеты микротрубочек; 4 — триплеты микротрубочек



Проверьте свои знания:



1. Охарактеризуйте гладкую ЭПС.
2. Чем отличается гранулярная ЭПС от гладкой ЭПС?
3. Какова роль промежуточной ЭПС?
4. Каковы строение и функции комплекса Гольджи?
5. Дайте характеристику лизосомам.
6. Охарактеризуйте строение, функции и образование пероксисом.
7. Какие бывают виды вакуолей и их функции?
8. Дайте характеристику строения жгутиков и ресничек эукариот.



Объясните разницу между ресничками и жгутиками.



Используя материал параграфа, покажите схематично структуры ЭПС гранулярной и гладкой. Дайте краткую характеристику их функций.



Почему комплекс Гольджи хорошо развит в клетках желез внутренней секреции?



Попробуйте составить для себя модель движущейся клетки. Какие ее компоненты будут принимать участие в ее движении? Оцените движение каждого компонента.



Подготовьте электронную презентацию по теме урока.

§ 23. ДВУМЕМБРАННЫЕ ОРГАНОИДЫ ЦИТОПЛАЗМЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите двумембранные органоиды цитоплазмы клетки;
- научитесь объяснять особенности строения и функции двумембранных органоидов цитоплазмы клетки.

Знаете ли вы?

- Какой формы бывают митохондрии эукариотической клетки? Как иначе называются митохондрии клетки? В каких тканях животной клетки их больше всего? Почему митохондрии и пластиды называют полуавтономными органоидами клетки?

Ключевые понятия:

- внешняя мембрана
- внутренняя мембрана
- кристы
- матрикс
- митохондриальная
- рибосомы
- пластиды:
хлоропласты
лейкопласты
хромoplastы
- граны
- тилакоиды
- строма

Митохондрии. Митохондрия (от греч. *mitos* — “нить” и *chondrion* — “зернышко”, крупинка) является неотъемлемым компонентом всех эукариотических клеток, за исключением клеток некоторых анаэробных организмов.

Количество митохондрий сильно варьируется в зависимости от типа клеток, а также от фазы их развития и функционального состояния — от 1 до 100 тыс. По форме они могут быть сферическими, гранулярными, нитевидными, палочковидными и др. Например, у дрожжей и некоторых других грибов имеется одна гигантская разветвленная митохондрия; в нервных клетках мозга

содержатся нитевидные митохондрии; в клетках мышечной ткани их немного, но они сильно разветвлены и представляют собой митохондриальную сеть. Митохондрии — очень динамичные структуры, они могут изменять свою форму в клетке: сливаться друг с другом, образуя гигантские тельца, и вновь разделяться, ветвиться и пр.

Располагаются митохондрии, как правило, в тех участках клетки, где расходуется энергия, например, там, где происходит синтез, вблизи двигательных органоидов, около ионных насосов и пр.

Строение митохондрий. Митохондрия состоит из двух мембран — наружной и внутренней, которые разграничивают два изолированных друг от друга пространства — между мембранами (межмембранное пространство) и внутри митохондрии (матрикс). В некоторых местах наружная и внутренняя мембраны соединяются между собой, эти точки контакта называются *зонами слипания*. Они разделяют все межмембранное пространство митохондрии на отдельные отсеки (компарменты) (рис. 67).

Внутренняя мембрана намного длиннее наружной, поэтому она образует множество складок (гребней) или трубчатых (пластинчатых) вы-

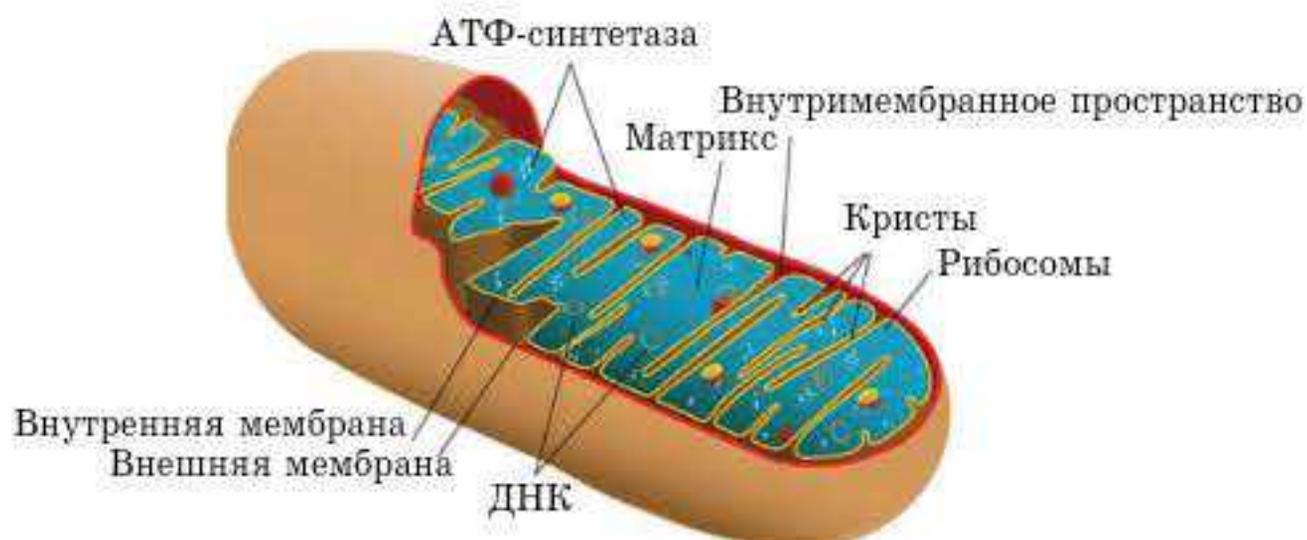


Рис. 67. Строение митохондрии

ростов, которые называют *кристами*. Кристы значительно увеличивают поверхность внутренней мембраны, ее рабочую площадь.

Наружная мембрана обладает высокой проницаемостью, и многие соединения легко проходят через нее. Она бедна ферментами. В межмембранном пространстве (между наружной и внутренней мембранами) находится содержимое, по составу ионов и малых молекул сходное с гиалоплазмой. Здесь же присутствуют несколько ферментов, которые используют АТФ, выходящую из матрикса, для фосфорилирования (включения остатков фосфорной кислоты) других нуклеотидов.

Внутренняя мембрана значительно отличается от наружной. Она менее проницаема, и ее проницаемость строго специфична. Это обусловлено присутствием в ней фосфолипида кардиолипина, препятствующего проникновению ионов сквозь нее. Внутренняя мембрана содержит около 75% белка, что свидетельствует о ее функциональной активности. Причем, кроме транспортных белков, в ней находятся белки-ферменты, катализирующие окислительные реакции в дыхательной цепи. Там же, на поверхности мембраны, обращенной в сторону матрикса, расположен ферментативный комплекс, называемый *АТФ-синтетазой*, синтезирующий молекулы АТФ.

Матрикс (от лат. *mater* — “основа”, “мать”) — это внутреннее пространство митохондрии (между кристами). Он представлен гомогенной средой. В матриксе содержится смесь из сотен различных ферментов, в том числе ферменты, обеспечивающие кислородную (аэробную) стадию клеточного дыхания.

Кроме того, в матриксе имеется несколько одинаковых копий кольцевых молекул митохондриальных ДНК (митДНК), напоминающих ДНК прокариот, специфические митохондриальные рибосомы, тРНК и различные ферменты, участвующие в проявлениях генома митохондрий. Имеются также включения (гранулы) в виде отдельных кристаллов солей кальция и магния.

Каждая митохондрия живет недолго. Рост и деление митохондрий контролируются геномом самого органоида и ядерным геномом клетки. После репликации митохондриальной ДНК происходит деление

органоида путем перетяжки, что обеспечивает образование новых митохондрий. Этот процесс происходит независимо от деления клетки.

Митохондрия является одним из основных органоидов клетки эукариот. Ее главной функцией является обеспечение клетки энергией в виде АТФ.

Пластиды. Пластиды свойственны только фототрофным клеткам, поэтому они относятся к группе специальных клеточных структур. Они имеются в клетках всех представителей царства растений, а также у ряда других эукариот. Пластиды были впервые обнаружены в 1678 г. А. Левенгуком, но их активное изучение началось с периода исследования фотосинтеза, т. е. с конца XIX в. Однако строение (ультраструктура) и функционирование разных типов пластид были установлены только во второй половине XX в.

Пластидами называют разные органоиды, способные к взаимопревращениям. Это хлоропласты, хромопласты, лейкопласты, этиопласты, аминопласты, липидопласты и др. Между собой пластиды различаются главным образом по присутствующим в них пигментам и по выполняемым функциям. Все типы пластид связаны между собой единым происхождением — от пропластид, имеющих в молодых клетках образовательной ткани (меристемы), до зрелых хлоропластов. Все они окружены оболочкой из двух мембран. Внутри пластид находятся мембранная система и однородное вещество — матрикс, или строма (от греч. *stroma* — “подстилка”, “ковер”). Внутренняя мембрана способна образовывать впячивания (вращения) в строму, образуя более или менее сложную мембранную систему внутри органоида.

Развитие пластид. Пропластиды, у которых внутренняя мембрана имеет лишь небольшие впячивания, слегка входящие в строму, называют *лейкопластами*; формирующие скопления трубчатых мембран — *этиопластами* (рис. 68). На свету в результате ряда химических перестроек этиопласты достаточно быстро превращаются в хлоропласты. Однако с изменением условий окружающей среды у хлоропласта может разрушиться его тилакоидная система, в итоге образуется хромопласт.

Мембранная система внутри органоида хорошо развита только у хлоропластов. Такой процесс взаимопревращений разных пластид можно представить как однонаправленный ряд изменений от пропластид до хромопластов. Хромопласты рассматриваются как конечная форма пластид.

Хлоропласты. Хлоропласты (от греч. *chloros* — “зеленый” и *plastos* — “вылепленный”) — зеленые пластиды, содержащие пигмент хлорофилл и другие, близкие к нему зеленые и бурые пигменты, с помощью которых на свету осуществляется фотосинтез.

Хлоропласты обычно имеют дисковидную, реже — овальную, чашевидную или ленточную форму. Они хорошо различимы под световым микроскопом. В одной растительной клетке может находиться один

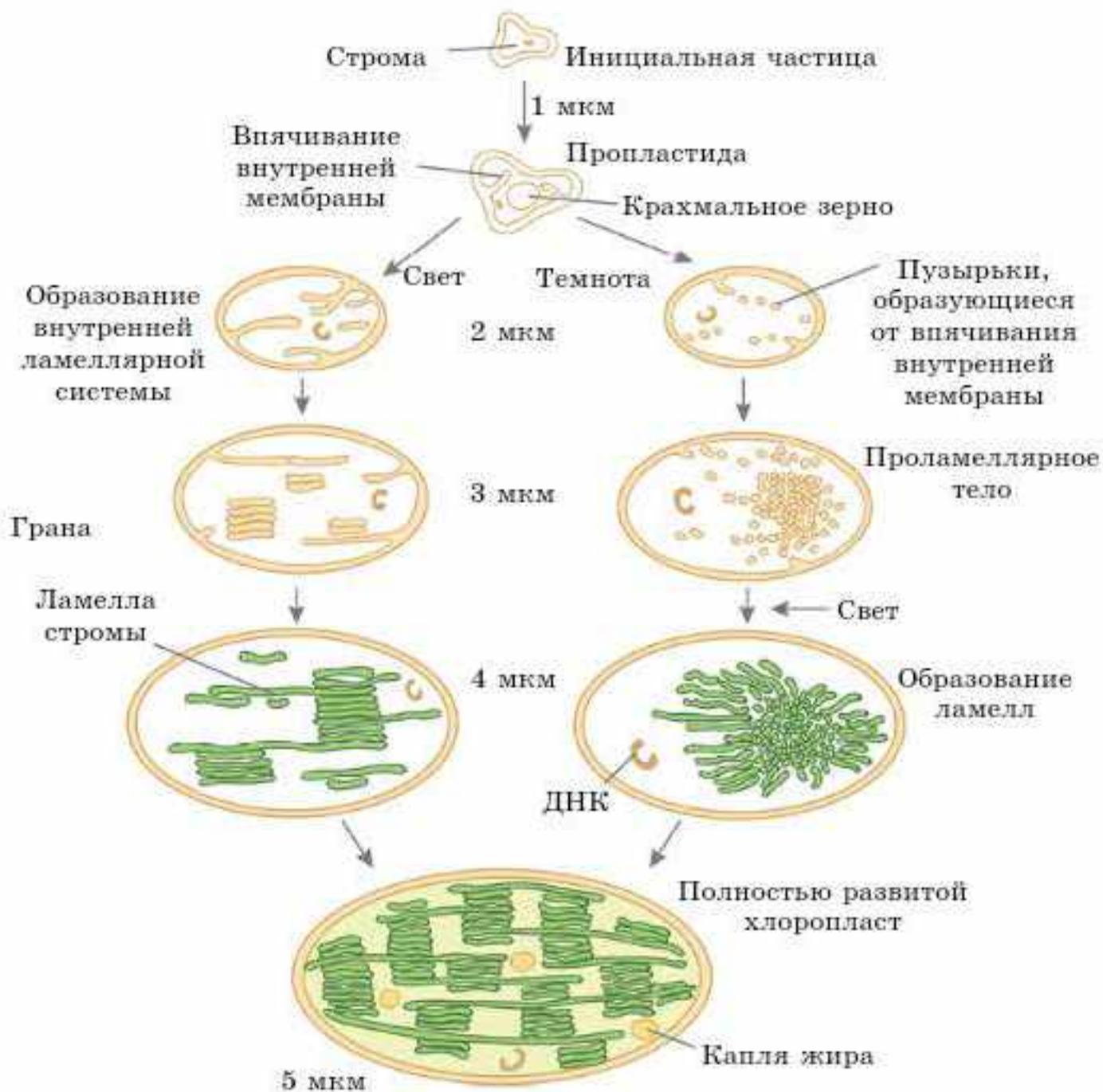


Рис. 68. Формирование хлоропласта

хлоропласт (например, у хламидомонады) или несколько десятков хлоропластов (в клетках листа высших растений) (рис. 69).

Как интересный факт следует отметить большое сходство организации внутренних структур митохондрии и хлоропласта. При этом у обоих органоидов имеются очень мелкие рибосомы и кольцевая молекула ДНК.

Содержимое хлоропластов отделено от цитоплазмы двойной мембраной, обладающей избирательной проницаемостью. Часть внутренней мембраны, вращаясь в строму (матрикс), образует сложную систему структурных единиц хлоропласта в виде уплощенных мешков — тилакоидов. Несколько

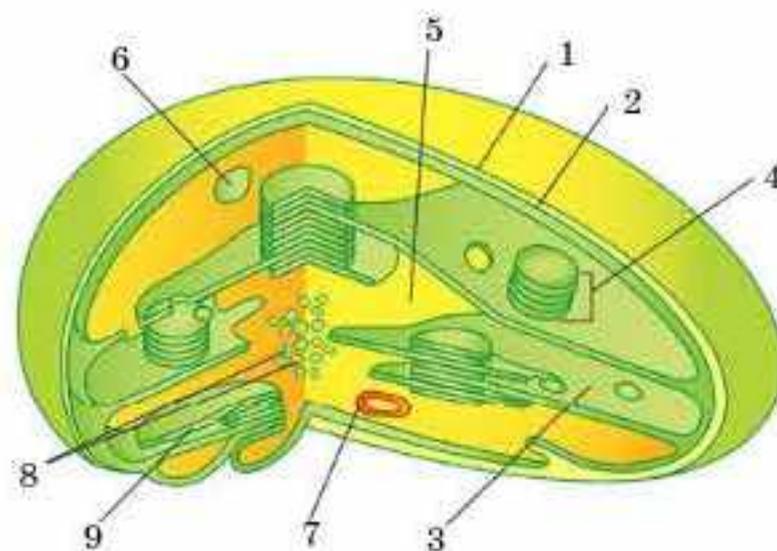


Рис. 69. Строение хлоропласта:

- 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — ламелла; 4 — граны тилакоида; 5 — строма; 6 — крахмальное зерно; 7 — кольцевая ДНК; 8 — рибосомы; 9 — тилакоидное пространство

тилакоидов, лежащих друг над другом, формируют стопку — грану. Между гранами располагаются одиночные вытянутые тилакоиды, их называют *ламеллами стромы*. Тилакоиды отделены от стромы мембраной, которую называют *тилакоидной*, а внутри них имеется особое межмембранное пространство — тилакоидное.

Количество гран в хлоропласте клеток высших растений может достигать 40—60 (иногда до 150). Все они играют важную роль в осуществлении процессов фотосинтеза.

При росте клетки количество хлоропластов в ней увеличивается путем их деления. Затем дочерние хлоропласты увеличиваются в размере. Деление хлоропластов происходит через каждые 6—20 часов и может не совпадать с делением ядра клетки.

Основные функции хлоропластов: синтез углеводов, веществ — предшественников других групп органических соединений, включая аминокислоты и жирные кислоты; синтез макроэргических соединений, в том числе АТФ; образование свободного кислорода как побочного продукта.

Хромопласты. Хромопласты (от греч. *chromatos* — “цвет”, “окраска” и *plastos* — “вылепленный”) — пластиды, в строме которых в пузырьках содержатся каротиноиды — желтые, оранжевые и красные пигменты. Эти пластиды часто встречаются в клетках плодов (томат, тыква, рябина и др.), лепестках цветковых растений (лютики, орхидеи, марьяники и др.), в осенних листьях. В значительных количествах каротиноиды накапливаются в клетках старых листьев и корней растений, например, моркови, брюквы, крапивы и др.

Хромопласты имеют двойную мембрану, но внутри органоида находятся лишь отдельные тилакоиды, гранулярной системы нет. Хромопласты могут развиваться из хлоропластов, которые теряют хлорофиллы и тилакоиды внутренних мембран. Хромопласты считаются конечным этапом развития пластид.

Лейкопласты. Лейкопласты (от греч. *leukos* — “белый” и *plastos* — “вылепленный”) — это не пигментированные органоиды растительных клеток (бесцветны или имеют бледно-зеленую окраску). В них синтезируются и накапливаются запасные питательные вещества. Строение лейкопластов сходно со строением хлоропластов (рис. 70).

На свету лейкопласты легко могут переходить в хромопласты, создавая при этом сложную внутреннюю мембранную систему. Они могут также, хотя и редко, превращаться в хромопласты.

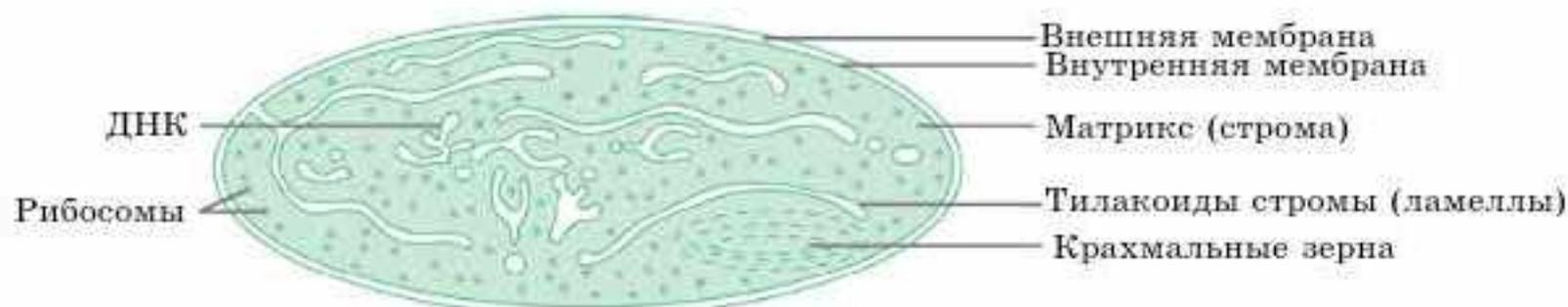


Рис. 70. Строение лейкопласта



Проверьте свои знания:



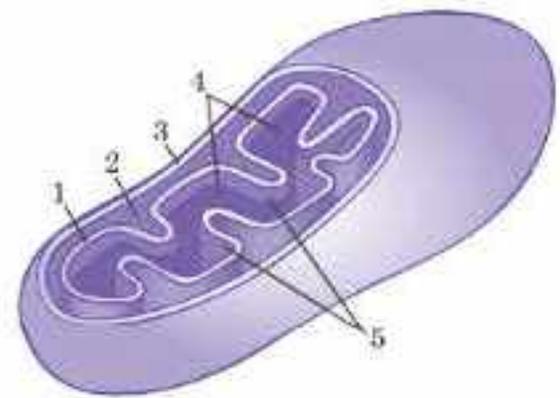
1. Митохондрии — это... органоиды.
2. Митохондрия имеет следующее строение...
3. Наружная мембрана — это...
4. Внутренняя мембрана образует... Как они еще называются?
5. Матрикс митохондрии представляет...
6. Митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы расположены...
7. Назовите две главные функции митохондрий.
8. Пластиды — характерные органоиды для...
9. Назовите пластиды и их функции отдельно.
10. Матрикс хлоропласта представлен...
11. В матриксе хлоропласта располагаются...
12. Какова роль тилакоидов?
13. На каких структурах синтезируются углеводы?
14. Как устроены и какие функции выполняют хромопласты в растительных клетках?
15. Охарактеризуйте строение и функции лейкопластов.



Охарактеризуйте, в каких органоидах растительных и животных клеток происходит синтез АТФ.



Назовите, что изображено на указателях (1—5) рисунка.



Заполните в тетради таблицу.

Строение и функции митохондрий

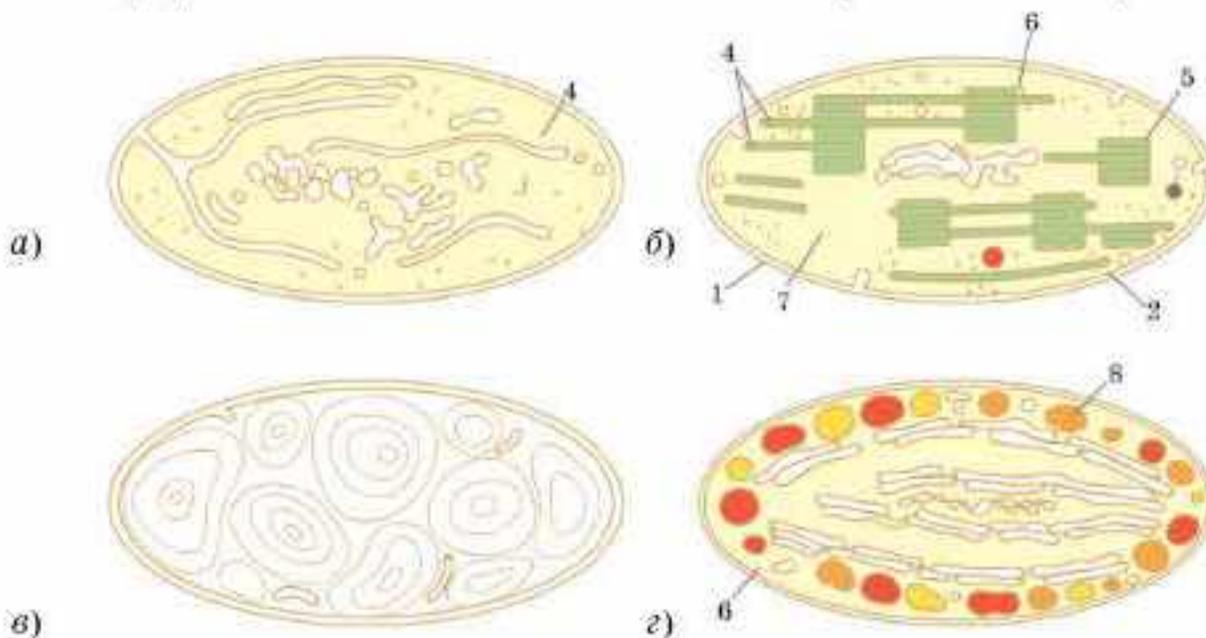
Органоид	Строение	Функция



1. Запишите в тетради строение пластид по указателям (1—8) рисунков.

ПЛАСТИДЫ

Основные формы пластид: лейкопласты (а, б), хлоропласты (в), хромопласты (г).



2. Заполните в тетради таблицу.

Строение и функции пластид

Органоид	Строение	Функция
Хлоропласт		
Хромопласт		
Лейкопласт		



1. Какими особенностями строения, функционирования обладают митохондрии и хлоропласты, что свидетельствует об их определенной автономии?
2. Сравните строение митохондрий и пластид. Какие черты сходства вы находите, чем это может быть обусловлено?

§ 24. ЯДРО

Сегодня на уроке вы:

- изучите строение и функции ядра;
- научитесь объяснять особенности строения и функций ядра клетки.

Знаете ли вы?

- Какое значение имеет для эукариотической клетки ядро? Могут ли клетки без ядра размножаться? Почему? Что хранит в себе ядро? Почему жидкий матрикс ядра называют карิโอплазма? Что является главной структурой ядра?

Ключевые понятия:

- ядро
- ламина
- карิโอплазма (нуклеоплазма)
- ядрышко
- хроматин
- хромосомы
- кариотип

Строение и функции ядра. Как правило, эукариотическая клетка имеет одно ядро, но встречаются двуядерные (инфузории) и многоядерные (опалина) клетки. Некоторые высокоспециализированные клетки вторично утрачивают ядро (эритроциты млекопитающих, ситовидные трубки покрытосеменных). Форма ядра обычно сферическая, диаметр — от 3 до 10 мкм.

Ядро отграничено от цитоплазмы ядерной оболочкой из двух мембран, между которыми находится *перинуклеарное пространство*, узкая щель (15—40 нм), заполненная полужидким веществом. В некоторых местах мембраны сливаются друг с другом, образуя поры, через которые происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Наружная мембрана покрыта рибосомами и связана с мембранами гранулярной ЭПС, образуя единую систему сообщающихся каналов (рис. 71).

Внутренняя мембрана гладкая, под ней находится ядерная ламина — часть кариоскелета, состоящая из промежуточных филаментов. Ядерная ламина поддерживает форму ядра, участвует в упорядоченной укладке хроматина внутри ядра и организации ядерных пор.

Карิโอплазма (ядерный сок, нуклеоплазма) — внутренняя среда ядра, в которой располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек. В состав ядерного сока входят различные белки (в том числе ферменты ядра), свободные нуклеотиды.

Ядрышко представляет собой округлое плотное тельце, погруженное в ядерный сок. Количество ядрышек зависит от функционального состояния ядра и варьирует от 1 до 10 и более. Ядрышки обнаруживаются только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают. Ядрышко образуется на определенных участках хромосом, несущих информацию о структуре рРНК.

Такие участки называются *ядрышковыми организаторами* и содержат многочисленные копии генов, кодирующих рРНК. Из рРНК и белков, поступающих из цитоплазмы, формируются субъединицы рибосом. Таким образом, ядрышко представляет собой скопление рРНК и рибосомальных субъединиц на разных этапах их формирования.

Хроматин — внутренние нуклеопротеидные структуры ядра, окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин имеет вид глыбок, гранул и нитей. Химический состав хроматина: ДНК (30—45%), гистоновые белки (30—50%), негистоновые белки (4—33%), т. е. хроматин является дезоксирибонуклеопротеидным комплексом (ДНП). В зависимости от функционального состояния хроматина различают *гетерохроматин* и *эухроматин*. **Эухроматин** — генетически активные, гетерохроматин — генетически неактивные участки хроматина. Эухроматин при световой микроскопии не различим, слабо окрашивается и представляет собой деконденсированные (деспирализованные, раскрученные) участки хроматина. **Гетерохроматин** под световым микроскопом имеет вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивается и представляет собой конденсированные (спирализованные, уплотненные) участки хроматина. **Хроматин** — форма существования генетического материала в интерфазных клетках. Во время деления клетки (митоз, мейоз) хроматин преобразуется в хромосомы.

Функции ядра: хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления, регуляция жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных белков, место образования субъединиц рибосом.

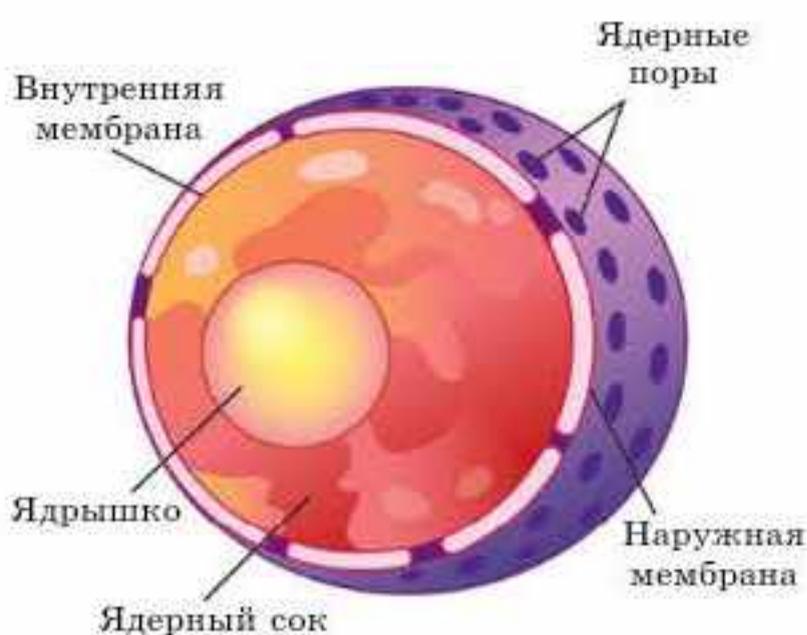


Рис. 71. Строение ядра



Рис. 72. Строение хромосом. Компактизация ДНК.

1 — равноплечая (метацентрическая) хромосома; 2 — неравноплечая (субметацентрическая) хромосома; 3 — резко неравноплечая (acrocentric) хромосома; 4 — одноплечая (телоцентрическая) хромосома; 5 — спутничная хромосома; 6 — хроматиды; 7 — центромера; 8 — теломеры; 9 — спутники; 10 — ядрышковые организаторы; 11 — гомологичные хромосомы

Хромосомы — органоиды ядра, представляющие собой конденсированный хроматин и появляющиеся в клетке во время митоза или мейоза. Хромосомы и хроматин — различные формы пространственной организации дезоксирибонуклеопротеидного комплекса, соответствующие разным фазам жизненного цикла клетки. Химический состав хромосом такой же, как у хроматина: ДНК до 40%, белки до 60%. Основу хроматиды составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК, длина ДНК одной хроматиды может достигать нескольких сантиметров. Понятно, что молекула такой длины не может располагаться в клетке в вытянутом виде, она подвергается укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию (рис. 72).

Хромосома перед делением клетки состоит из двух хроматид. В хромосоме различают первичную перетяжку, плечи хромосомы (части хромосомы по обе стороны от первичной перетяжки), теломеры (концевые участки плеч, защищающие хромосомы от слипания). Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки, отделяющие часть хромосомы, называемую *спутником* (у человека пять пар хромосом имеют вторичные перетяжки). В области вторичных перетяжек находятся копии генов, несущих информацию о строении рРНК, поэтому эти хромосомы называются *ядрышкообразующими*. По положению центромеры хромосомы делят на *метацентрические (равноплечие)*, *субметацентрические (неравноплечие)*, *acrocentric (резко неравноплечие)*, *телоцентрические (одноплечие)* и *спутничные*.

В процессе преобразования хроматина в хромосомы ДНП образует не только спирали и суперспирали, но еще и петли и суперпетли. Поэтому

процесс формирования хромосом, который происходит в профазу митоза или профазу 1 мейоза, лучше называть не спирализацией, а *конденсацией хромосом*.

Соматические клетки содержат *диплоидный, двойной* — $2n$ набор хромосом. Половые клетки — *гаплоидный, одинарный* — n . Диплоидный набор дрозофилы — 8, шимпанзе — 48, речного рака — 196 хромосом. Хромосомы диплоидного набора разбиваются на пары, хромосомы одной пары имеют одинаковое строение, размеры, набор генов и называются гомологичными.

Кариотип — совокупность признаков о числе, размерах и строении метафазных хромосом, характерных для вида (рис. 73).

Идиограмма — графическое изображение кариотипа. У представителей разных видов кариотипы разные, одного вида — одинаковые. *Аутосомы* — хромосомы, одинаковые для мужского и женского кариотипов. *Половые хромосомы* — хромосомы, по которым мужской кариотип отличается от женского. Кариотип человека ($2n = 46$, $n = 23$) содержит 22 пары аутосом и 1 пару половых хромосом. Половые хромосомы женщины — “XX”, мужчины — “XY”. X-хромосома — субметацентрическая, Y-хромосома — acrocentric.

Функции хромосом — хранение наследственной информации и передача генетического материала от материнской клетки к дочерним.

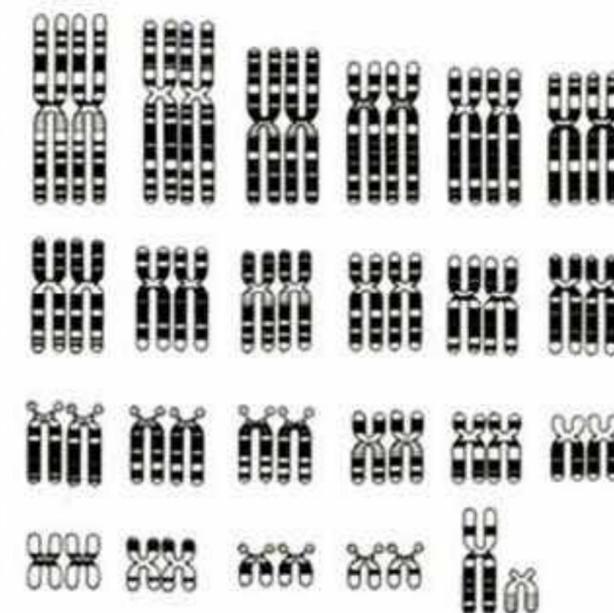


Рис. 73. Идиограмма кариотипа человека



Проверьте свои знания:



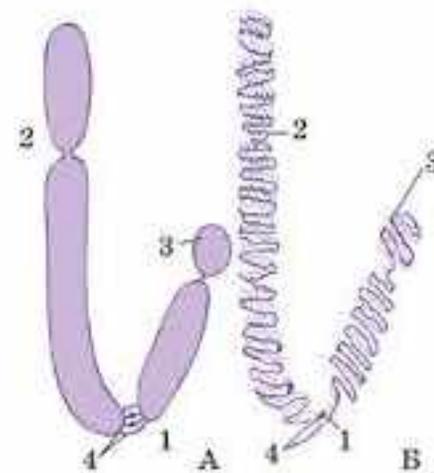
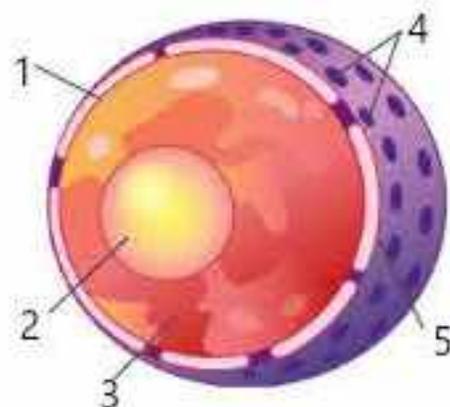
1. Как устроена мембрана ядра?
2. Какое строение имеет ядерная ламина, какую функцию она выполняет?
3. Что собой представляет кариоплазма и какая роль ей принадлежит?
4. Ядрышко — это... Расскажите о функциях ядрышка.
5. В зависимости от функций, какой бывает хроматин?
6. Кариотип — это...
7. Дайте определение: хроматин — это...
8. Назовите строение и функции хромосом.
9. Какие бывают хромосомы, чем они отличаются друг от друга?
10. Назовите функции хромосом. Обоснуйте эти функции.



Рассмотрите идиограмму кариотипа человека, сравните хромосомы, установите отличия.



1. Назовите, что изображено на указателях (1—4) рисунков А и Б.
2. Определите, что изображено на указателях рисунка.



1. Анализируя структурный и химический состав ядра, сделайте предположение о том, в каких клеточных процессах оно может принимать участие.
2. Заполните в тетради таблицу.

Структура ядра и их функции

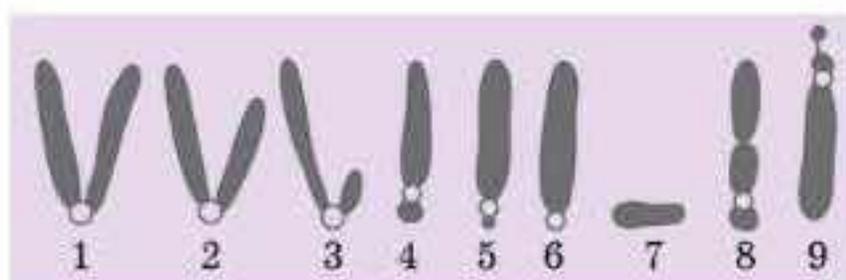
Структура ядра	Строение	Функция
Ядерная оболочка		
Кариоплазма		
Хроматин		
Хромосомы		
Кариатип		



Назовите хромосомы по расположению центромер (с 1 по 9). Дайте краткую характеристику.



Найдите в дополнительных источниках информации, научно-популярной литературе интересные факты о ядре клетки.



§ 25. ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ КОМПОНЕНТОВ КЛЕТКИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите основные компоненты клетки;
- научитесь объяснять особенности строения и функции органоидов клетки, видимые под электронным микроскопом.

Знаете ли вы?

- Как связаны органоиды эукариотической клетки между собой? Как обеспечивается транспорт веществ в эукариотической клетке? Какие органические вещества синтезируются клетками и для чего?

Плазматическая мембрана, ядро, цитоплазма: гиалоплазма, митохондрии, рибосомы, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть, лизосомы, микротрубочки и микрофиламенты. Каждый выполняет в клетке специфические функции. Клетки эукариот заметно крупнее клеток прокариот, у них всегда присутствует оформленное ядро, а по своему строению они являются весьма сложными биосистемами. **Цитоплазма — содержимое клетки, включающее ядро, содержащее гиалоплазму (цитозоль) и органеллы, ограниченное клеточной мембраной.** Через них наружная мембрана связана с оболочкой ядра, с другой стороны, мембраны соседних клеток, образуя взаимно прилегающие впячивания и складки, очень тесно и надежно соединяют клетки в многоклеточные ткани. С этим связана общая особенность внутреннего строения всех структурных элементов клетки. Несмотря на малые размеры, они имеют большую поверхность, на которой располагаются биологические катализаторы — ферменты и осуществляются различные биохимические реакции. Жидкое содержимое митохондрий заключено в две трехслойные оболочки, каждая из которых имеет такое же строение, как и наружная мембрана клетки. Мембраны эндоплазматической сети обычно расположены попарно, а между ними образуются каналы, которые могут расширяться в более значительные полости, заполненные продуктами биосинтеза. Таким образом, эндоплазматическая сеть связывает воедино все части клетки. В строении клетки различают шероховатую и гладкую эндоплазматическую сеть. **Гладкая эндоплазматическая сеть лишена рибосом и в ней осуществляется синтез жиров и углеводов (рис. 74).**

Ключевые понятия:

- цитоплазма
- гиалоплазма и органоиды
- ядро
- органические соединения
- вода
- транспорт

По каналам эндоплазматической сети осуществляется внутриклеточный обмен веществами, синтезируемыми в различных частях

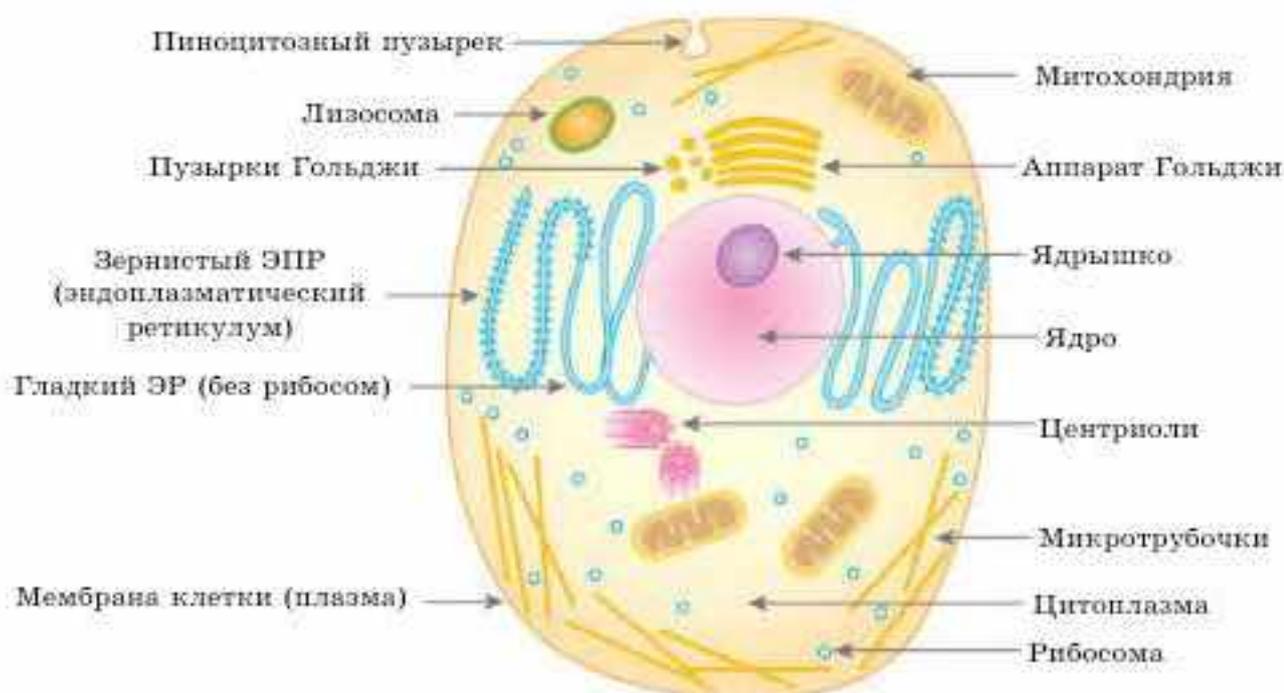


Рис. 74. Основные компоненты клетки

клетки, а также обмен между клетками. В них накапливаются некоторые продукты синтеза, в первую очередь, ферменты и гормоны. Ядро играет очень важную роль в синтезе белков-ферментов, передаче наследственной информации из поколения в поколение, процессах индивидуального развития организма. Внутри ядро заполнено ядерным соком, в котором находятся глыбки хроматина, ядрышко и рибосомы. Это — тот материальный *субстрат*, который перед делением клетки оформляется в хромосомы, видимые в световом микроскопе. *Лизосомы* осуществляют функцию расщепления веществ пищи на более простые химические вещества. Т. Шванн и М. Шлейден в середине века создали клеточную теорию, основные положения которой свидетельствовали о том, что все ткани и органы состоят из клеток, клетки растений и животных принципиально сходны между собой, все они возникают одинаково в результате деятельности организмов. Большое влияние на дальнейшее развитие клеточной теории и вообще на учение о клетке оказали великие немецкие ученые. С точки зрения морфологии клетка представляет собой сложную систему биополимеров, отделенную от внешней среды *плазматической мембраной* — *плазмолеммой* и состоящую из ядра и цитоплазмы, в которой располагаются органеллы и включения. Вода — универсальный растворитель, в ней происходят все биохимические реакции в клетке. *Ферменты* — биологические катализаторы, увеличивающие скорость химических реакций в клетке в сотни тысяч миллионов раз, являются белками. К жироподобным веществам относятся холестерин, некоторые гормоны, лецитин. Липиды, являющиеся основным компонентом клеточных мембран, выполняют тем самым строительную функцию (схема 1).

Схема 1

Структурные компоненты клетки



Липидный бислой представляет собой динамичную структуру; образующие его липиды могут вращаться, двигаться в латеральном направлении и даже переходить из слоя в слой. Часть белка,

контактирующая с гидрофобной частью *липидного* бислоя, имеет спиральное строение и состоит из неполярных аминокислот, в силу чего между этими компонентами белков и липидов происходит гидрофобное взаимодействие. Таким способом клетка принимает различные сигналы, поступающие из внешней среды. *Углеводы* в биологических мембранах находятся в соединении с белками — *гликопротеины* и липидами — *гликолипиды*. Углеводные цепи белков представляют собой олиго- или полисахаридные структуры, в состав которых входят глюкоза, галактоза, фруктоза. Их функции связаны с контролем за межклеточным взаимодействием, поддержанием иммунного статуса клетки, обеспечением стабильности белковых молекул. Если вещество транспортируется через мембрану независимо от наличия и переноса других соединений, то такой вид транспорта называют *юнипортом*. Если перенос одного вещества сопряжен с транспортом другого, то говорят о котранспорте, причем однонаправленный перенос называется *симпортом*, а противоположно направленный — *антипортом*. Каналы представляют собой липопротеиновые структуры, пронизывающие мембраны. В плазматических мембранах клеток различных органов обнаружены системы активного транспорта ионов натрия и калия — натрий-калиевый насос. Перенос ионов осуществляется основным компонентом — натрий-калиевым насосом.



Проверьте свои знания:



1. Что собой представляет клетка как биосистема?
2. За счет чего клетки объединяются в ткани?
3. Из какого субстрата формируются хромосомы ядра?
4. О чем свидетельствуют основные положения клеточной теории?
5. Дайте характеристику всех органоидов клетки и их функций.
6. Какие функции выполняют органические соединения клетки?
7. Какова роль воды в клетке?
8. Назовите все виды транспорта веществ.



Чем обеспечивается активный транспорт веществ? Дайте полную характеристику.



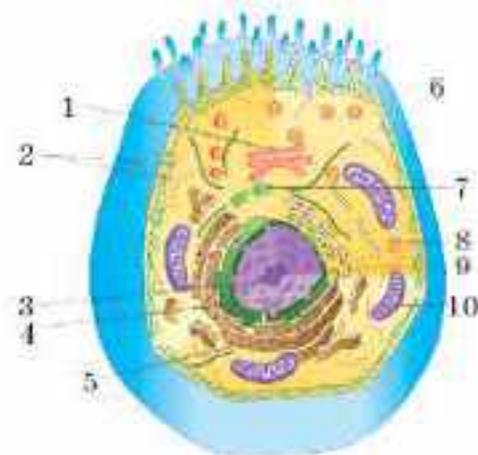
Назовите органоиды клетки по указателям (1—11) рисунка.



Напишите мини-проект о строении клетки.



1. Объясните значение следующих терминов: цитология, клетка, прокариоты, эукариоты, цитоплазма, цитоплазматическая мембрана, клеточная стенка, эндоцитоз, экзоцитоз, органоиды, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрия, пластида, рибосома, пероксисома, центриоль, вакуоль, микротрубочки, ядро, ядрышко.
2. Какие особенности, по мнению А. Ленинджера, позволяют считать клетку системой?



§ 26. ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СТРУКТУРОЙ, СВОЙСТВАМИ И ФУНКЦИЯМИ КЛЕТОЧНОЙ МЕМБРАНЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите взаимосвязь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны;
- научитесь устанавливать связь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны, используя жидкокристаллическую модель.

Знаете ли вы?

- Как расположены молекулы белков относительно бимолекулярного слоя фосфолипидов? В каком состоянии находятся фосфолипиды?

Ключевые понятия:

- Сингер и Николсон
- жидкостно-кристаллическая модель мембраны

Строение мембраны уникально своим бислоем (*би* — приставка, обозначающая “двойной”). Двойной слой фосфолипидов, гидрофильная часть которого (из глицерина) ориентирована наружу, гидрофобная же — внутрь (остатки жирных кислот). Молекулы

белков при этом могут располагаться относительно мембраны с обеих сторон, пронизывать ее и погружаться в нее. То есть наружный слой захватывает воду с растворенными в ней веществами, но не пропускает чужеродные вещества (рис. 75).

Мелкие неионизированные молекулы (кислород, азот) проникают непосредственно через бислой. Ионы же калия, натрия, как тяжелые заряженные частицы, в качестве транспорта используют белки либо белковые поры. Поскольку вовне, как правило, концентрация растворенного вещества выше — полупроницаемость мембраны используется для восстановления солевого баланса. Этот процесс называется *осмосом*.

Наружный слой поверхности клеток животных, в отличие от клеточных стенок растений, очень тонкий, эластичный. Он не виден в световой микроскоп и состоит из разнообразных полисахаридов и белков. Поверхностный слой животных клеток получил название *гликокаликс*.

По современным представлениям, молекулы липидов в плазматической мембране расположены в два ряда и образуют сплошной слой. Молекулы белков не образуют сплошного слоя, они располагаются в слое липидов, погружаясь в него на разную глубину.

Молекулы белка и липидов подвижны, что обеспечивает динамичность плазматической мембраны.

Жидкостно-кристаллическая модель мембраны устанавливает связь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны, используя жидкостно-кристаллическую модель (рис. 75).

В 1972 г. Сингер и Николсон (Singer, Nicolson) предложили жидкостно-мозаичную модель мембраны, согласно которой белковые

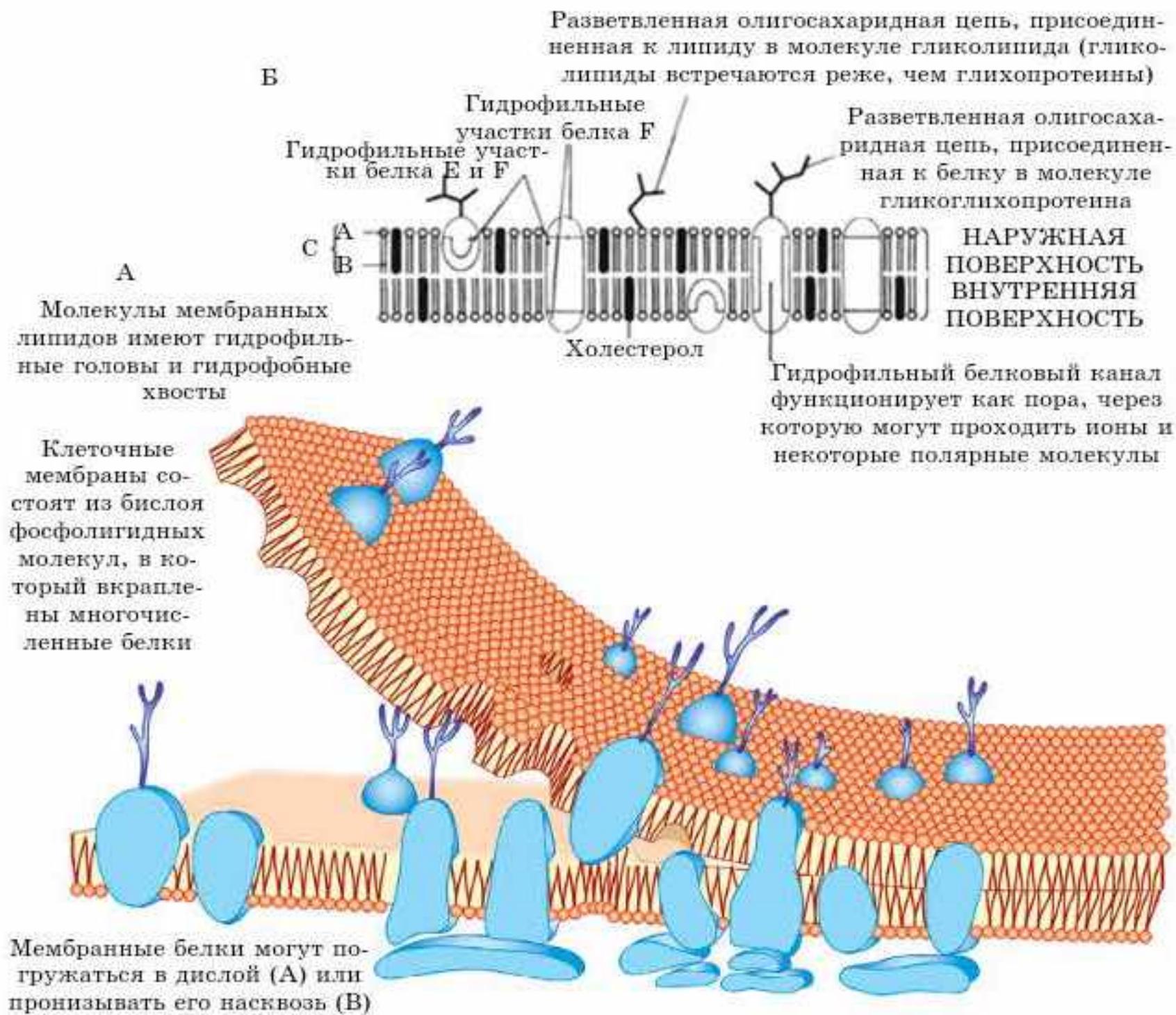


Рис. 75. Взаимосвязь между структурами клеточной мембраны

молекулы плавают в жидком фосфолипидном бислое. Они образуют в нем своеобразную мозаику, но, поскольку бислой этот жидкий, то и сам мозаичный узор не жестко фиксирован; белки могут менять в нем свое положение. Покрывающая клетку тонкая мембрана напоминает пленку мыльного пузыря — она тоже все время “переливается”. На рисунке представлены плоскостное изображение жидкостно-мозаичной модели мембраны и ее трехмерная модель. Ниже суммированы известные нам данные, касающиеся строения и свойств клеточных мембран.

Толщина мембран составляет около 7,5 нм. Основная структура мембраны — фосфолипидный бислой.

Гидрофильные головы фосфолипидных молекул обращены наружу — в сторону водного содержимого клетки и в сторону наружной водной среды.

Гидрофобные хвосты обращены внутрь — они образуют гидрофобную внутреннюю часть бислоя.

Фосфолипиды находятся в жидком состоянии и быстро диффундируют внутри бислоя — перемещаются в латеральном направлении.

Жирные кислоты, образующие хвосты фосфолипидных молекул, бывают насыщенными и ненасыщенными. В ненасыщенных кислотах имеются изломы, что делает упаковку бислоя более рыхлой. Следовательно, чем больше степень ненасыщенности, тем более жидкую консистенцию имеет мембрана.

Большая часть белков плавают в жидком фосфолипидном бислое, образуя в нем своеобразную мозаику, постоянно меняющую свой узор.

Белки сохраняют связь с мембраной, поскольку в них есть участки, состоящие из гидрофобных аминокислот, взаимодействующих с гидрофобными хвостами фосфолипидов; вода из этих мест выталкивается. Другие участки белков гидрофильны. Они обращены либо к окружению клетки, либо к ее содержимому, т. е. к водной среде.

Некоторые мембранные белки лишь частично погружены в фосфолипидный бислой, тогда как другие пронизывают его насквозь.

К некоторым белкам и липидам присоединены разветвленные олигосахаридные цепочки, играющие роль антенн. Такие соединения называются, соответственно, гликопротеинами и гликолипидами.

В мембранах содержится также *холестерол*. Подобно ненасыщенным жирным кислотам, он нарушает плотную упаковку фосфолипидов и делает их более жидкими. Это важно для организмов, живущих в холодной среде, где мембраны могли бы затвердевать. Холестерол также делает мембраны более гибкими, и вместе с тем, более прочными. Без него они бы легко разрывались.

Две стороны мембраны, *наружная* и *внутренняя*, различаются и по составу, и по функциям.



Проверьте свои знания:



1. Сделайте краткий обзор строения клеточной мембраны.
2. В каком году и кем предложена жидкостно-кристаллическая модель клеточной мембраны?
3. Согласно жидкостно-кристаллической модели мембраны, в каком состоянии находятся в ней белки и фосфолипиды?
4. Что является основной структурой мембраны, ее "каркасом"?
5. Как располагаются головки и хвосты фосфолипидов?
6. Как ведут себя белки в фосфолипидном слое?
7. Как располагаются олигосахаридные цепочки?
8. Какова роль холестерина в мембране?



1. Различаются ли наружная и внутренняя мембраны? Охарактеризуйте.
2. Охарактеризуйте взаимосвязь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны.
3. В чем может выражаться участие мембран в передаче межклеточной информации?



Внимательно рассмотрите рис. 75. Далее прочтите содержание параграфа и установите связь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны, используя жидкостно-кристаллическую модель.



Плазматическая мембрана, окружающая каждую клетку, определяет ее ... и обеспечивает сохранение существенных различий между ... содержимым и ... средой. Мембрана служит высокоизбирательным ..., который поддерживает разницу концентраций ... по обе стороны мембраны и позволяет ... веществам проникать ... клетки, а продуктам выделения ... наружу.



Подумайте над тем, как создать относительно простые и поддающиеся контролю модельные системы, которые позволяют имитировать и исследовать реальные системы мембран.



Дайте оценку, как могут помочь знания строения биологической мембраны, механизмов ее функционирования, понимание ее роли в клетке и организме. Как вы видите перспективы развития науки мембранологии? Что она может дать для практической деятельности человека.

§ 27. ФУНКЦИИ МЕМБРАННЫХ БЕЛКОВ, ФОСФОЛИПИДОВ, ГЛИКОПРОТЕИНОВ, ГЛИКОЛИПИДОВ, ХОЛЕСТЕРОЛА

Сегодня на уроке вы:

- изучите функции мембранных белков, фосфолипидов, гликопротеинов, гликолипидов, холестерина;
- научитесь устанавливать связь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны, используя жидкостно-кристаллическую модель.

Знаете ли вы?

- Какими свойствами обладают биологические мембраны?

Общие свойства биологических мембран.

Все без исключения клеточные мембраны построены по общему принципу: это тонкие липопротеидные пленки, состоящие из двойного слоя липидных молекул, в который включены молекулы белка. В весовом отношении в зависимости от типа мембран на долю липидов приходится 25—60%, на долю белков — 40—75%. В состав многих мембран входят углеводы, количество которых может достигать 2—10%.

Биологические мембраны весьма избирательно пропускают вещества из окружающего раствора. Они довольно легко пропускают воду и задерживают большинство веществ, растворимых в воде, и в первую очередь — ионизированные вещества или несущие электрический заряд.

Ключевые понятия:

- мембранные белки
- фосфолипиды
- гликопротеины, гликолипиды, холестерол
- Сингер и Николсон
- жидкостно-кристаллическая модель мембраны

В силу этого в солевых растворах биомембраны являются хорошими электроизоляторами.

Основу мембраны составляет двойной липидный слой, в формировании которого участвуют фосфолипиды и гликолипиды. Липидный бислой образован двумя рядами липидов, гидрофобные радикалы которых спрятаны внутрь, а гидрофильные группы обращены наружу и контактируют с водной средой. Белковые молекулы как бы “растворены” в липидном бислое.

Липидный состав мембран

Фосфолипиды. Все фосфолипиды можно разделить на 2 группы — *глицерофосфолипиды* и *сфингофосфолипиды*. Глицерофосфолипиды относят к производным фосфатидной кислоты. Наиболее распространенные глицерофосфолипиды мембран — фосфатидилхолины и фосфатидилэтаноламины. В мембранах эукариотических клеток обнаружено огромное количество разных фосфолипидов, причем по разным клеточным мембранам они распределены неравномерно.

Специфические фосфолипиды внутренней мембраны митохондрий — кардиолипины (дифосфатидилглицеролы). Они синтезируются ферментами внутренней мембраны митохондрий и составляют около 22% от всех фосфолипидов мембраны (рис. 76).

В плазматических мембранах клеток в значительных количествах содержатся сфингомиелины. Сфингомиелины — главные липиды миелиновой оболочки нервных волокон.

Гликолипиды. В гликолипидах гидрофобная часть представлена церамидом. Гидрофильная группа — углеводный остаток, присоеди-

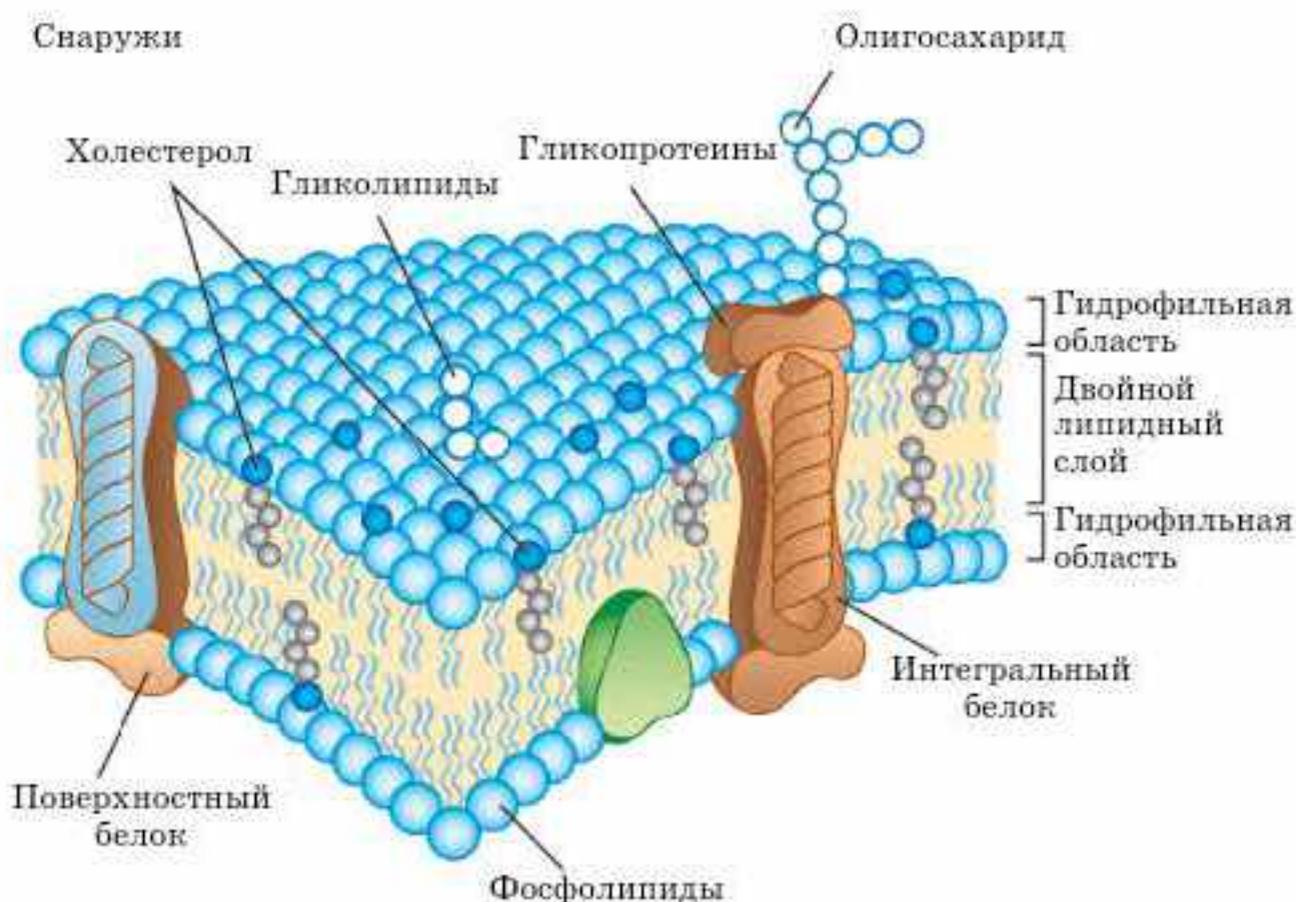


Рис. 76. Белки, фосфолипиды, гликопротеины, гликолипиды, холестерол, составляющие мембрану клетки

ненный гликозидной связью к гидроксильной группе у первого углеродного атома церамида.

Полярные “головки” гликофинголипидов находятся на наружной поверхности плазматических мембран. В значительных количествах гликолипиды содержатся в мембранах клеток мозга, эритроцитов, эпителиальных клеток. Ганглиозиды эритроцитов разных индивидуумов различаются строением олигосахаридных цепей, проявляющих антигенные свойства.

Холестерол. Холестерол присутствует во всех мембранах животных клеток. Его молекула состоит из жесткого гидрофобного ядра и гибкой углеводородной цепи.

Для животной клетки среднее молярное отношение холестерол/фосфолипиды равно 0,3—0,4, но в плазматической мембране это соотношение гораздо выше (0,8—0,9). Наличие холестерола в мембранах уменьшает подвижность жирных кислот, снижает латеральную диффузию липидов и белков и поэтому может влиять на функции мембранных белков.

В составе мембран растений холестерола нет, а присутствуют растительные стероиды — ситостерол и стигмастерол.

Белки мембран принято делить на интегральные (трансмембранные) и периферические. Интегральные белки имеют обширные гидрофобные участки на поверхности и нерастворимы в воде. С липидами мембран они связаны гидрофобными взаимодействиями и частично погружены в толщу липидного бислоя, а зачастую и пронизывают бислой, оставляя на поверхности сравнительно небольшие гидрофильные участки. Отделить эти белки от мембраны удастся только с помощью детергентов типа додецилсульфата или солей желчных кислот, которые разрушают липидный слой и переводят белок в растворимую форму (солюбилизируют его), образуя с ним ассоциаты. Все дальнейшие операции по очистке интегральных белков осуществляются также в присутствии детергентов. Периферические белки связаны с поверхностью липидного бислоя электростатическими силами и могут быть отмыты от мембраны солевыми растворами.

Механизмы переноса веществ через мембраны: простая диффузия, пассивный симпорт и антипорт, первично-активный транспорт, вторично-активный транспорт, регулируемые каналы (примеры). *Перенос через мембрану макромолекул и частиц. Участие мембран в межклеточных взаимодействиях.*

Существует несколько механизмов транспорта веществ через мембрану.

Диффузия — проникновение веществ через мембрану по градиенту концентрации (из области, где их концентрация выше, в область, где

их концентрация ниже). Диффузный транспорт веществ (воды, ионов) осуществляется при участии белков мембраны, в которых имеются молекулярные поры, либо при участии липидной фазы (для жирорастворимых веществ).



Проверьте свои знания:



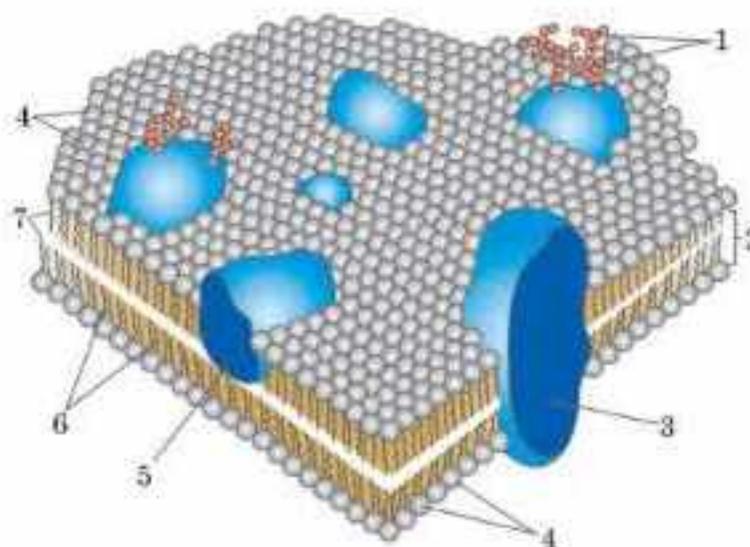
1. Назовите общие свойства всех мембран. Приведите примеры.
2. На какие две группы делятся фосфолипиды?
3. Какие из них относятся к глицерофосфолипидам?
4. Какие фосфолипиды относятся к сфингофосфолипидам?
5. Какие гликолипиды вы знаете? Чем они отличаются друг от друга?
6. Где располагается холестерол и какова его функция?
7. На какие группы принято делить мембранные белки? Каковы их функции?



1. Каковы механизмы переноса веществ через мембраны?
2. Назовите механизмы транспорта веществ через мембрану. Охарактеризуйте их.



Назовите, что изображено под цифрами 1—7 рисунка.



Заполните в тетради таблицу.

Функции мембранных белков, фосфолипидов, гликопротеинов, гликолипидов, холестерола

Мембранные структуры	Функция
Белки	
Фосфолипиды	
Гликопротеины	
Гликолипиды	
Холестерол	



1. Биологические мембраны — важный фактор целостности клетки и субклеточных образований. Как вы понимаете это утверждение?
2. Подготовьте электронную презентацию и короткое сообщение по теме урока.

§ 28. Влияние различных факторов на мембрану клеток

Сегодня на уроке вы:

- изучите влияние различных факторов на мембрану клеток;
- научитесь устанавливать связь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны, используя жидкостно-кристаллическую модель.

По современным представлениям, мембрана клетки является сложным образованием, тесно связанным с цитоскелетом и микротрубочками плазмы, что придает ей определенную устойчивость. Клеточная мембрана состоит из двойного липидного слоя, в свою очередь образованного, главным образом, из фосфолипидов, особенно лецитина, с небольшим количеством холестерина и гликолипидов.

Повреждение мембраны клетки может происходить с участием следующих механизмов:

1. Разрыв клеточной мембраны при механическом повреждении. Такое повреждение может быть летальным — с разрушением и других структур клетки, или минимальным — с повышением ее проницаемости и вовлечением других механизмов повреждения.

2. Повреждение мембраны протеолитическими ферментами, например, трипсином, протеолитическими ферментами системы комплемента (при цитолитическом типе аллергии).

3. При дефиците АТФ в результате расстройств энергетического обмена клетки, ибо при этом невозможно функционирование калий-, натрий-, кальций-насосов мембраны и активное поддержание отрицательного заряда мембраны. Проницаемость мембраны клетки при этом повышается и, так же, как и в других случаях, в повреждение мембраны вовлекаются и иные механизмы (например, действие продуктов перекисного окисления липидов).

4. Повреждение мембраны может быть вызвано коагуляцией белков мембраны клетки, например, при действии кислот и щелочей, электрического тока, высокой температуры.

5. Передозировка наперстянки, используемой при лечении недостаточности сердца, нарушающей активность АТФазы, а, следовательно, и перенос через мембрану ионов калия, натрия и кальция.

6. Наследственно обусловленное нарушение синтеза компонентов цитоплазматической мембраны (например, акантоцитоз, при котором имеет место дефект синтеза бета-липопротеина). При этом меняются свойства мембраны, эритроциты приобретают звездчатый характер (акантоз). Позже имеет место нарушение мембран нервных клеток и сетчатки, что, в конечном итоге, ведет к гибели организма.

7. Наконец, в последнее время особенно большое значение в механизме повреждения клетки придают действию продуктов свободно радикального окисления, перекисного окисления липидов (ПОЛ). Рассмотрим этот механизм подробнее.



Лабораторная работа № 4. Влияние различных факторов на мембрану клеток

1. Влияние температуры воды на проницаемость клеточных мембран корнеплода свеклы.

Краткое теоретическое введение:

Некоторые воздействия нарушают целостность клеточных мембран, исчезает барьер проницаемости для крупных молекул.

Вакуоли клеток свеклы окрашены в красный цвет из-за содержащегося в них пигмента антоциана.

Цель: исследовать влияние температуры воды на проницаемость клеточных мембран корнеплода свеклы.

Гипотеза: если опустить корнеплод свеклы в ледяную воду, то он сохранит свой природный пигмент антоциан и клеточная мембрана никак не будет затронута (сохранится барьер проницаемости), а если свеклу погрузить в кипятком, то барьер станет легко проницаемым, мембрана нарушится и пигмент антоциан "вытечет" наружу.

Материалы и оборудование: для выполнения данной работы потребуются кусочки корнеплода свеклы, кипятком, горячая вода, вода комнатной температуры, ледяная вода, 4 колбочки и пинцет.

Ход работы:

1. Нарезать 4 кусочка корнеплода свеклы и налить воду в колбочки.
2. Взять первый кусочек и опустить его с помощью пинцета в колбочку с ледяной водой (из морозилки).
3. Пронаблюдать за реакцией в колбочке, записать результаты.
4. Взять второй кусочек и опустить его с помощью пинцета в колбочку с водой комнатной температуры.
5. Пронаблюдать за реакцией в колбочке, записать результаты.
6. Взять третий кусочек и опустить его с помощью пинцета в колбочку с горячей водой.
7. Пронаблюдать за реакцией в колбочке, записать результаты.
8. Взять четвертый кусочек и опустить его с помощью пинцета в колбочку с кипятком (из чайника).
9. Пронаблюдать за реакцией в колбочке, записать результаты.

Результаты:

В первом случае с ледяной водой свекла...

Во втором случае с водой комнатной температуры...

В третьем случае с горячей водой...

В четвертом случае с кипятком...

Анализ результатов:

Результаты можно считать достаточно точными, так как действия осуществлялись строго по плану, четко выполнены все пункты. Но данный эксперимент нельзя считать строго научным, так же, как и полученные результаты.

Вывод:

Оценка гипотезы:

Гипотеза подтвердилась на практике в ходе эксперимента. И температурный фактор действительно повлиял на состояние клеточной мембраны.

Оценка метода:

Метод проведения эксперимента можно считать достаточно надежным и верным, в следующий раз для особой точности можно измерить температуру воды.

2. Плазмолиз и деплазмолиз.

Принцип метода: по интенсивности плазмолиза и по времени наступления деплазмолиза можно оценить проницаемость мембраны для тех или иных веществ.

Цель: исследовать проницаемость мембран растительной клетки для сахарозы и мочевины (карбамида).

Материалы и оборудование: 1) окрашенный лук (*Allium cepa* L.), в клетках которого содержится антоциан; 2) 1 мл раствора сахарозы; 3) дистиллированная вода; 4) скальпель; 5) лезвие; 6) кусочки фильтровальной бумаги; 7) предметные и покровные стекла; 8) препаровальные иглы; 9) микроскоп.

Контрольные вопросы

1. С какими свойствами цитоплазмы и вакуоли связаны осмотические явления клетки?
2. Что такое *тургор*, *плазмолиз*, *деплазмолиз*?
3. Может ли происходить плазмолиз в мертвой клетке?
4. Как можно вызвать плазмолиз в клетках эпидермиса лука?
5. Дать определения понятиям *осмос* и *диффузия*.

Цель: убедиться в существовании явления плазмолиза и деплазмолиза в живых клетках растений и скорости прохождения физиологических процессов.

Оборудование: микроскопы, предметные и покровные стекла, стеклянные палочки, стаканы с водой, фильтровальная бумага, раствор поваренной соли, репчатый лук.

Ход работы

1. Снимите нижнюю кожицу чешуи лука (4 мм²).
2. Приготовьте микропрепарат, рассмотрите и зарисуйте 4—5 клеток увиденного.
3. С одной стороны покровного стекла нанесите несколько капель раствора поваренной соли, а с другой стороны полоской фильтровальной бумаги оттяните воду.
4. Рассмотрите микропрепарат в течение нескольких секунд. Обратите внимание на изменения, произошедшие с мембранами клеток, и время, за которое эти изменения произошли. Зарисуйте изменившийся объект.
5. Нанесите несколько капель дистиллированной воды у края покровного стекла и оттяните ее с другой стороны фильтровальной бумагой, смывая плазмолизирующий раствор.
6. В течение нескольких минут рассматривайте микропрепарат под микроскопом. Отметьте изменения положения мембран клеток и время, за которое эти изменения произошли.
7. Сопоставьте увиденное с изображением объекта на рисунке 1.
8. Зарисуйте изучаемый объект.
9. Сделайте вывод в соответствии с целью работы, отметив скорость плазмолиза и деплазмолиза. Объясните разницу в скорости этих двух процессов.

Ответьте на вопросы:

1. Куда двигалась вода (в клетки или из них) при помещении ткани в раствор соли?
2. Чем можно объяснить такое направление движения воды?
3. Куда двигалась вода при помещении ткани в воду? Чем это объясняется?
4. Как вы думаете, что могло бы произойти в клетках, если бы их оставили в растворе соли на длительное время?
5. Можно ли использовать раствор соли для уничтожения сорняков?
6. Дайте определение терминам *плазмолиз*, *деплазмолиз*, *осмос*, *тургор*.
7. Объясните, почему в варенье яблоки становятся менее сочными.

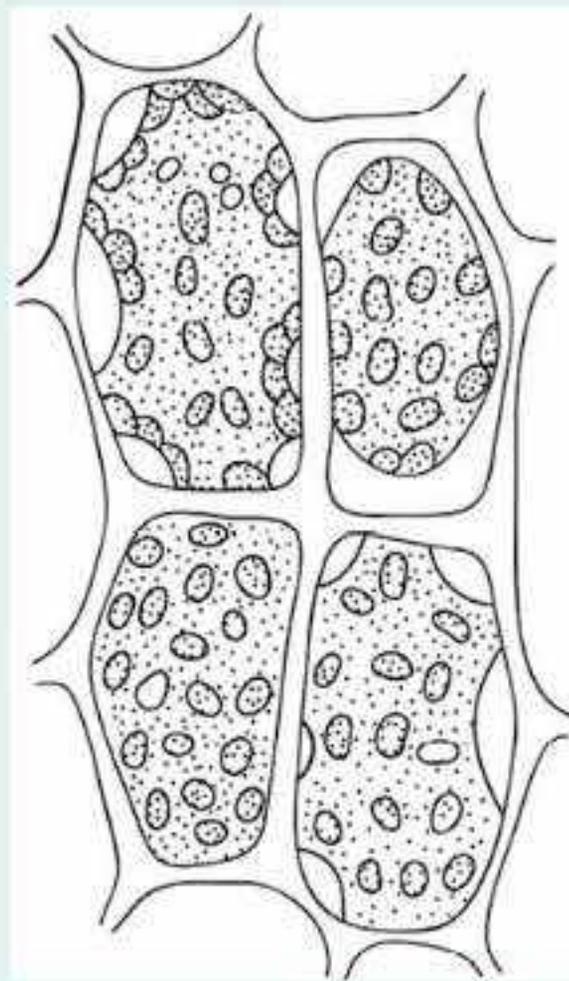


Рис. 1. Плазмолиз и деплазмолиз

§ 29. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ КЛЕТОК БАКТЕРИЙ, ГРИБОВ

Сегодня на уроке вы:

- изучите особенности структуры и функции клеток бактерий, грибов;
- научитесь сравнивать особенности структуры и функции клеток прокариот и эукариот.

Знаете ли вы?

- Какое строение имеет оболочка грибной клетки? Что собой представляет плазмолемма грибной клетки? Каковы особенности строения бактериальной клетки?

Ключевые понятия:

- клеточная оболочка
- протопласт
- ядро
- вакуоль
- жгутики
- прокариоты

Клеточная оболочка грибов. Основу клеточной оболочки составляют сахара, белки, жиры, а также хитин (подобно наружному скелету насекомых и ракообразных). Однако грибы отличаются разнообразным составом клеточной оболочки. Она может быть *целлюлозно-хитиновой, хитиново-глюкановой*. В ней имеются гетерополимеры, содержащие

маннозу, глюкозу, галактозу. Один из основных компонентов клеточной оболочки — хитин (азотсодержащее, нерастворимое в крепких растворах щелочей вещество). Он составляет у некоторых грибов до 60% сухого веса оболочки. У грибов из класса *Zygomycota* (мукоральные грибы) в клеточной оболочке обнаружен хитозан. Клеточная оболочка придает форму вегетативным клеткам гиф и органам размножения, ее поверхность является местом локализации некоторых ферментов. Она часто многослойна, устойчива к разрушению. По мере старения оболочка может кутинизироваться, инкрустироваться оксалатом кальция. Наружные слои оболочки могут ослизняться.

Протопласт. От клеточной оболочки протопласт отделен плазмалеммой — мембраной, содержащей липиды и белки (рис. 77). Главная ее функция — регуляция поступления растворов из окружающей среды в клетку и наоборот. Поступление веществ может быть пассивным и активным, протекающим с затратами энергии в виде АТФ. В протопласте различают ядро и цитоплазму. В состав цитоплазмы входят разнообразные органоиды (митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы и др.), связанные гиалоплазмой. Рибосомы находятся в основном в цитоплазме. Эндоплазматический ретикулум выражен слабо. Митохондрии похожи на митохондрии растений, но кристы сплюснутые. *Диктиосомы* (тельца Гольджи) практически не встречаются. Вместо диктиосом обнаруживаются скопления эндоплазматического ретикулума. Одной из особенностей протопласта

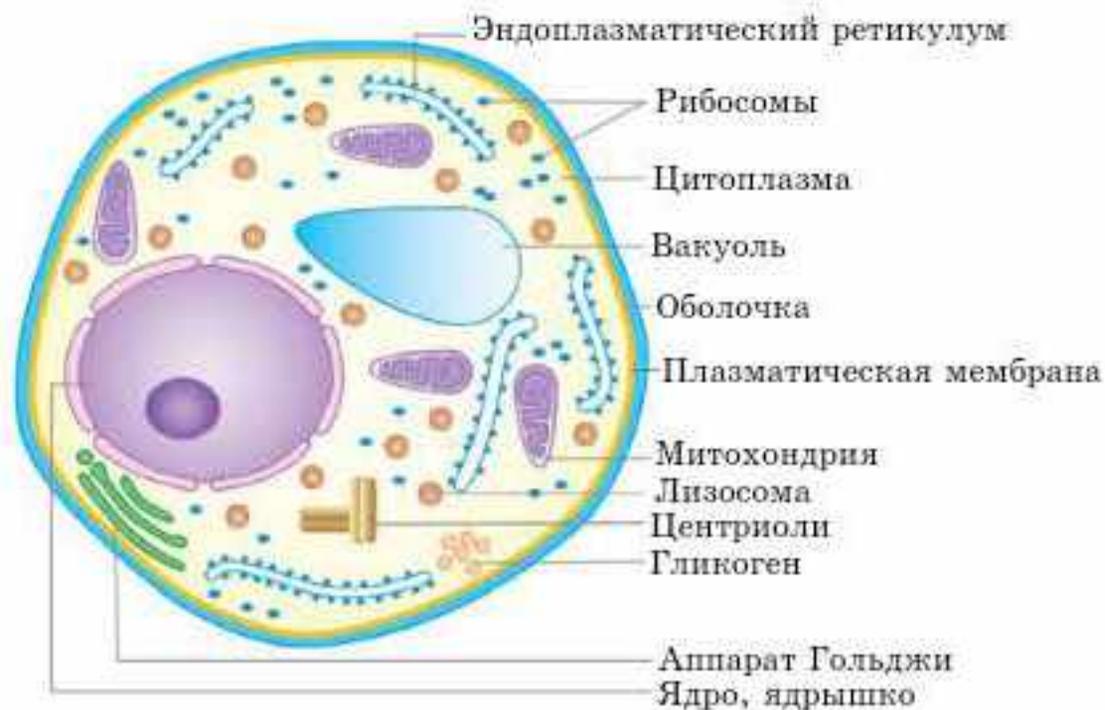


Рис. 77. Строение грибной клетки

клетки грибов является наличие околоцитоплазматической мембраны губковидных электронно-прозрачных телец — *ломасом*, функции которых окончательно не выяснены (рис. 77).

Ядро. У большинства грибов оно обычно небольших размеров, окружено двойной мембраной, круглое, удлиненное, расположено либо в центре, либо у клеточной оболочки или перегородки. Клетки грибов содержат одно или несколько ядер. В ядре обычно находится одно ядрышко, но иногда оно отсутствует. Основная функция ядра — репликация ДНК и перенос генетической информации в цитоплазму через РНК. К особенностям ядерного аппарата грибов относится наличие дикарионов ($n + n$), спаренных ядер в клетке после слияния цитоплазмы. Другая особенность ядер — способность передвигаться из одной клетки в другую (рис. 77).

Следует отметить некоторые особенности митоза. У большинства грибов митоз “закрытый” (без разрушения ядерной оболочки), отсутствуют центриоли. Образование перегородки между разделившимися клетками не всегда происходит сразу после деления ядра, в результате чего могут образовываться многоядерные клетки.

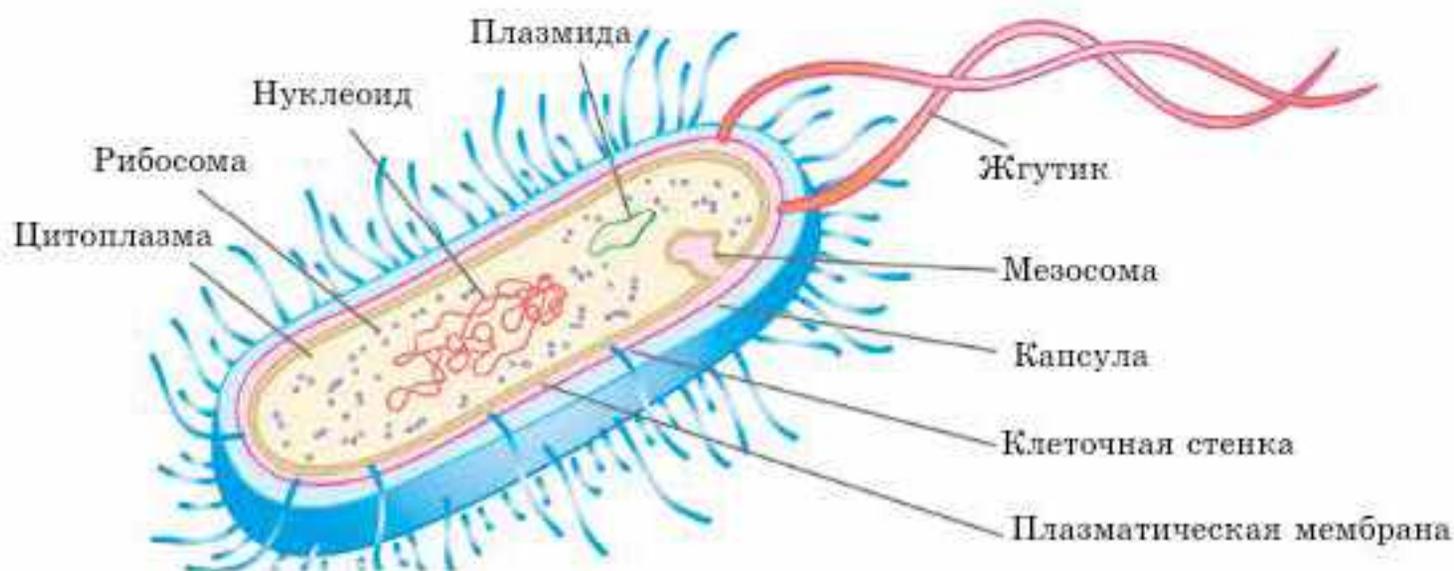


Рис. 78. Строение бактериальной клетки

Вакуоли. Отграничены от протопласта мембраной — тонопластом. В молодых клетках вакуоли мелкие. Впоследствии они сливаются, образуя крупную вакуоль. В вакуолях в коллоидном состоянии находятся полифосфаты, различные питательные вещества. У низкоорганизованных грибов и в зооспорах имеются особые пульсирующие вакуоли, способные сокращаться и вновь расширяться.

Жгутики имеются у представителей отдела хитридиомикота. Они способствуют передвижению зооспор и гамет. По строению отличаются от жгутиков бактерий. В центре находятся две одиночные, а по периферии — девять двойных фибрилл.

Особенности строения бактериальной клетки. Основные органеллы и их функции (рис. 78).

I. Отличия бактерий от других клеток: 1. Бактерии относятся к прокариотам, т. е. не имеют обособленного ядра. 2. В клеточной стенке бактерий содержится особый пептидогликан — муреин. 3. В бактериальной клетке отсутствуют аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, митохондрии. 4. Роль митохондрий выполняют мезосомы — складки-инвагинации цитоплазматической мембраны. 5. В бактериальной клетке много рибосом. 6. У бактерий могут быть специальные органеллы движения — жгутики. 7. Размеры бактерий колеблются от 0,3—0,5 до 5—10 мкм.

II. Дополнительные структуры: а) споры; б) капсулы; в) ворсинки; г) жгутики.

Споры бактерий образуются при неблагоприятных условиях. Клетки бактерий покрываются плотной защитной оболочкой.

Капсула бактерии — поверхностная слизистая структура, образующаяся вокруг оболочки. Служит защитным барьером, иногда хранит запасы пищи; характерна не для всех бактерий.

Жгутики — органоиды движения у плавающих и скользящих бактерий. Ворсинки — пили — представляют собой легкую цепочку проводящих белков цилиндрической формы, отходящую от поверхностного слоя клетки.

Цитоплазма представляет собой сложную коллоидную систему, состоящую из воды (75%), минеральных соединений, белков, РНК и ДНК, которые входят в состав органелл нуклеоида, рибосом, мезосом, включений.

Нуклеоид — ядерное вещество, распыленное в цитоплазме клетки. Не имеет ядерной мембраны, ядрышек. В нем локализуется ДНК, представленная двухцепочечной спиралью. Обычно замкнута в кольцо и прикреплена к цитоплазматической мембране. Содержит около 60 млн. пар оснований. Это — чистая ДНК, она не содержит белков-гистонов. Их защитную функцию выполняют метилированные азотистые основания. В нуклеоиде закодирована основная генетическая информация, т. е. геном клетки.

Наряду с нуклеоидом в цитоплазме могут находиться автономные кольцевые молекулы ДНК с меньшей молекулярной массой — плазмиды. В них также закодирована наследственная информация, но она не является жизненно необходимой для бактериальной клетки.

Рибосомы представляют собой рибонуклеопротеиновые частицы размером 20 нм, состоящие из двух субъединиц — 30 S и 50 S. Рибосомы отвечают за синтез белка. Перед началом синтеза белка происходит объединение этих субъединиц в одну — 70 S. В отличие от клеток эукариотов, рибосомы бактерий не объединены в эндоплазматическую сеть.

Мезосомы являются производными цитоплазматической мембраны. Мезосомы могут быть в виде концентрических мембран, пузырьков, трубочек, в форме петли. Мезосомы связаны с нуклеоидом. Они участвуют в делении клетки и спорообразовании.

Включения являются продуктами метаболизма микроорганизмов, которые располагаются в их цитоплазме и используются в качестве запасных питательных веществ. К ним относятся включения гликогена, крахмала, серы, полифосфата (волютина) и др. (рис. 77).



Проверьте свои знания:



1. Охарактеризуйте особенности строения клеточной оболочки грибной клетки.
2. Прочитайте в параграфе подтему "Протопласт" и дайте ему характеристику.
3. Расскажите о строении и функциях ядра грибной клетки.
4. Какова роль вакуолей в грибной клетке?
5. У каких представителей грибов имеются жгутики и какова их роль?
6. Каковы особенности строения грибной клетки?
7. Какие дополнительные органеллы имеются у бактерий? Каково их назначение?
8. Что собой представляет цитоплазма бактериальной клетки?



Сравните строение и функции грибной и бактериальной клеток.

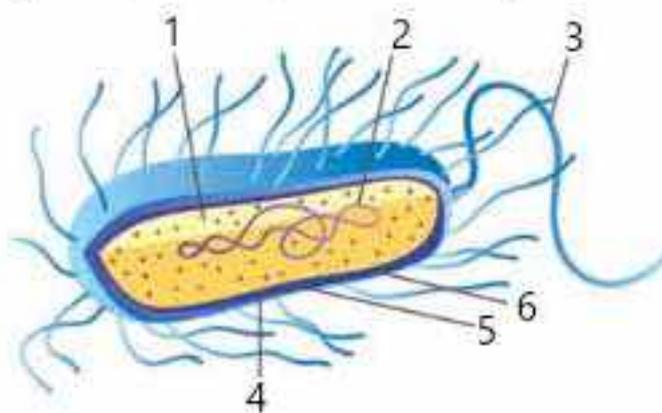


1. Заполните в тетради таблицу.

Сравнительная характеристика грибной и бактериальной клеток

Клетки	Сходства	Различия
Грибов		
Бактерий		

2. По указателям на рисунке (с 1 по 6) назовите строение бактериальной клетки.





Заполните таблицу в тетради.

Строение бактериальной клетки	
Части клетки	Функции
Капсула Жгутик Цитоплазма Клеточная стенка Ворсинки	



Однажды к Луи Пастеру пришел незнакомец и представился секундантом некоего графа, которому показалось, будто ученый оскорбил его. Граф требовал удовлетворения. Пастер спокойно выслушал секунданта и сказал: "Раз меня вызывают на дуэль, я имею право выбрать оружие. Вот две колбы: в одной возбудитель холеры, в другой чистая вода. Если человек, приславший вас, согласится выпить содержимое одной из них, я выпью из другой колбы". Как вы думаете, состоялась ли дуэль? Как можно назвать такой вид оружия?



Изучая жизнь бактерий, ученые установили, что одна бактерия размером 0,001 мм, непрерывно размножаясь, за одни сутки может образовать столько новых особей, что для их расселения было бы мало даже поверхности земного шара. Как размножаются бактерии? Почему такого не происходит?

Интересно знать!

Бацилла и бактерия — это одно и то же. Эти слова имеют разное происхождение: бактерия — греческого происхождения, бацилла — латинского.

В организме человека в среднем 2 килограмма от общего веса занимают бактерии. Состав живущих в ротовой полости бактерий уникален для каждого человека.

§ 30. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИЙ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Сегодня на уроке вы:

- изучите особенности структуры и функций клеток растений и животных;
- научитесь сравнивать особенности структуры и функций клеток эукариот.

Знаете ли вы?

- Что характерно для растительной клетки? Какие органоиды характерны только для животной клетки? Чем отличаются клетки растений от животной клетки?

Клетка — структурная и функциональная единица организма.

Клетка — это мельчайшая единица любого организма, в том числе и растительного. Как функциональная единица, она обладает всеми свойствами живого: дышит, питается, ей свойственен обмен веществ; клетка выделяет конечные продукты обмена, обладает раздражимостью

и отвечает на внешние раздражения, способна к делению и самовоспроизведению себе подобных.

Строение клетки растений. Живой частью клетки, активно участвующей в обмене веществ, является протопласт (цитоплазма, ядро, пластиды) (рис. 79, 80). Протопласт окружен оболочкой. Цитоплазма состоит из гиалоплазмы и органоидов клетки — это бесцветное вязкое образование, которое находится в постоянном движении. Ток цитоплазмы тем энергичнее, чем активнее функционирует клетка. Важная роль в жизненных отправлениях клетки принадлежит ее органоидам. Органоиды цитоплазмы обладают специфическими (определенными для каждого) функциями: одни из них ответственны за дыхание, другие — за синтез органических веществ, третьи — за выделение веществ (конечных продуктов обмена) и т. д. Существенной составной частью многих органелл является мембрана. Мембрана — это тончайшая пленка, в построении которой участвуют белки и жироподобные вещества. Большинство мембранных белков — ферменты, физиологически активные вещества, которые влияют на ход биохимических процессов, протекающих в клетке. При непосредственном участии ферментов в цитоплазме всегда что-то образуется, что-то разрушается, так как для цитоплазмы характерно постоянное самообновление, которое осуществляется в процессе обмена веществ.

Ключевые понятия:

- растительная клетка
- особенности строения растительной клетки
- животная клетка
- особенности строения животной клетки
- сходство в строении и функциях
- различия в строении и функциях

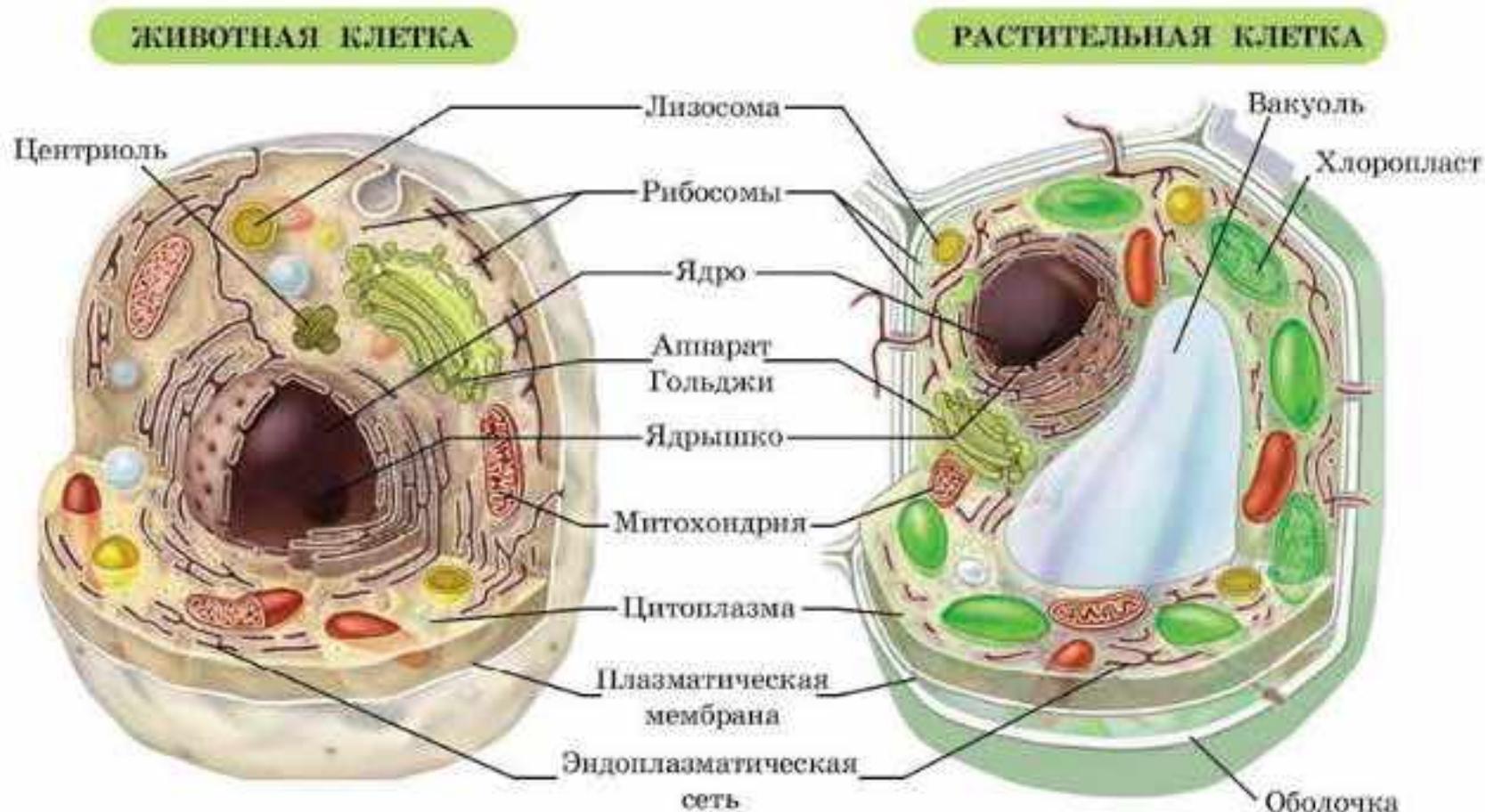


Рис. 79. Строение эукариотических клеток



Рис. 80. Строение растительной клетки

Значительное место в цитоплазме занимает **вакуоль** (или вакуоли). На них приходится 70—90% общего объема взрослой клетки. Вакуоль окружена мембраной — **тонопластом** и заполнена клеточным соком — раствором различных органических (глюкоза, сахароза, ферменты, пигменты и др.) и неорганических (вода, минеральные соли) веществ. Поверхностную цитоплазматическую мембрану, прилегающую к оболочке, называют **плазмалеммой**. Важную роль в клетке играет **ядро** — носитель признаков и свойств клетки и всего организма. Через эту органеллу осуществляется передача наследственной **информации** от клетки к клетке, от материнского организма к дочернему. Кроме того, ядро — центр управления жизненными процессами, протекающими в клетке.

Ядро погружено в цитоплазму и на поверхности имеет оболочку из двух мембран: наружной и внутренней. Ядерная оболочка пронизана отверстиями — порами. Наружная мембрана непосредственно переходит в систему мембран цитоплазмы. В ядре находятся хромосомы (от греч. *хромое* — “цвет” и *сома* — “тело”) и более плотные образования — ядрышки. Число хромосом для вида постоянно (например, 20 — у кукурузы, 108 — у хвоща полевого). В них записаны наследственные качества организма. Хромосомы и ядрышки погружены в ядерный сок.

Двумембранными органеллами клетки, кроме ядра, являются пластиды. Они разные по цвету и функциям. Зеленые пластиды называют хлоропластами (от греч. *хлорос* — “зеленый” и *пластос* — “вылепленный”), желто-оранжевые или красные — “хромoplastами” (от греч. *хрома* — “краска”), бесцветные — лейкопластами (от греч.

лейкос — “белый”). Окраска хлоропластов обусловлена наличием зеленого пигмента хлорофилла. Кроме него, в хлоропластах есть каротин и ксантофилл — пигменты желто-оранжевого цвета. Каротин и ксантофилл присутствуют и в хромопластах, определяя свойственный им цвет. **Лейкопласты** красящих веществ лишены.

В состав растительной клетки входят органические и неорганические вещества. Среди органических веществ наиболее важны белки, углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты (от лат. *нуклеус* — “ядро”; дословно “ядерные кислоты”). Из неорганических веществ в живой активно функционирующей клетке содержится много воды (70—95%) и обязательно присутствуют минеральные соли.

Деление клетки. В отдельных частях тела растительного организма находятся группы клеток образовательной ткани, которые способны делиться. Благодаря этому увеличивается число клеток, они растут, вследствие чего растет весь организм. Рост в течение всей жизни — отличительная особенность растений.

Клетки животных и растений, как многоклеточных, так и одноклеточных, в принципе сходны по своему строению. Различия в деталях строения клеток связаны с их функциональной специализацией (рис. 81).

Основными элементами всех клеток являются ядро и цитоплазма. Ядро имеет сложное строение, изменяющееся на разных фазах клеточного деления, или цикла. Ядро неделящейся клетки занимает приблизительно 10—20% ее общего объема. Оно состоит из кариоплазмы (нуклеоплазмы), одного или нескольких ядрышек (нуклеол) и ядерной оболочки. Кариоплазма представляет собой ядерный сок, или кариолимфу, в которой находятся нити хроматина, образующие хромосомы.

Основные свойства клетки:

- обмен веществ;
- чувствительность;
- способность к размножению.

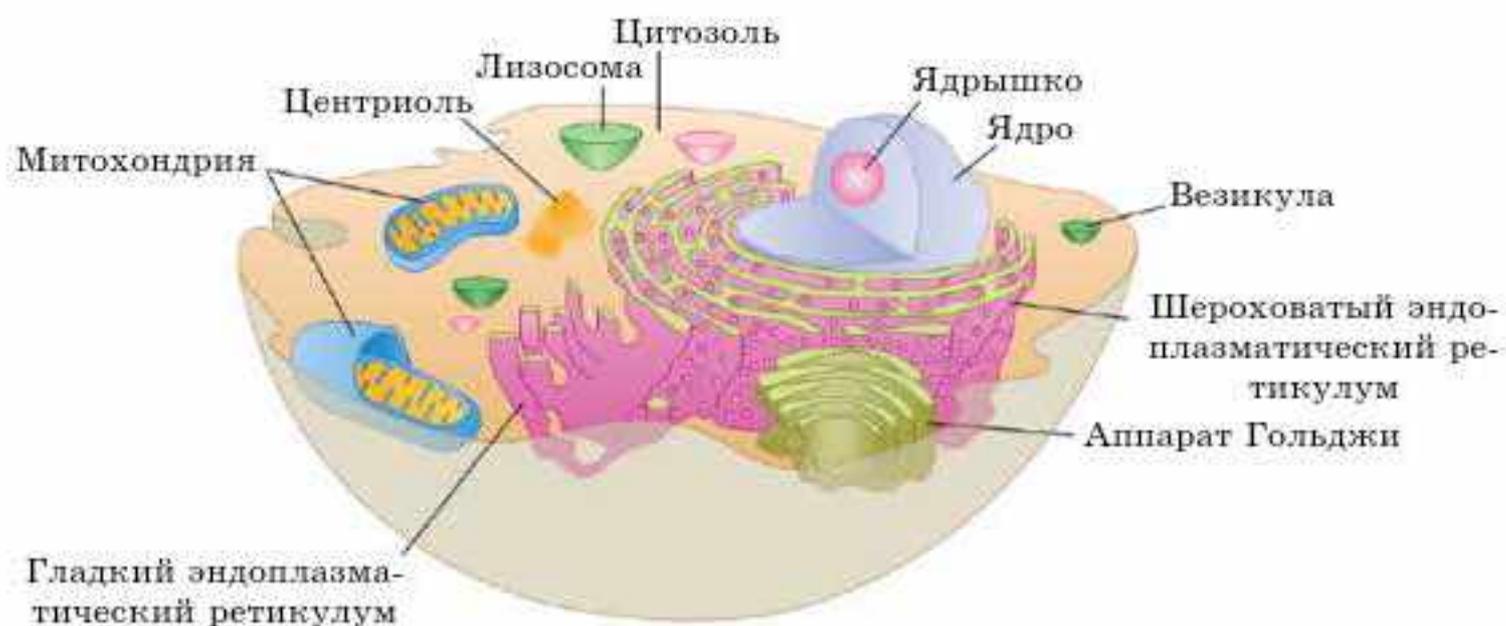


Рис. 81. Строение животной клетки

Клетка живет во внутренней среде организма — кровь, лимфа и тканевая жидкость. Основными процессами в клетке являются окисление, гликолиз — расщепление углеводов без кислорода. Проницаемость клетки избирательна. Она определяется реакцией на высокую или низкую концентрацию солей, фаго- и пиноцитоз. Секреция — образование и выделение клетками слизеподобных веществ (муцин и мукоиды), защищающие от повреждения и участвующие в образовании межклеточного вещества.

Виды движений клетки:

1. Амебоидное (ложноножки) — лейкоциты и макрофаги.
2. Скользящее — фибробласты.
3. Жгутиковый тип — сперматозоиды (реснички и жгутики).

Деление клеток:

1. Непрямое (митоз, кариокинез, мейоз).
2. Прямое (амитоз).

При митозе ядерное вещество распределяется равномерно между дочерними клетками, т. к. хроматин ядра концентрируется в хромосомах, которые расщепляются на две хроматиды, расходящиеся в дочерние клетки.

Структуры живой клетки

Хромосомы. Обязательными элементами ядра являются хромосомы, имеющие специфическую химическую и морфологическую структуру (рис. 82). Они принимают активное участие в обмене веществ в клетке и имеют прямое отношение к наследственной передаче свойств от одного поколения к другому. Следует, однако, иметь в виду, что, хотя наследственность и обеспечивается всей клеткой как единой системой, ядерные структуры, а именно хромосомы, занимают при этом особое место. Хромосомы, в отличие от органелл клетки, представляют собой уникальные структуры, характеризующиеся постоянством качественного и количественного состава. Они не могут взаимозаменять друг друга. Несбалансированность хромосомного набора клетки приводит, в конечном счете, к ее гибели.



Рис. 82. Хромосомы

Цитоплазма клетки обнаруживает весьма сложное строение. Введение методики тонких срезов и электронной микроскопии позволило увидеть тонкую структуру основной цитоплазмы. Установлено, что последняя состоит из параллельно расположенных сложных структур, имеющих вид пластинок и канальцев, на поверхности

которых располагаются мельчайшие гранулы диаметром 100—120 Е. Эти образования названы эндоплазматическим комплексом. В состав этого комплекса включены различные дифференцированные органоиды: митохондрии, рибосомы, аппарат Гольджи, в клетках низших животных и растений — центросома, животных — лизосомы, у растений — пластиды. Кроме того, в цитоплазме обнаруживается целый ряд включений, принимающих участие в обмене веществ клетки: крахмал, капельки жира, кристаллы мочевины и т. д.

Клеточный центр. Состоит из двух маленьких телец — центриолей и центросферы — уплотненного участка цитоплазмы. Он играет важную роль при делении клеток.

Органоиды движения клеток

1. Жгутики и реснички, представляющие собой выросты клетки и имеющие однотипное строение у животных и растений.

2. Миофибриллы — тонкие нити длиной более 1 см и диаметром 1 мкм, расположенные пучками вдоль мышечного волокна.

3. Псевдоподии (выполняют функцию движения; за счет них происходит сокращение мышц).

Сходства растительных и животных клеток

К признакам, которыми похожи растительные и животные клетки, можно отнести следующие:

1. Наличие ядра и цитоплазмы.

2. Обмен веществ и энергии.

3. И животная, и растительная клетки имеют мембранное строение.

4. Сходство химического состава клеток.

5. Клетки растений и животных размножаются путем деления.

6. Растительная и животная клетки имеют единый принцип передачи наследственной информации.

Различия между растительной и животной клетками

Помимо общих признаков строения и жизнедеятельности растительной и животной клеток, существуют и особые отличительные черты каждой из них.

Отличия клеток заключаются в следующем:

1. Наличие пластид. В растительных клетках различают такие виды пластид, как хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. В животных клетках пластиды отсутствуют.

2. Питание растительной клетки считается автотрофным — фототрофным. Животная же клетка питается гетеротрофным путем за счет готовых органических веществ.

3. Процесс распада аденозинтрифосфорной кислоты в растительной клетке происходит в хлоропластах и прочих клеточных элементах, где

необходимы затраты энергии. В животной клетке такой процесс происходит во всех частях клетки, требующих энергетических затрат.

4. У растительных клеток отсутствует клеточный центр. Среди животных клеток клеточный центр имеется у всех.

5. Клетка растения содержит клеточную стенку из целлюлозы, а у животной клетки таковой нет.

6. Второстепенные и необязательные компоненты растительной клетки состоят из запаса питательных веществ в качестве крахмальных зерен, а также зерен белка и капель масла. Также сюда входят вакуоли, содержащие клеточный сок и солевые кристаллы. Животная клетка содержит в качестве необязательных компонентов питательные вещества из зерен и капель белков, жиров и углеводов. Также есть содержание солевых кристаллов, пигментов и конечных обменных продуктов.

7. Растительные вакуоли представляют собой полости с клеточным соком, а у животной клетки имеются мелкие вакуоли: сократительные и пищеварительные у простейших организмов. Пищеварительные вакуоли содержат ферменты, а сократительные — избыток воды и продукты обмена веществ.

Таким образом, можно сказать, что растительные и животные клетки похожи между собой содержанием некоторых важных элементов и некоторыми процессами жизнедеятельности, а также имеют существенные отличия в структуре и обменных процессах.



Проверьте свои знания:



1. Клетка — это...
2. Расскажите об особенностях строения растительной клетки.
3. Назовите сходства в строении растительной и животной клеток.
4. Какие бывают органоиды движения для животных клеток?
5. Назовите второстепенные компоненты животной клетки.



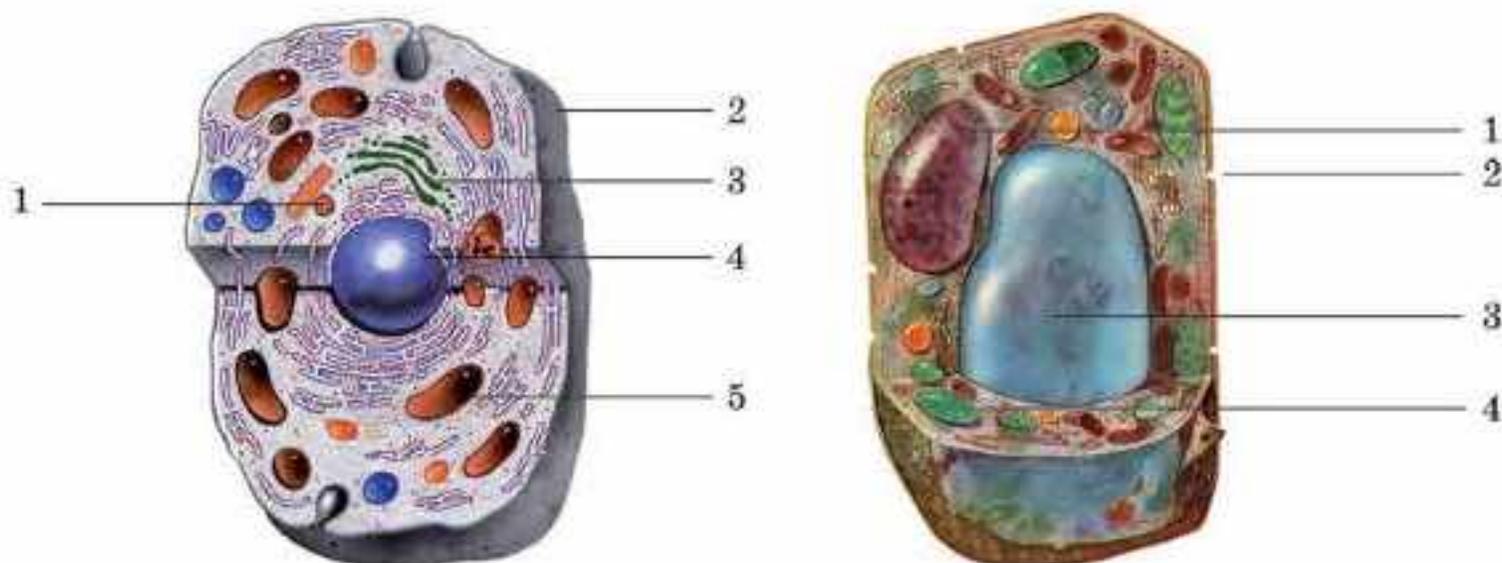
Чем отличаются животные клетки от клеток растений?



1. Внимательно рассмотрите рисунки из задания 2, прочитайте учебный материал "Сходства растительных и животных клеток", "Различия между растительной и животной клетками" и заполните таблицу в тетради.

Клетки	Сходства	Различия
Растительная		
Животная		

2. По указателям назовите органоиды растительной и животной клеток.



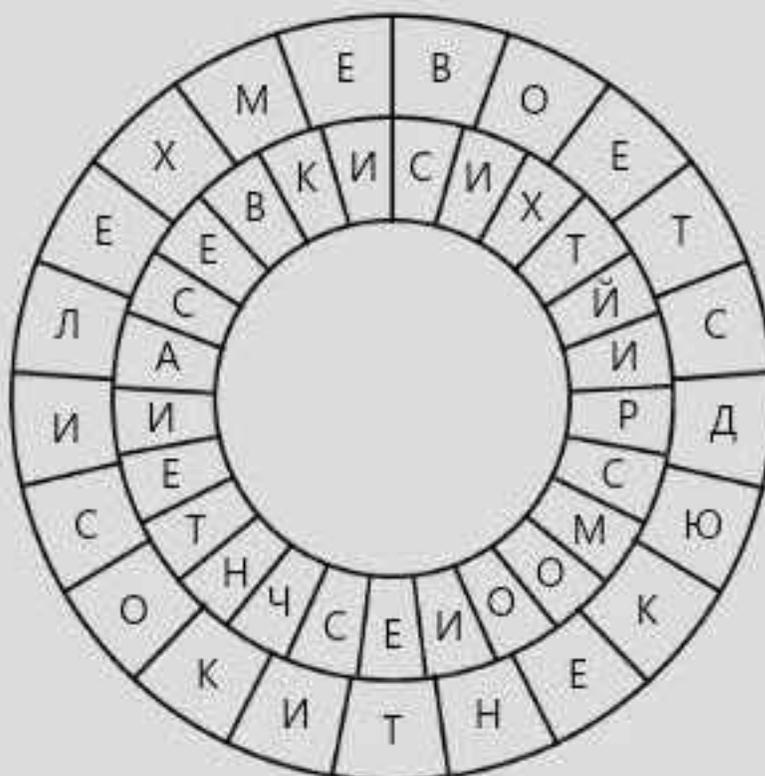
Подумайте и объясните, какие структурные компоненты клетки (мембрана, цитоплазма, ядро, митохондрии, лизосомы, ЭПС, рибосомы, комплекс Гольджи) могут жить самостоятельно, если их по отдельности поместить в пригодный для размножения целой клетки питательный раствор?



Каким образом в строении ЭПС получили отражение ее функции?

Интересно знать!

Головоломка "Расшифруйте фразу".
Пропуская одинаковое количество делений по ходу часовой стрелки, прочитайте зашифрованную фразу. Начинать надо с внешнего круга.





ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБОБЩЕНИЯ И СИСТЕМАТИЗАЦИИ ЗНАНИЙ ПО РАЗДЕЛУ

Клеточная мембрана

1. Какой проницаемостью обладает мембрана?
2. Из чего состоят мембраны клеток?
3. Что располагается на поверхности и в толще плазмалеммы?
4. Как называется процесс захвата мембраной твердых частиц и втягивания их внутрь?
5. Как называется процесс поглощения мембраной капель жидкости?
6. Какие клетки крови способны к фагоцитозу?
7. Какую роль играет поверхностный аппарат клетки?
8. Какие молекулы в плазмалемме выполняют активный транспорт?
9. В плазматической мембране двойной слой образуют молекулы...
10. Фагоцитозом является...

Задание 1. Рассмотрите в учебнике схему строения растительной клетки.

Ответьте на вопросы:

Какими путями вещества могут попадать внутрь растительной клетки и удаляться из нее? В чем заключается функция клеточной стенки для растительной клетки? Какую роль в растительной клетке играет вакуоль? Какую роль в растительной клетке играют хлоропласты? Что такое плазмодесма? На рисунке представлена клетка высших растений или низших? Почему вы так решили?

Задание 2. Рассмотрите в учебнике схему строения животной клетки.

Ответьте на вопросы:

Какие три компонента клетки являются основными? Почему мембрана животной клетки способна к эндоцитозу? Каких органоидов нет в животной клетке? Почему возможны движения микроворсинок? Какой органоид можно назвать "энергетической станцией" клетки? Почему? Какие два вида ЭПС вы знаете?

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие части клетки были изучены с помощью светового микроскопа?
2. Какие органоиды клетки обнаружены при помощи электронного микроскопа?
3. Из чего состоит мембрана живой клетки?
4. Какими свойствами обладает мембрана?
5. Какие функции выполняет мембрана живой клетки, покрывающая цитоплазму?
6. Какие клеточные органоиды имеют мембранное строение?
7. У каких органоидов двойные мембраны?
8. Какие органоиды не имеют мембранного строения?
9. Какие органоиды входят в состав системы цитоплазмы?
10. Каковы строение и функции эндоплазматической сети?
11. Каковы строение и функции митохондрий?
12. Какие особенности строения аппарата Гольджи связаны с выполняемыми им функциями?
13. Какую функцию выполняют рибосомы?
14. Какие пластиды содержат растительные клетки?
15. Каково внутреннее строение хлоропласта?
16. Какие пигменты находятся в хлоропластах и хромопластах?
17. Каковы строение и функции хромопластов и лейкопластов?
18. Как устроен и функционирует клеточный центр?
19. Из каких компонентов состоит система ядра?
20. Каковы основные функции ядра?
21. Как устроена ядерная оболочка?
22. Какие структуры ядра содержат молекулы ДНК?
23. Что такое ядерный сок? Какова его функция?
24. Что общего между ядерным соком и гиалоплазмой?

§31. ФАКТОРЫ И УСЛОВИЯ, ВЛИЯЮЩИЕ НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ: рН, ТЕМПЕРАТУРА, КОНЦЕНТРАЦИЯ СУБСТРАТА, ФЕРМЕНТА, ИНГИБИТОРА И АКТИВАТОРА

Сегодня на уроке вы:

- изучите факторы и условия, влияющие на активность ферментов: рН, температура, концентрация субстрата, фермента, ингибитора и активатора;
- научитесь исследовать воздействия различных условий (температуры, рН, концентрации субстрата, ингибитора) на активность ферментов.

Знаете ли вы?

- Что влияет на активность ферментов?

Влияние рН на активность ферментов

Влияние концентрации водородных ионов на каталитическую активность ферментов состоит в воздействии ее на активный центр. При разных значениях рН в реакционной среде активный центр может быть слабее или сильнее ионизирован, больше или меньше экранирован соседними с ним фрагментами полипептидной цепи белковой части фермента и т. п. Кроме того, рН среды влияет на степень ионизации субстрата, фермент-субстратного комплекса и продуктов реакции, оказывает большое влияние на состояние фермента, определяя соотношение в нем катионных и анионных центров, что сказывается на третичной структуре белковой молекулы. Последнее обстоятельство заслуживает особого внимания, так как определенная третичная структура белка-фермента необходима для образования фермент-субстратного комплекса (рис. 83).

Ферменты, активны только в определенном интервале рН, и в большинстве случаев для действия каждого фермента имеется определенный оптимум рН.

Наличие такого оптимума может иметь несколько причин:

1. Истинное обратимое влияние рН на скорость реакции V (в условиях, когда фермент насыщен субстратом).

Ключевые понятия:

- рН; температура
- концентрация субстрата
- фермент, ингибитор и активатор

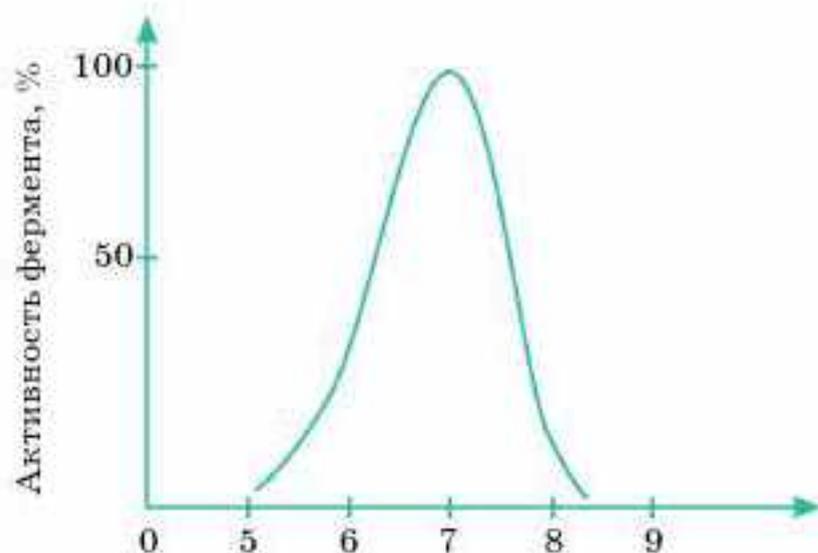


Рис. 83. Влияние pH-среды на активность фермента

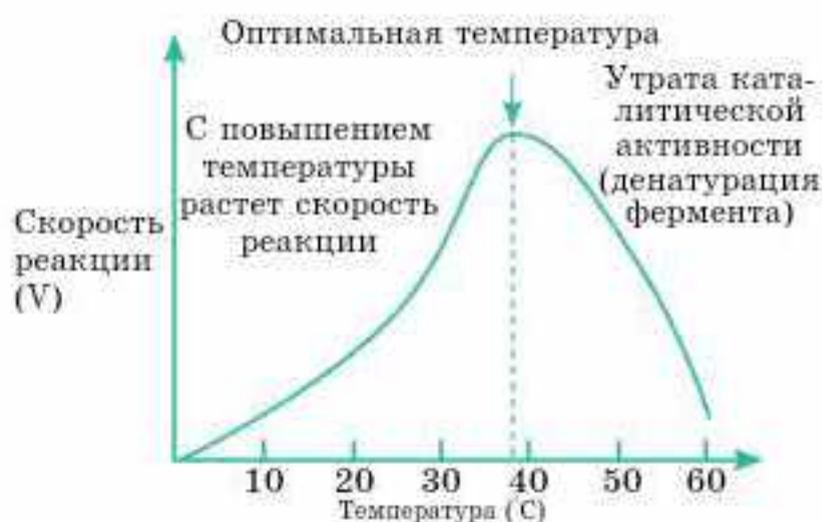


Рис. 84. Влияние температуры на активность фермента

2. Влияние pH на сродство фермента к субстрату (в этом случае падение активности по обе стороны оптимума pH будет следствием понижения насыщения фермента субстратом в силу понижения сродства).

3. Влияние pH на стабильность фермента, который может необратимо инактивироваться при pH по одну или обе стороны от оптимума. Зависимость скорости реакции, катализируемой ферментом от температуры. Максимальная скорость соответствует температуре тела человека (фермент человеческого организма).

Влияние температуры на скорость ферментативных реакций может быть обусловлено действием ряда различных факторов. Температура влияет на:

- 1) стабильность фермента;
- 2) скорость распада фермент-субстратного комплекса, определяемую по величине теплоты активации реакции;
- 3) сродство фермента к субстрату;
- 4) величину pH-функций одного или всех компонентов (в результате изменения pH, определяемых по теплоте ионизации);
- 5) сродство фермента к активаторам и ингибиторам (если таковые имеются);
- 6) природу ключевой реакции (если в системе участвуют несколько ферментов с различными температурными коэффициентами);
- 7) изменение концентрации растворенного O_2 вследствие изменения растворимости (в манометрических опытах);
- 8) pH используемого буферного раствора.

Многообразие форм, в которых проявляется влияние температуры на скорость ферментативных реакций, дает основание ожидать, что анализ этого влияния должен представлять большие трудности. В действительности влияние температуры легко исследовать экспериментально. Влияние на стабильность фермента можно изучить, инкубируя фермент при различных значениях температуры в течение определенного периода

времени, а затем определяя его активность в той температурной зоне, в которой он остается стабильным. Влияние температуры на сродство фермента к субстрату или активатору можно элиминировать использованием достаточно высоких концентраций субстрата или активатора, при которых фермент оказывается насыщенным, что дает возможность определить влияние температуры на V (рис. 84).

Влияние на константу Михаэлиса можно изучать с помощью обычных методов, в некоторых случаях — путем определения влияния температуры на каждую из трех констант скорости. Обычно в полиферментных системах каждый фермент можно изучать в отдельности, чтобы таким образом избежать лимитирующих влияний на скорость наблюдаемого процесса со стороны других ферментов. Наконец, влияние температуры на большую часть прочих факторов можно, как правило, исключить, если следить за всеми деталями методики проведения опытов достаточно тщательно.

Вещества, которые оказывают влияние на активность ферментов, называют *эффекторами*. Это могут быть ингибиторы — соединения, тормозящие каталитический процесс, или активаторы — вещества, которые этот процесс ускоряют. Учение об ингибиторах ферментов имеет большое теоретическое и практическое значение для фармакологии и токсикологии. Многие лекарственные препараты являются ингибиторами ферментов. Например, ингибиторы амилаз успешно применяются для лечения заболеваний, связанных с повышенной активностью этих ферментов — диабета, ожирения, кариеса. Используемые в военном деле нервно-паралитические газы представляют собой специфические ингибиторы ферментов. В научных исследованиях специфические ингибиторы используются для изучения механизма действия ферментов, строения их активного центра. Например, многие из промежуточных продуктов гликолиза и дрожжевого брожения были открыты благодаря использованию ингибиторов, блокирующих последовательные стадии процесса. В результате такого блокирования соответствующие промежуточные продукты накапливались в количествах, достаточных для их выделения и идентификации.

По типу действия ингибиторы можно разделить на обратимые и необратимые. Удаление из системы обратимых ингибиторов (диализом, гельфильтрацией и др.) восстанавливает каталитическую активность фермента (рис. 85).

Обратимо действуют эффекторы:

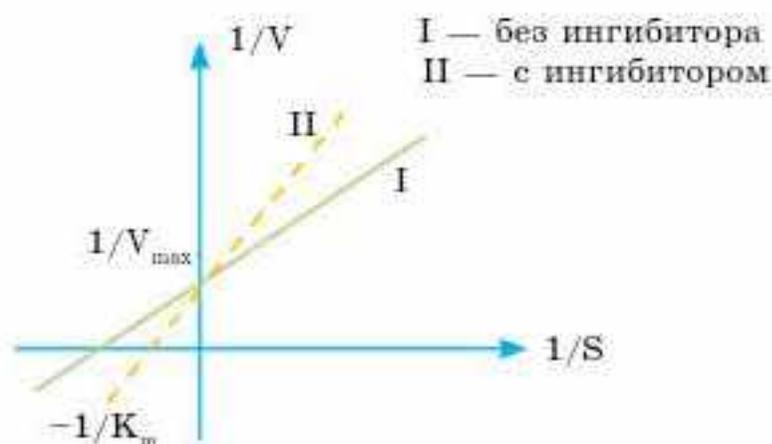


Рис. 85. Влияние активаторов и ингибиторов на активность ферментов

1. Близкие аналоги субстрата, которые связываются активным центром фермента, но не подвергаются превращению. Занимая активный центр, они препятствуют связыванию истинного субстрата, конкурируя с ним, и поэтому называются *конкурентными ингибиторами*.

2. Кофакторы ферментов, без которых апофермент вообще не обладает активностью. Постепенное их добавление приводит к появлению активности, которая затем повышается до определенного предела, соответствующего полному насыщению.

3. Вещества, которые взаимодействуют с дополнительными регуляторными центрами, несовпадающими с активным центром. Тем не менее это взаимодействие изменяет конформацию в районе активного центра и влияет на кинетику ферментативного процесса. Такие соединения называются *аллостерическими эффекторами*. Они имеют важное биологическое значение, так как с их помощью осуществляется один из механизмов регуляции каталитической активности.

Необратимую инактивацию вызывают соединения (найденные в живой природе или полученные путем синтеза), которые вступают в химическую реакцию с участком фермента, важным для проявления каталитической активности. Такие соединения, специфически реагирующие с определенными группами в молекулах ферментов (групп-специфические реагенты), используют для идентификации функциональных групп активного центра (метод химической модификации).



Проверьте свои знания:



1. Внимательно прочитайте подтему "Влияние pH-среды на активность ферментов" и охарактеризуйте, как среда оказывает свое влияние на активность ферментов.
2. Дайте определение понятиям *фермент*, *активный центр фермента*.
3. Назовите факторы, определяющие активность ферментов.
4. Определите, при каких условиях фермент проявляет активность и как оценивается это его свойство.
5. Объясните, к чему приводит понижение или повышение температуры среды, в которой работает фермент.
6. Как классифицируются вещества по степени воздействия на активность фермента?
7. Объясните значение понятия *кофактор фермента*.



Лабораторная работа № 5. Влияние различных условий на активность ферментов

1. Влияние температуры на активность ферментов

Ферменты очень чувствительны к температуре, и при нагревании до 60—80 °С они теряют активность. В термолабильности ферментов можно убедиться на примере действия фермента слюны — амилазы, которая при кипячении теряет свои ферментативные свойства.

Цель: выяснить влияние температуры на фермент амилазы слюны.

Оборудование: 2 пробирки, спиртовка.

Реактивы: фермент амилаза в составе слюны, 1%-й раствор крахмала, раствор йода (раствор люголя).

Ход работы

В две пробирки внесите по 1 мл разведенной слюны. Содержимое одной из пробирок прокипятите на спиртовке в течение 1—2 мин и затем охладите в стакане с водой. В обе пробирки добавьте по 10 капель 1%-го раствора крахмала, встряхните и оставьте на 10 мин при комнатной температуре. После этого сделайте качественную реакцию на крахмал, добавляя в каждую пробирку по 2 капли настойки йода. Что при этом происходит? Полученные результаты занесите в таблицу 1.

Таблица 1

№	Субстрат	Фермент	Температура	Реакция на крахмал с йодом	Выводы

2. Влияние среды на активность фермента амилазы

Скорость ферментативных реакций в очень большой степени зависит от концентрации водородных ионов в среде. Концентрация H^+ ионов, при которой наблюдается максимальная скорость реакции, называется *оптимальной*. Изменение кислотности среды в ту или другую сторону от оптимума рН вызывает понижение активности фермента.

Влияние значения рН на активность фермента связано в первую очередь с ионизацией функциональных групп фермента, входящих в состав активного центра фермента.

Оптимум рН действия амилазы слюны определяют при взаимодействии ее с крахмалом при различных значениях рН-среды. О степени расщепления крахмала судят по окраске продуктов реакции с раствором йода.

При оптимальном значении рН расщепление крахмала произойдет полностью (какая окраска с йодом?); по мере удаления от этой точки в кислую или щелочную зону расщепление крахмала произойдет только частично, до стадии декстринов (какая окраска с йодом?), или крахмал вообще не будет расщепляться (какая окраска с йодом?).

Цель работы: выявить влияние реакции среды на активность фермента амилазы.

Оборудование: пробирки, предметное стекло.

Реактивы: раствор амилазы (слюна), раствор крахмала, 1%-й раствор йода (раствор Люголя), фосфатная буферная смесь (рН от 5,4 до 8,0).

Ход работы

В восемь пронумерованных пробирок налейте по 2 мл фосфатной буферной смеси с различным значением рН от 5,4 до 8,0. Жидкость в каждой пробирке перемешайте и в каждую добавьте по 1 мл 1%-го раствора крахмала и по 0,5 мл раствора слюны. Пробирки оставьте стоять на столе на 10 мин. После этого из каждой пробирки 1 каплю смешайте с 1 каплей йода на предметном стекле и сравните между собой окраски из каждой пробирки. Когда содержимое пятой пробирки будет давать с йодом красно-бурую окраску, через 1—2 мин во все пробирки добавьте по 2—3 капли раствора йода, начиная с первой, и содержимое хорошо встряхните. Сравните между собой окраску всех пробирок и по полученной окраске сделайте вывод о степени расщепления крахмала, а следовательно, об активности фермента в зависимости от значения рН-среды. Результаты опыта и выводы запишите в таблицу 2.

Таблица 2

Значение pH-пробы	5,4	5,8	6,2	6,6	6,8	7,0	7,4	8,0
Окраска с йодом								

Влияние активаторов и ингибиторов на активность ферментов

Целью работы является установление усиливающего или ингибирующего влияния различных ионов на каталитическую активность ферментов. Так, например, ионы натрия и хлора стимулируют активность амилазы слюны, а ионы меди, наоборот, тормозят ее.

Каталитическое действие ферментов в очень большой степени зависит от присутствия определенных веществ, одни из которых ускоряют, а другие тормозят ферментативную активность. Первая группа веществ получила название *активаторов*, а вторая — *ингибиторов* ферментов. Механизм действия бывает очень сложным, но часто сводится к осаждению фермента или связыванию функциональных групп фермента, входящих в его активный центр.

Оборудование: пробирки.

Реактивы: раствор амилазы (слюна), 1%-й раствор крахмала, 1%-й раствор NaCl, 1%-й раствор CuSO₄, раствор йода.

Ход работы. В три пробирки налейте по 1 мл разведенной в 10 раз слюны. В первую пробирку добавьте 1 мл 1%-го раствора NaCl, во вторую — 1 мл 1%-го CuSO₄, в третью — 1 мл дистиллированной воды (контроль). После этого в каждую пробирку подлейте по 4 мл 0,5%-го раствора крахмала, пробирки встряхните и поместите в водяную баню или термостат с температурой 38 °С на 10 мин. По истечении указанного времени с содержимым каждой пробирки сделайте реакцию на крахмал и пробу Фелинга. Полученные данные занесите в таблицу 3.

Таблица 3

№	Субстрат	Фермент	Активатор или ингибитор	Проба на крахмал	Проба Фелинга	Выводы



Проверьте свои знания:



1. Назовите факторы, влияющие на активность ферментов.
2. Объясните значение понятий *эффекторы*, *ингибиторы*, *активаторы*, *кофакторы*.
3. Определите, что может вызвать изменение в районе активного центра фермента и как это будет отражаться на активности фермента.



1. Объясните значение для ферментов определенного оптимума pH среды.
2. Объясните, каким образом денатурация фермента может повлиять на его каталитическую активность и сделайте вывод о значении влияния оптимальной температуры на активность фермента.



1. Проанализируйте влияние среды на активность фермента амилазы в ходе эксперимента и объясните причины активности фермента в разной степени.
2. Проанализируйте влияние температуры на активность фермента амилазы и определите границы оптимальной температуры для ферментов.
3. Проследите по ходу эксперимента за влиянием ингибиторов и активаторов на активность фермента. Объясните, по каким признакам вы определили это влияние.



1. Докажите на примерах специфичность ферментов.
2. Объясните смысл конкурентного и неконкурентного ингибирования.



1. Оцените значение ферментов как биологических катализаторов и представьте все их основные свойства (можно составить схему).
2. Как вы думаете, в чем состоит различие фермента от химического катализатора. Чем они похожи?

§ 32. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ГЕМОГЛОБИНА И МИОГЛОБИНА ЧЕЛОВЕКА

Сегодня на уроке вы:

- изучите строение и функции гемоглобина и миоглобина;
- научитесь анализировать и сравнивать строение и функции гемоглобина и миоглобина человека.

Знаете ли вы?

- Что представляет собой гемоглобин? Из чего он состоит? Как его строение связано с выполняемой им функцией? Чем отличается миоглобин, где он находится, какова его функция?

Гемоглобин — железосодержащий дыхательный пигмент крови человека, позвоночных и многих беспозвоночных животных, осуществляющий перенос кислорода от органов дыхания к тканям организма. Содержится внутри эритроцитов в растворенном состоянии.

Молекула гемоглобина состоит из белка — глобина и железосодержащей группы — гема.

В состав гема входит протопорфирин IX, который имеет четыре метильных, два винильных радикала и два остатка пропионовой кислоты.

Железо в геме находится в восстановленном состоянии (Fe^{2+}) и связано двумя ковалентными и двумя координационными связями с атомами азота пиррольных колец. Таким образом, в состав гема входят четыре протопорфириновых кольца, каждое из которых содержит атом двухвалентного железа. Молекула гема обладает способностью присоединять и отдавать молекулу кислорода. При этом валентность железа, к которому присоединяется кислород, не меняется.

Гем является активной, или так называемой простетической, группой гемоглобина, а глобин — белковым носителем гема.

Гемоглобин, присоединивший кислород, превращается в оксигемоглобин. Оксигемоглобин, отдавший кислород, называется *восстановленным* или *редуцированным гемоглобином*. Оксигемоглобин отли-

Ключевые понятия:

- оксигемоглобин
- глобин
- гем
- конформация
- миоглобин
- гемоглобин

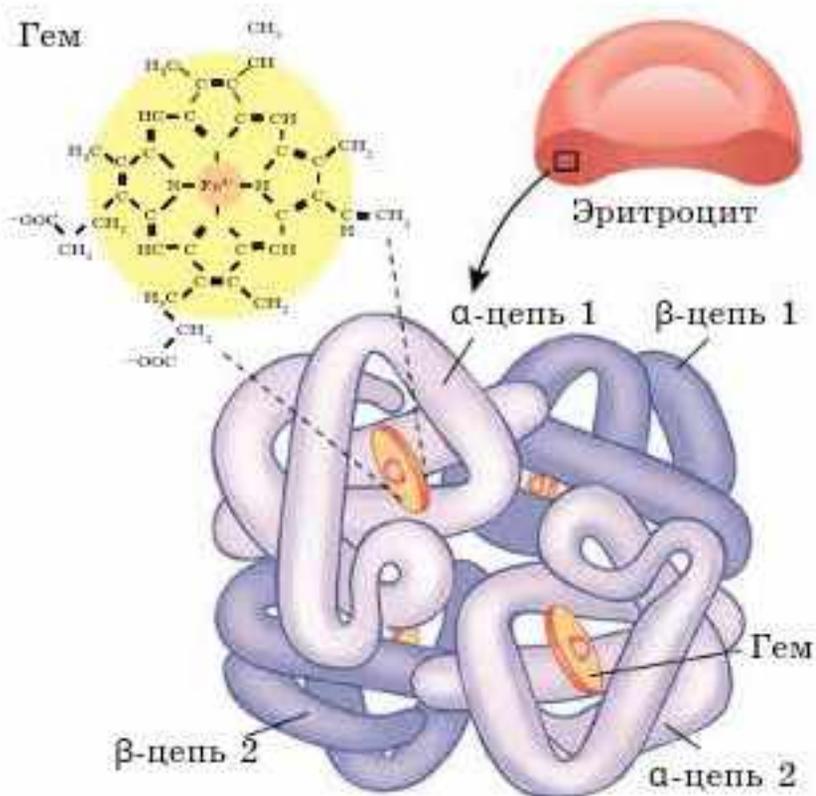


Рис. 86. Строение гемоглобина

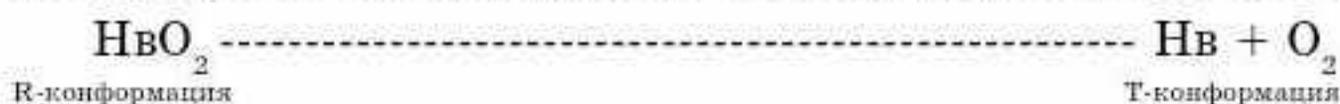
чается от гемоглобина по цвету, поэтому артериальная кровь, его содержащая, имеет ярко-алый цвет. Венозная кровь, содержащая большое количество восстановленного гемоглобина, имеет темно-вишневый цвет (рис. 86).

Кровь взрослых людей содержит в среднем 14—15% гемоглобина. Общее содержание его в крови 700 г. В 100 мл крови взрослого человека содержится 13—16 г гемоглобина. Как же это понимать? Ведь часто говорят, что содержание гемоглобина в крови составляет 65—80%.

В медицинской практике за 100% принимают количество 16,7 г в 100 см³ крови. Обычно в крови человека 60—80% гемоглобина. Значит, если в анализе крови записано “80 единиц гемоглобина”, то это означает, что в 100 мл крови содержится 80% от 16,7 г или 13,4 г гемоглобина.

Гемоглобин взрослых людей называется *гемоглобином А* (HbA). Молекулярная масса его составляет 66 000—68 000 г. Он имеет четвертичную структуру и включает четыре полипептидные цепи, обозначаемые как α_1 , α_2 , β_1 , β_2 , каждая из которых связана с гемом. Цепи расположены таким образом, что структура близка к тетраэдрической. Полипептидные цепи в гемоглобине не вполне тождественны: две из них имеют по 146 аминокислот и две — по 141. В координационной сфере комплекса находятся 4 атома железа. Вокруг иона железа всего шесть мест. Четыре места заняты атомами азота пиррольных колец, пятое — частью молекулы белка — *глобина*, шестое — молекулой воды. Именно эту воду вытесняет молекула кислорода, с которой соединяется гемоглобин в альвеолах легких. Гем и глобин взаимно стабилизированы. Гем без глобина мгновенно окисляется кислородом, глобин без гема легко подвергается денатурации.

Гемоглобин относится к аллостерическим белкам, его молекулы могут обратимо переходить из одной конформации в другую. При этом изменяется сродство белка к лигандам. Конформация с наименьшим сродством к лиганду называется *напряженной*, или *T-конформацией*; с большим сродством — *релаксированной*, или *R-конформацией*. T- и R-конформации находятся в состоянии динамического равновесия:



В эмбриональный период в крови эмбриона имеются разные типы гемоглобина, отличающиеся способностью присоединять кислород к некоторым другим химическим соединениям. Условно их обозначают: НвА, НвF, НвР. Гемоглобин НвР встречается только в первые 7—12 недель внутриутробного развития зародыша. На 9-й неделе в крови зародыша появляется гемоглобин НвF и гемоглобин взрослых НвА. НвF — фетальный — содержит 2 α - и 2 γ -цепи и обладает более высоким сродством к кислороду, может насыщаться на 60% при кислородном голодании, когда гемоглобин матери насыщается всего на 30%. Это позволяет эмбриону получать кислород из крови матери через плаценту.

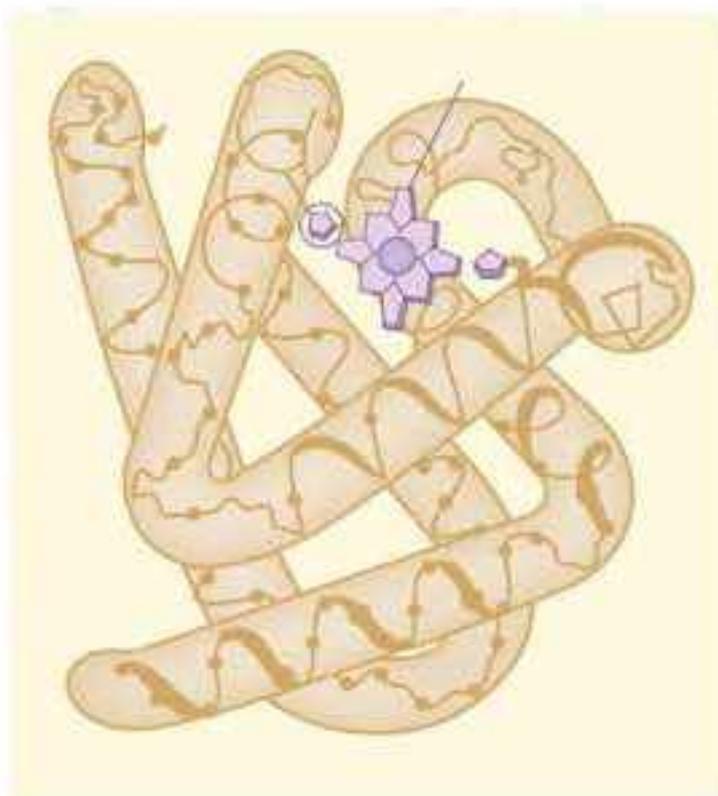


Рис. 87. Строение миоглобина

Миоглобин — кислородосвязывающий белок скелетных мышц и сердечной мышцы. Его функция заключается в создании в мышцах кислородного резерва, который расходуется по мере необходимости, восполняя временную нехватку кислорода (рис. 87).

Миоглобин — глобулярный белок третьего уровня структурной организации. Его простетическая группа гем идентична этой же группе молекулы гемоглобина, а белковая часть — глобин — обладает меньшим молекулярным весом, чем белок гемоглобина, и состоит из одной полипептидной цепи, где имеется 153 аминокислотных остатка. Белковая часть миоглобина называется *апомиоглобином*. Третичная структура белка имеет вид компактной глобулы. Аминокислотное окружение гема создает условия для довольно прочного, но обратимого связывания кислорода с ионами железа миоглобина.

Миоглобин человека способен связать от 14% от общего количества кислорода в организме. Это его свойство играет важную роль в снабжении работающих мышц кислородом. Если при сокращении мышцы ее кровеносные капилляры сжимаются и кровоток в некоторых участках мышцы прекращается, то благодаря наличию кислорода, связанного с миоглобином, в течение некоторого времени сохраняется снабжение мышечных волокон кислородом.

В нормальных условиях, в отсутствие повреждения или воспаления мышечной ткани, миоглобин в кровь не попадает.

**Проверьте свои знания:**

1. Где находится гемоглобин?
2. Какова химическая структура гемоглобина?
3. Дайте определение понятиям *гемоглобин, гем, глобин, оксигемоглобин, миоглобин*.



4. Объясните, чем отличается гемоглобин в крови матери и плода?
5. Чем отличается химическая структура миоглобина от гемоглобина?
6. Дайте объяснение, почему в нормальных условиях в крови миоглобина нет?



1. Объясните, что означает выражение "содержание гемоглобина в крови 70%".
2. Опишите функции гемоглобина и миоглобина.



1. Укажите сходство и различие между гемоглобином и миоглобином.
2. Проанализируйте и установите связь химической структуры гемоглобина и миоглобина с выполняемой ими функцией.



Напишите реферат о дыхательных пигментах в крови разных групп беспозвоночных и позвоночных животных.



Выскажите свое мнение о преимуществах системы, в которой дыхательный пигмент сосредоточен в особых клетках.

§ 33. КРИВЫЕ ДИССОЦИАЦИИ КИСЛОРОДА ДЛЯ ГЕМОГЛОБИНА И МИОГЛОБИНА У ЧЕЛОВЕКА

Сегодня на уроке вы:

- изучите кривые диссоциации кислорода для гемоглобина и миоглобина человека;
- научитесь объяснять кривые диссоциации кислорода для гемоглобина и миоглобина у взрослого организма и эмбриона.

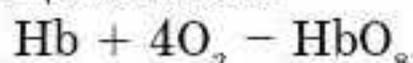
Знаете ли вы?

- Что выражает кривая диссоциации кислорода для гемоглобина, как она выглядит, что показывают крутая и пологая части кривой? Почему кривая диссоциации кислорода для миоглобина имеет вид гиперболы?

Ключевые понятия:

- *парциальное давление*
- *кооперативный эффект*
- *кривая диссоциации кислорода*
- *эффект Бора*

Гемоглобин представляет собой соединение белка глобина с комплексом железа — гемом, функция которого заключается в переносе кислорода. Кислород под тем парциальным давлением, которое существует в воздухе и легочных альвеолах, связывается с гемоглобином, а при пониженном давлении в дышащих (работающих) тканях отщепляется.



Каждый грамм гемоглобина связывает $1,34 \text{ см}^3$ кислорода.

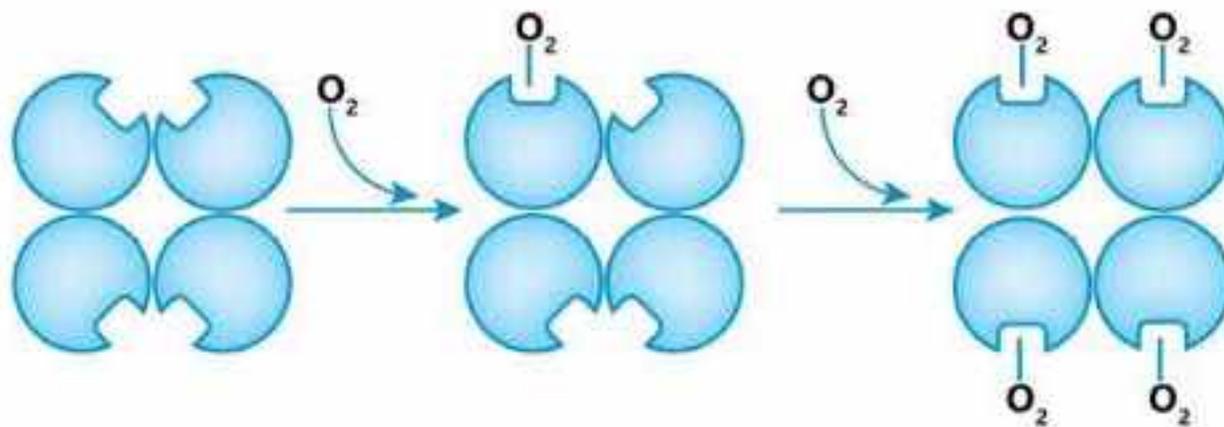


Рис. 88. Кооперативные изменения конформации протомеров гемоглобина в присоединении O_2

Превращения, происходящие в молекуле гемоглобина в результате присоединения кислорода, затрагивают не только железо, но и всю молекулу белка. Между четырьмя субъединицами гемоглобина существует взаимодействие.

Присоединение молекулы кислорода к одной такой единице увеличивает сродство к кислороду у трех остальных. При этом изменяется конформация белка и даже форма, в которой он кристаллизуется. Это явление получило название *кооперативного эффекта* (рис. 88). Сложный характер связывания гемоглобина с кислородом отражает кривая диссоциации кислорода (рис. 89).

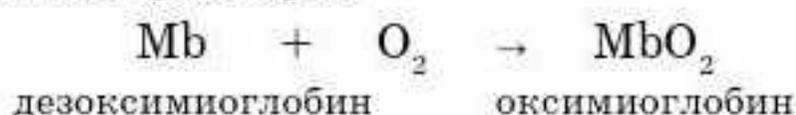
Количество кислорода, которое может связаться с гемоглобином, зависит от *напряжения кислорода в среде*. Последнее выражают как парциальное давление (мм рт. ст.) кислорода в атмосфере, находящейся в равновесии с данной средой.

Атмосферное давление на уровне моря — 760 мм рт. ст. Кислород составляет $1/5$ атмосферного воздуха; следовательно, его парциальное давление на уровне моря составляет:

$$1/5 \cdot 760 = 152 \text{ мм рт. ст.}$$

Определяя процент насыщения крови кислородом при разном давлении кислорода, получают кривую диссоциации кислорода для гемоглобина и миоглобина. Отношение занятых кислородом участков связывания белка к общему числу таких участков, способных к связыванию, называют *степенью насыщения этих белков кислородом*. Кривые диссоциации показывают, насколько данные белки насыщены кислородом при различных значениях парциального давления кислорода.

Кривая диссоциации кислорода для миоглобина имеет вид простой гиперболы, что указывает на то, что миоглобин обратимо связывается с лигандом (кислородом) и на этот процесс не оказывают влияние никакие посторонние факторы.



Процессы образования и распада оксигемоглобина находятся в равновесии, которое смещается влево или вправо — в зависимости от

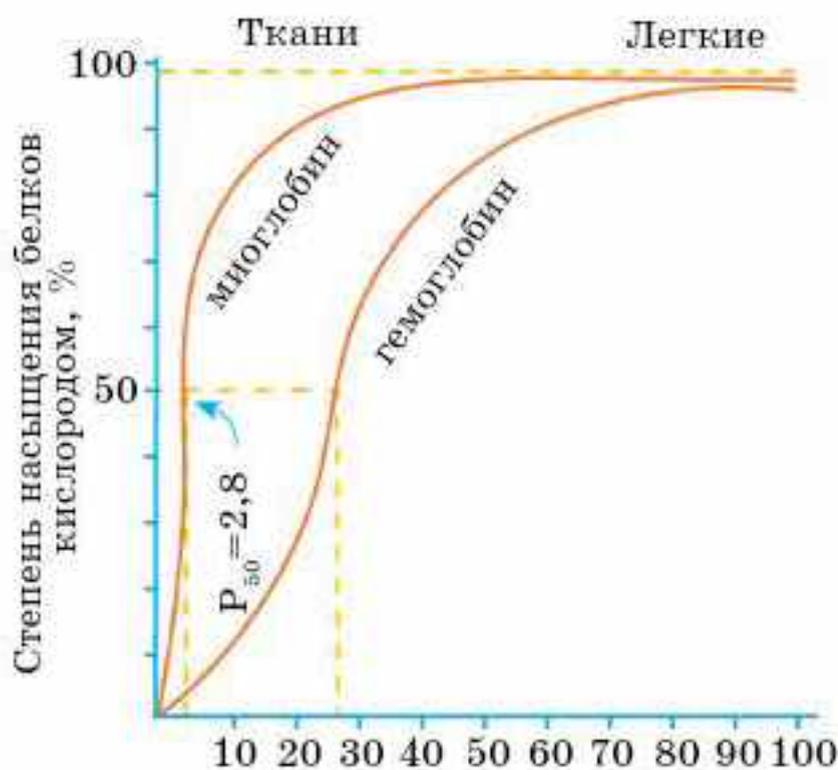


Рис. 89. Кривые диссоциации кислорода для миоглобина и гемоглобина в зависимости от парциального давления кислорода

Гемоглобин имеет значительно более низкое сродство к кислороду. Полунасыщение гемоглобина кислородом наступает при более высоком давлении кислорода — около 26 мм рт. ст.

Кривая диссоциации для гемоглобина имеет сигмовидную (S-образную) форму. Это указывает на то, что протомеры гемоглобина работают кооперативно: чем больше кислорода отдают протомеры, тем легче идет отщепление последующих молекул кислорода (рис. 89).

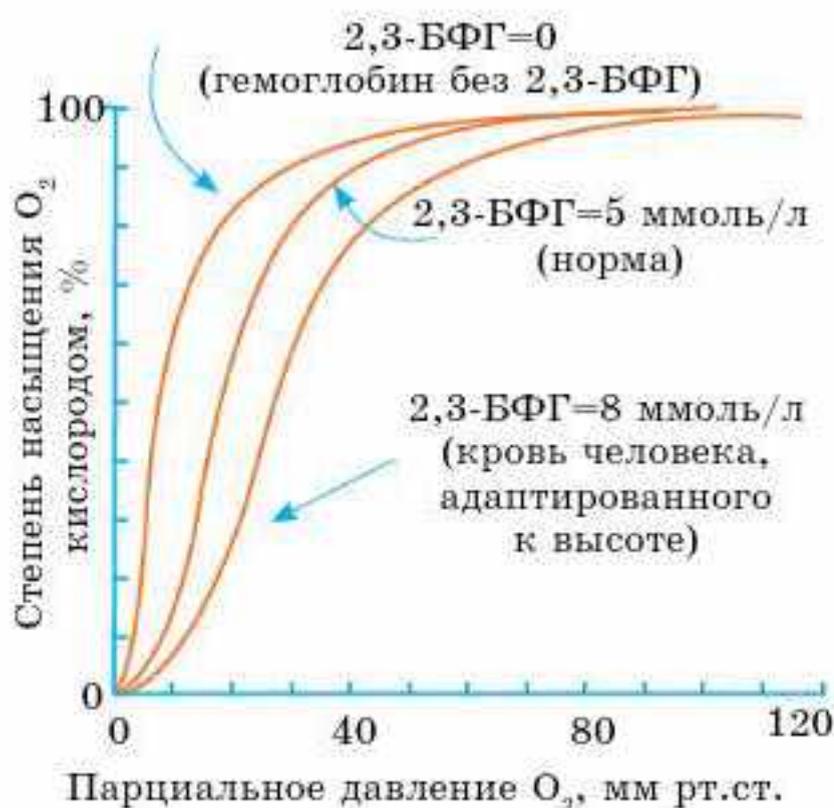


Рис. 90. Влияние различных концентраций 2,3-бифосфоглицерата на сродство гемоглобина к O_2

того, добавляется или удаляется кислород из системы. Миоглобин связывает кислород, который в капиллярах тканей высвобождает гемоглобин. Сам миоглобин может освободить кислород в ответ на возрастание потребностей в нем мышечной ткани и при интенсивном использовании кислорода в результате физической нагрузки.

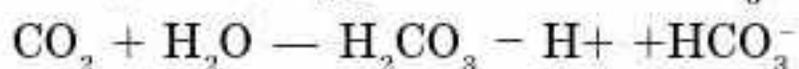
Миоглобин имеет высокое сродство к кислороду. Даже при парциальном давлении кислорода, равном 1—2 мм рт. ст., он остается связанным с кислородом на 50%. Поэтому кривая диссоциации сдвинута влево по отношению к кривой гемоглобина.

В капиллярах покоящихся мышц, где давление кислорода составляет около 4 мм рт. ст., большая часть кислорода возвращается в составе оксигемоглобина обратно в легкие. При физической работе давление кислорода в капиллярах мышц падает до 10—20 мм рт. ст. Именно в этой области (от 10 до 40 мм рт. ст.) располагается “крутая часть” S-образной кривой, где в наибольшей степени проявляется свойство кооперативной работы протомеров.

Следовательно, благодаря уникальной структуре каждый из белков приспособлен выполнять свою функцию: миоглобин — при-

соединять кислород, освобожденный гемоглобином, и накапливать его в случае крайней необходимости; гемоглобин — присоединять кислород, где его насыщение доходит до 100%, и отдавать его в капилляры тканей в зависимости от изменения в них давления (напряжения) кислорода. Окисление органических веществ с целью получения энергии происходит в митохондриях клетки с использованием кислорода, доставляемого гемоглобином из легких. Образуются конечные продукты распада — CO_2 и H_2O .

CO_2 , образовавшийся в тканях, транспортируется в эритроциты, где под влиянием фермента происходит увеличение скорости образования угольной кислоты. Она диссоциирует на H^+ и HCO_3^- .



Равновесие реакции в эритроцитах в капиллярах тканей смещается вправо, так как образующиеся в результате диссоциации угольной кислоты протоны H^+ могут присоединяться к специфическим участкам молекулы гемоглобина. Эти участки при переходе гемоглобина от окси- к дезоксиформе приобретают большее сродство к протонам. Присоединение протонов к гемоглобину уменьшает его сродство к кислородом и усиливает транспорт кислорода к нуждающимся в нем тканям. Это явление называется *эффектом Бора*. Кривая диссоциации сдвигается вправо.

На насыщение гемоглобина кислородом влияют и другие факторы: увеличение температуры, присоединение к гемоглобину углекислого газа, 2,3-дифосфоглицерата, рН, давление, которые уменьшают сродство гемоглобина к кислороду, при этом кривая диссоциации сдвигается вправо и гемоглобин легче отдает кислород тканям (рис. 90).

Гемоглобин крови плода — HbF — обладает большим сродством с кислородом, чем гемоглобин взрослых. Кривая диссоциации при этом сдвинута влево.

Таким образом, S-образная кривая насыщения гемоглобина кислородом имеет важное биологическое значение: во-первых, пологий участок кривой (выше 60 мм рт. ст.) обеспечивает максимальное насыщение гемоглобина кислородом в легких; во-вторых, крутой наклон среднего участка S-образной кривой (от 10 до 40 мм рт. ст.) обеспечивает максимальный переход кислорода от гемоглобина к тканям.



Проверьте свои знания:



1. Какие изменения происходят с гемоглобином при присоединении к нему кислорода?
2. От чего зависит количество кислорода, которое связывается с гемоглобином?
3. Что выражает кривая диссоциации кислорода для гемоглобина и миоглобина?
4. Объясните, чем отличается кривая диссоциации для миоглобина от кривой для гемоглобина.
5. В каких случаях уменьшается сродство гемоглобина к кислороду?



1. Объясните, почему кривая диссоциации кислорода для гемоглобина имеет S-образную форму.
2. Опишите явление эффекта Бора.
3. Объясните, какова будет картина кривой диссоциации для кислорода при отравлении человека угарным газом.



У альпиниста через два дня после подъема на высоту 4000 м над уровнем моря содержание 2,3-дифосфолицерата в эритроцитах составляет 6,5 ммоль/л (в норме – 4,5 ммоль/л). Проанализируйте, как это отразится на сродстве гемоглобина к кислороду. Как будет расположена кривая диссоциации кислорода для гемоглобина? Какое значение имеет такое изменение?



Исследуйте, используя дополнительные источники информации, проблему решения возможности оставаться длительное время под водой у морских млекопитающих.



1. Обсудите и выдвиньте свои версии, объясняющие следующий факт: у хрящевых и костных рыб растворенный в воде кислород поглощается гемоглобином, находящимся в эритроцитах. Однако хрящевые рыбы извлекают из воды менее 50% кислорода, тогда как костные рыбы — 80%.
2. Напишите реферат о горной (высотной) болезни: в чем проявляется, какие изменения в организме вызывает у человека подъем на высоту, как происходит адаптация организма?

§ 34. ВЛИЯНИЕ СООТНОШЕНИЯ ПЛОЩАДИ ПОВЕРХНОСТИ К ОБЪЕМУ НА СКОРОСТЬ ДИФФУЗИИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите влияние соотношения площади поверхности к объему на скорость диффузии;
- научитесь рассчитывать значение отношения величины поверхности к объему и объяснять их значение по отношению к транспорту вещества.

Знаете ли вы?

- Какая связь между площадью поверхности к объему и скоростью диффузии? Где эта зависимость проявляется в организме? В чем состоит значение этой зависимости?

Ключевые понятия:

- *площадь поверхности*
- *объем*
- *скорость диффузии*

Сравнивая размеры объектов, мы часто говорим, что один объект в два раза больше другого объекта, не уточняя, что именно сравнивается: длина, площадь или объем. Обычно такая небрежность не приводит к ошибкам, так как, рассматривая сравниваемые объекты, мы можем предположить,

основывается ли данное сравнение на признаках одного, двух или трех измерений. Однако часто остается без внимания тот важный факт, что длина, площадь и объем схожих по форме объектов не соизмеряются пропорционально.

Огромную важность имеет *соотношение между площадью и объемом* или, при условии равных плотностей, *соотношение между площадью и*

весом. Два объекта, схожие по форме, но различающиеся размерами, будут иметь различное соотношение площади к объему: большие объекты имеют меньшее соотношение площади к объему, чем меньшие. Так как соотношение площади к объему влияет на свойства объектов, делаем вывод: **размеры имеют значение и важной особенностью масштабирования является отношение площади поверхности к объему.**

Возьмем два куба — большой и малый. Общая площадь поверхности меньшего куба составляет $6a^2$, а его объем — a^3 . Отношение площади поверхности к объему для меньшего куба составляет $6/a$. Величина коэффициента площади поверхности к объему для большего куба — $6/10$. Сравнение двух данных коэффициентов показывает, что для куба, в 10 раз большего, соотношение площади поверхности к объему составляет $1/10$ часть данного соотношения для меньшего куба.

Для большей убедительности приводится таблица 8:

Таблица 8

Величина коэффициента площади поверхности к объему

a	1	2	3	4	5	6
$S = 6a^2$	6	24	54	96	150	216
$V = a^3$	1	8	27	64	125	216
S/V	6	3	2	1,5	1,2	1

Отсюда следует вывод: большие объекты будут иметь меньшее значение отношения площади поверхности к объему, чем меньшие объекты.

Соотношение площади поверхности к объему может быть важным при определении скорости химических реакций *диффузии* (рис. 91). Например, одним из лучших способов увеличения скорости взаимодействия веществ при химических реакциях является увеличение отношения площади поверхности к объему путем измельчения взаимодействующих компонентов в порошок. При измельчении

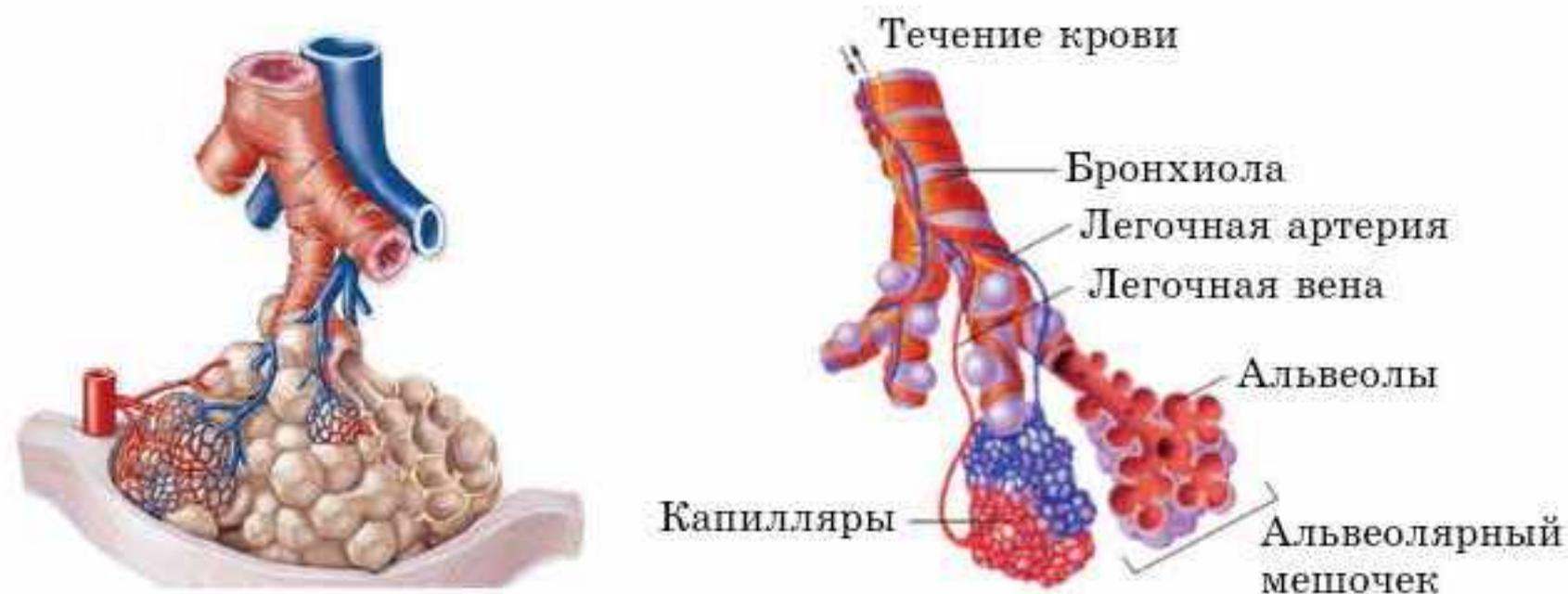


Рис. 91. Альвеолы легких

больших кусков вещества общая площадь поверхности, участвующая в реакции, увеличивается.

Аналогично для увеличения скорости процесса диффузии необходимо иметь наибольшую возможную площадь поверхности и одновременно сохранять разделяющую мембрану как можно более тонкой. Это касается легких и капилляров сердечно-сосудистой системы. Скорость диффузии вещества пропорциональна площади поверхности, через которую переносится вещество. Поэтому неудивительно, что их системы диффузии имеют большую площадь поверхности и тонкие мембраны.

В капиллярах совершается обмен веществ между кровью и тканевой жидкостью. Густая сеть капилляров пронизывает все органы нашего тела. Стенки капилляров очень тонкие (толщина их 0,005 мм), через них из крови в тканевую жидкость и из жидкости в кровь легко проникают различные вещества. Поверхность соприкосновения крови со стенками сосудов в капиллярной сети в 170 тыс. раз больше, чем в артериях. Длина всех капилляров взрослого человека — больше 100 тыс. км, поэтому кровь по капиллярам течет медленно и успевает отдавать тканям кислород и питательные вещества.

Газообмен в легких между альвеолярным воздухом и кровью совершается путем диффузии. Альвеолы легких оплетены густой сетью капилляров. Стенки альвеол и капилляров очень тонкие, что способствует проникновению газов из альвеол легких в кровь и наоборот. Газообмен зависит от поверхности, через которую осуществляется диффузия газов. При глубоком вдохе альвеолы растягиваются, и их поверхность достигает 100—150 м².

Если диффузия происходит в вязкой среде, то, чем больше отношение площади объекта к его объему, тем меньше скорость диффузии.

Скорость диффузии очень важна для одноклеточных организмов. Клетки эукариот имеют размеры от 10 до 20 микрометров. Размеры их ограничены из-за процесса диффузии, необходимого для переноса питательных веществ и продуктов переработки через мембраны клеток. По мере того как клетка растет, отношение площади поверхности клетки к массе уменьшается. Это замедляет скорость диффузии. В результате большая клетка становится менее эффективной, чем меньшая, поэтому она будет делиться для сохранения эффективности организма.



Проверьте свои знания:



1. Какая связь существует между соотношением площади поверхности и объемом?

2. Как влияет величина соотношения площади к объему на скорость диффузии?

3. Какие условия поддерживаются при диффузии в дыхательной системе?



4. Как достигается соответствующая скорость диффузии в системе кровообращения?



1. Почему у одноклеточных организмов после достижения определенного размера рост останавливается?
2. Объясните, в чем заключается биологический смысл медленного движения крови по капиллярам.



1. С увеличением размеров тела у многих животных отношение поверхности тела к объему уменьшается. Соответственно, простая диффузия не может обеспечить у них возросшую потребность в кислороде в процессе газообмена. Приведите примеры решения данной проблемы у разных классов животных.
2. Какое преимущество дает плоским червям большое отношение поверхности тела к объему? Покажите это на физиологических потребностях организма.



Используя дополнительную литературу, подберите примеры влияния соотношения поверхности к объему на скорость диффузии.



Оцените значение зависимости скорости диффузии от соотношения поверхности к объему для физиологических потребностей организма.

§ 35. ЗНАЧЕНИЕ ОТНОШЕНИЯ ВЕЛИЧИНЫ ПОВЕРХНОСТИ КЛЕТОК ЭРИТРОЦИТОВ К ОБЪЕМУ

Сегодня на уроке вы:

- изучите значение отношения величины поверхности клеток эритроцитов к объему;
- научитесь рассчитывать значение отношения величины поверхности к объему и объяснять их значение по отношению к транспорту веществ.

Знаете ли вы?

- Почему эритроцитов в крови много? Как влияет величина суммарной поверхности клеток к объему на их функцию?

Между величиной эритроцитов и их числом в крови есть зависимость. По мере усложнения организации в системе животных происходит уменьшение размеров эритроцитов с одновременным их числом в единице объема крови. Эту связь следует рассматривать как приспособление к выполнению дыхательной функции, как обеспечение живого организма необходимым количеством кислорода при возрастании уровня окислительных процессов. С этой точки зрения величина поверхности эритроцитов признается как их существенная физиологическая характеристика, так как при обмене газов между эритроцитом и окружающей его средой величина поверхности имеет первостепенное значение.

Ключевые понятия:

- эритроцит
- гемоглобин
- газообмен

Эритроциты представляют собой безъядерные кровяные клетки дисковидной двояковогнутой формы. Они эластичны, что помогает им проходить через узкие капилляры. Диаметр эритроцита челове-



Рис. 92. Форма эритроцита

ка — 7—8 мкм, толщина — 2—2,5 мкм. Объем достигает 85—90 мкм³, а поверхность — 145 мкм². Такое соотношение площади к объему благоприятствует деформированию эритроцитов. При этом мембрану эритроцитов можно рассматривать как однородную замкнутую пленку, которая под влиянием факторов, уменьшающих ограниченный ею объем принимает форму диска.

Отсутствие ядра и форма двояковогнутой линзы увеличивают поверхность эритроцитов и обеспечивают быструю и равномерную диффузию кислорода внутри эритроцита, т. е. поверхность диффузии увеличивается, а расстояние диффузии уменьшается.

Общая поверхность всех эритроцитов крови человека достигает более 3000 м², что в 1500 раз превышает поверхность нашего тела. Все это благодаря своеобразной форме эритроцитов (рис. 92).

При двояковогнутой форме в эритроците нет ни одной точки, которая отстояла бы от его поверхности более чем на 0,85 мк, в то время как при шарообразной форме центр клетки находился бы от нее на расстоянии 2,5 мк, а общая поверхность была бы на 20% меньше.

Такие отношения поверхности и объема способствуют лучшему выполнению основной функции эритроцита — переносу кислорода от органов дыхания к клеткам организма. Эта функция осуществляется благодаря наличию в эритроците дыхательного пигмента крови — гемоглобина.

Для физиолога важно знать объем и поверхность эритроцитов, так как эритроцит выполняет дыхательную функцию. В нем находится гемоглобин и поверхность, через которую идет обмен газов. У зрелых эритроцитов нет ядра и органелл. Цитоплазма эритроцита заполнена сложным белком — гемоглобином, способным нестойко связываться как с кислородом, так и с углекислым газом. Именно эти свойства гемоглобина обеспечивают основную функцию эритроцитов — газообмен в легких и тканях. В связи с этим эффект гемоглобина зависит от величины соприкосновения эритроцитов со средой. Чем меньше размер эритроцитов крови в организме, тем больше их суммарная поверхность. Так, в 1 мм³ крови у мужчин 5 000 000 эритроцитов, у женщин — около 4 500 000. У новорожденных количество эритроцитов больше, чем у взрослых. Следовательно, чем мельче эритроциты, тем большее число их в 1 мм³ цельной крови.

Количество эритроцитов в крови может изменяться. Оно увеличивается при низком барометрическом давлении (при подъеме на высоты), мышечной работе, эмоциональном возбуждении, при большой потере воды организмом. Увеличение количества эритроцитов на определен-

ный объем крови не обязательно свидетельствует об увеличении общего их количества в организме. Например, при большой потере воды, вызванной обильным потением, происходит кратковременное сгущение крови, и число эритроцитов в единице объема увеличивается, хотя их количество в организме не изменяется.

У людей, живущих в высокогорных районах, число эритроцитов увеличивается за счет их усиленной продукции костным мозгом. В этом случае увеличивается не только число эритроцитов в единице объема крови, но и общее их количество в организме.

Важное физиологическое значение имеет тот факт, что гемоглобин находится внутри эритроцита, а не в плазме крови, что сказалось бы на скорости диффузии, которая меньше в вязкой среде. Расчеты показывают, что растворение такого же количества гемоглобина в плазме крови повысило бы вязкость крови в несколько раз и затруднило работу сердца и кровообращение.



Проверьте свои знания:



1. Каково строение эритроцита?
2. Объясните с точки зрения физиологии значение отсутствия ядра у эритроцитов.
3. Почему для эритроцитов главной физиологической характеристикой считается величина их поверхности? Как это достигается?



1. Опишите функции эритроцитов.
2. Объясните, почему при малых своих размерах эритроцит имеет большую площадь своей поверхности.
3. Определите значение этого факта для жизнедеятельности организма.



1. Проанализируйте следующий факт: у сазана в 1 куб. мм крови содержится 2,6 млн. эритроцитов, у форели — 1,2 млн. Чем можно объяснить повышенное содержание эритроцитов в крови сазана?
2. Как сказывается снижение концентрации кислорода в окружающем воздухе (например, в высокогорных условиях) на число эритроцитов?



Выдвиньте свои предположения: что будет, если эритроциты прекратят свое существование в составе крови?



Используя дополнительные источники информации, заполните таблицу и на основании этого оцените, как способность крови доставлять к клеткам тела кислород влияет на интенсивность обмена веществ у разных организмов.

Организмы	Число эритроцитов в 1 куб. мм	Форма эритроцитов	Наличие ядра в эритроцитах	Суммарная поверхность эритроцитов
Рыбы				
Лягушки				
Рептилии				
Птицы				
Человек				

§ 36. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОТНОШЕНИЯ ВЕЛИЧИНЫ ПОВЕРХНОСТИ К ОБЪЕМУ КЛЕТКИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите определение отношения величины поверхности к объему клетки;
- научитесь определять отношение величины поверхности к объему клетки.

Отношение площади поверхности клетки к ее объему играет важную роль в большинстве явлений, включая всасывание и диффузию. В этом эксперименте вы имеете возможность увидеть диффузию вещества в агаровых блоках. Эксперимент показывает связь между площадью поверхности и объемом и ее влияние на скорость диффузии.



Лабораторная работа № 6. Определение отношения величины поверхности к объему клетки

Цель: показать связь между площадью поверхности и объемом и ее влияние на скорость диффузии.

Материалы и оборудование: 1 пара защитных очков, 1 пара резиновых перчаток, 1 стакан объемом 250 мл, миллиметровая линейка, пластиковые ложка и нож, бумажные салфетки, 2,25 мл хилак форте, агар-агар.

Ход работы

1. Используя пластиковый нож, разрежьте агар на три кубика размером 3 см, 2 см и 1 см, соответственно.

2. Поместите кубики в стакан и добавьте хилак форте до полного погружения кубиков. Засеките время. В течение 10 мин переворачивайте кубики пластиковой ложкой.

3. Начертите таблицу для ввода данных и результатов: размеры куба (А), площадь поверхности (А₂), объем (А₃), отношение (площадь поверхности/объем), степень диффузии.

4. Используйте следующие расчеты в своих исследованиях:

площадь поверхности к объему = площадь поверхности · объем

площадь поверхности = длина · ширина · количество сторон

объем = длина · ширина · высота

Отношение должно быть представлено в простой форме — например, 3 : 1.

5. Наденьте перчатки и, используя пластиковую ложку, вытащите из стакана кубики. Промокните бумажными салфетками. Отложите в сторону кубики, пока они не просохнут. Разрежьте каждый кубик на две половинки и запишите свои наблюдения. Определите с помощью миллиметровой линейки степень диффузии хилак форте в каждом из трех кубиков.

6. Расположите кубики агара в порядке уменьшения размера, затем — в порядке уменьшения отношения площади поверхности к объему. Какая связь между размерами куба из агара и отношением площади поверхности к объему?

7. Что обладает большей площадью поверхности — куб со стороной 3 см или микроскопический куб размером с клетку кожицы лука (0,01 см)?

Что обладает большей площадью поверхности по отношению к объему?

8. Приведите доказательство того, что хилак форте диффундировал в агар. Доказывает ли, что для всех кубиков скорость диффузии была одинаковой? Дайте объяснение.

9. Что произошло с отношением площади поверхности к объему по мере увеличения размера?

10. Сделайте вывод.

Размеры большинства клеток и микроорганизмов составляют менее 0,01 см. Какая связь существует между скоростью диффузии и размером клетки?

§ 37. МЕХАНИЗМ ПАССИВНОГО ТРАНСПОРТА. ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФФУЗИЯ. ПРОСТОЙ ТРАНСПОРТ

Сегодня на уроке вы:

- изучите механизм пассивного транспорта: простой транспорт;
- научитесь объяснять механизм пассивного транспорта.

Знаете ли вы?

- Какой мембранный транспорт называется пассивным? По каким градиентам он осуществляется?

Обмен клетки с внешней средой различными веществами и энергией является необходимым условием ее существования.

Для поддержания постоянного химического состава и свойств цитоплазмы в условиях, когда имеют место существенные различия химического состава и свойств внешней среды и цитоплазмы клетки, должны существовать специальные транспортные механизмы, избирательно перемещающие вещества через клеточные мембраны. В частности, клетки должны располагать механизмами доставки кислорода и питательных веществ из среды существования и удалять из нее метаболиты. Градиенты концентраций различных веществ имеются не только между клеткой и внешней средой, но и между органоидами клетки и цитоплазмой, и транспортные потоки веществ наблюдаются между различными отсеками клетки.

Проницаемость мембраны определяется ее липидным бислоем. Последний же проницаем лишь для ограниченного круга веществ — не очень больших гидрофобных молекул (например, жирных кислот) и совсем мелких молекул (газов, воды и т. д.).

Все прочие вещества могут перемещаться через мембрану только при наличии в ней соответствующих белковых транспортных систем. Причем одни из них обеспечивают двусторонний перенос, а другие — только односторонний.

В итоге деятельность этих систем дает два основных результата:

1. Создаются устойчивые транспортные потоки определенных веществ через мембраны (например, в проксимальных канальцах почек — поток глюкозы из первичной мочи в кровь через последовательно расположенную серию мембран).

2. Транспорт ионов приводит к возникновению трансмембранного потенциала во всех клетках, а также к его изменениям в нервных

Ключевые понятия:

- липидный слой
- трансмембранный перенос
- пассивный транспорт
- диффузия
- уравнение Фика

и мышечных клетках и волокнах, обеспечивая такие явления, как возбудимость и проводимость.

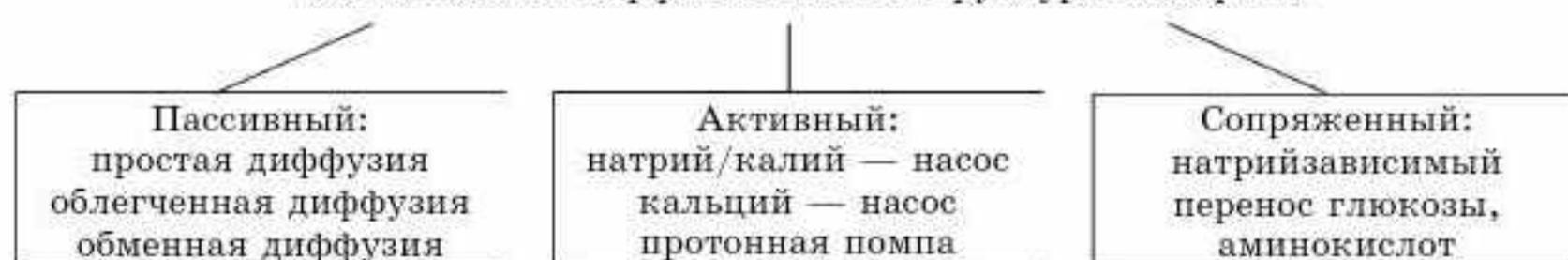
Для понимания механизмов перехода веществ через клеточные мембраны необходимо учитывать свойства как этих веществ, так и мембран.

Транспортируемые вещества различаются молекулярной массой, переносимым зарядом, растворимостью в воде, липидах и рядом других свойств. Для трансмембранного перемещения некоторых веществ необходимо наличие в клеточных мембранах специальных каналов, либо участие специальных переносчиков и затрат энергии (схема 2).

Схема 2

Классификация типов транспорта

Типы транспорта низкомолекулярных веществ без изменения морфологической структуры мембраны



Под *пассивным транспортом* понимают перенос вещества через мембраны по различного рода градиентам — электрохимического потенциала, концентрации вещества, электрического поля, осмотического давления, не требующих непосредственных затрат энергии на его осуществление.

Пассивный транспорт веществ происходит посредством простой и облегченной диффузии. **Диффузия** — это хаотические перемещения частиц вещества в различных средах, обусловленные энергией его тепловых колебаний.

Любая молекула может пройти через липидный бислой, однако скорость пассивной диффузии, т. е. перехода вещества из области с большей концентрацией в область с меньшей, может сильно отличаться. Для некоторых молекул это занимает столь длительное время, что можно говорить об их практической непроницаемости для липидного бислоя мембраны. Скорость диффузии веществ через мембрану зависит от размера молекул и их относительной растворимости в жирах.

Если молекула вещества электронейтральна, то направление диффузии этого вещества будет определяться лишь разностью (градиентом) концентраций вещества в средах, разделенных мембраной, например, вне и внутри клетки или между ее отсеками. Если молекула или ионы вещества несут на себе электрический заряд, то на диффузию будут оказывать влияние и разность концентраций, и величина заряда этого вещества, и наличие зарядов на обеих сторонах мембраны. Алгеб-

раическая сумма сил концентрационного и электрического градиентов на мембране определяет величину электрохимического градиента.

Например, среднее содержание ионов натрия в плазме крови в сравнении с эритроцитами — в 12 раз меньше. Эта разность концентрации (градиент) создает движущую силу, которая обеспечивает переход натрия из эритроцитов в плазму крови. Но скорость такого перехода мала — из-за низкой проницаемости мембраны для ионов натрия. Мембрана больше проницаема для калия.

На процессы простой диффузии не затрачивается энергия клеточного метаболизма (рис. 93).

Скорость простой диффузии определяется уравнением Фика:

$$dm/dt = -kS\Delta C x,$$

где dm/dt — количество вещества, диффундирующее за единицу времени (скорость диффузии);

k — коэффициент диффузии, характеризующий проницаемость мембраны;

S — площадь поверхности диффузии;

C — разность концентраций вещества по обе стороны мембраны;

x — расстояние между точками диффузии.

Из этого следует, что скорость простой диффузии прямо пропорциональна градиенту концентрации вещества между сторонами и проницаемости мембраны для данного вещества, площади поверхности диффузии. При увеличении разности концентраций между двумя отсеками, разделенными мембраной, прямо пропорционально будет расти и скорость диффузии.

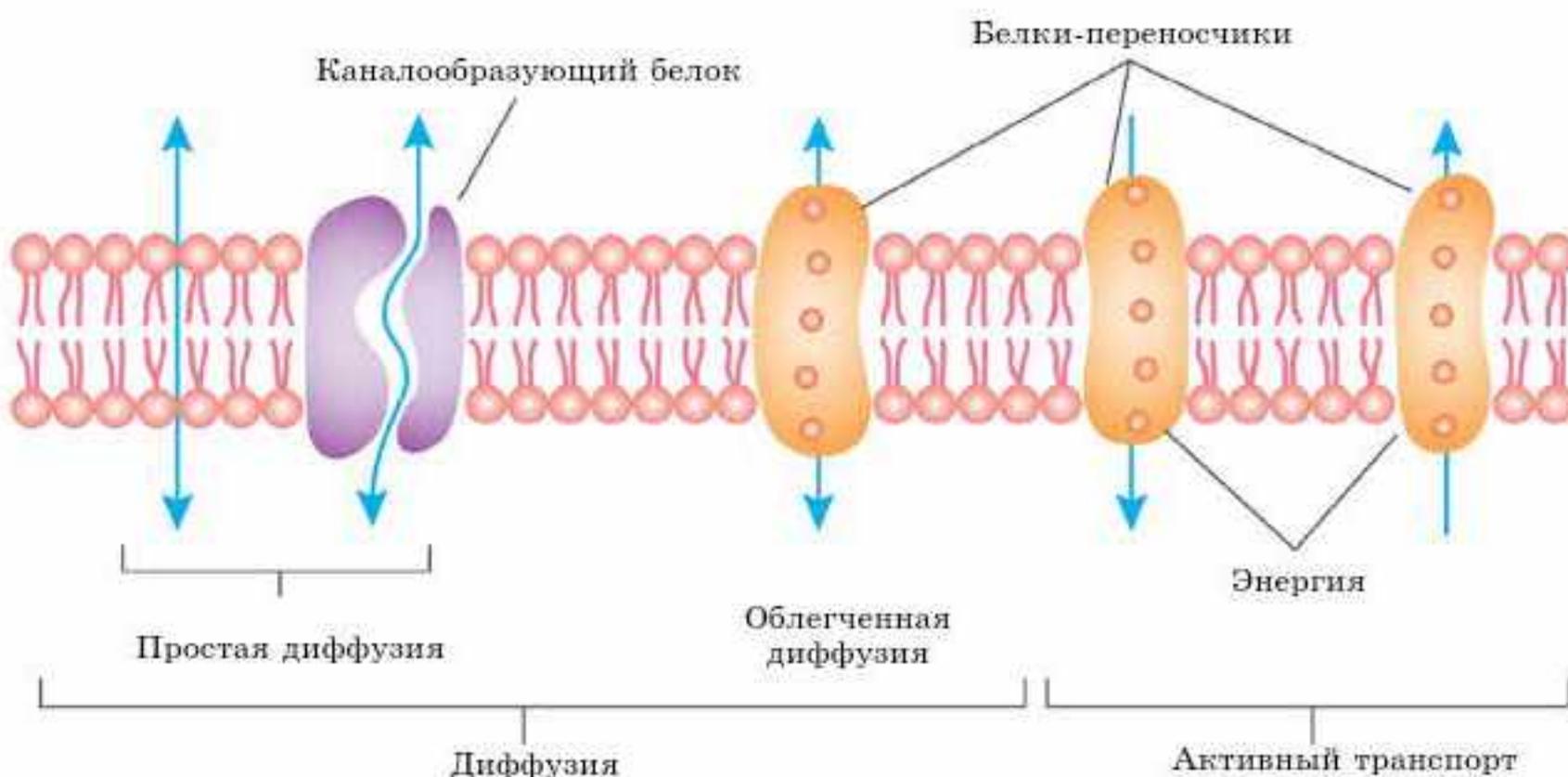


Рис. 93. Простая, облегченная диффузия и активный транспорт веществ через мембраны клеток

При выравнивании концентраций диффузия прекращается, а если соотношение концентраций меняется на противоположное, то меняется и направление диффузии. Это имеет место в случае прохождения углекислого газа через мембрану эритроцитов: в капиллярах тканей углекислый газ диффундирует из плазмы в эритроциты, а в капиллярах легких — наоборот, из эритроцитов в плазму. Все определяется соотношением концентраций углекислого газа в этих средах.

Простой диффузией через липидную мембрану легче всего проходят малые неполярные молекулы — кислород, стероидные гормоны, жирные кислоты. С достаточно большой скоростью диффундируют малые полярные незаряженные молекулы — углекислый газ, аммиак, вода, этанол, мочеви́на.

Диффузия веществ в тканях может осуществляться и через другие морфологические структуры, например, из слюны в дентинную ткань зуба через эмаль. При этом концентрация веществ в слюне — глюкозы, кислорода, минеральных ионов — должна быть больше концентрации их в тканях зуба.



Проверьте свои знания:



1. От чего зависит проницаемость веществ через мембрану?
2. Что понимают под *пассивным транспортом веществ*?
3. Что называется простой диффузией?



4. От каких причин зависит скорость простой диффузии?



1. Определите роль липидного бислоя и белкового слоя в составе мембраны клетки в транспорте веществ.
2. Объясните, по каким параметрам определяются направление и скорость диффузии веществ.
3. Приведите примеры простой диффузии веществ через мембрану.



Проанализируйте механизм простой диффузии и составьте схему градиентов, по которым осуществляется этот вид транспорта.



Порассуждайте, почему существуют разные транспортные системы через мембрану и какое это имеет значение для клетки.



1. Оцените значение мембранной транспортной системы клетки как необходимое условие ее существования.
2. Как вы думаете, можно ли диффузию и осмос считать идентичными процессами? Ответ аргументируйте.
3. Подготовьте электронную презентацию по теме урока.

§ 38. ДИФФУЗИЯ ЧЕРЕЗ МЕМБРАННЫЕ КАНАЛЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите диффузию через мембранные каналы;
- научитесь объяснять механизм пассивного транспорта.

Знаете ли вы?

- Что такое мембранный канал? Чем он образован? Какие вещества транспортируются по этому каналу?

Липидная мембрана непроницаема для всех заряженных молекул независимо от размера. Транспорт таких молекул возможен благодаря наличию в мембране специфических белков-переносчиков, которые, избирательно взаимодействуя с определенными лигандами, облегчают их перенос через мембрану. Это *транслоказы* — интегральные белки, обладающие большей или меньшей специфичностью в отношении переносимых веществ. Например, анионные каналы в плазмолемме эритроцитов, калиевые каналы в плазмолемме возбудимых клеток, кальциевые каналы в мембранах ЭПС.

Ключевые понятия:

- *транслоказа*
- *неселективные и селективные каналы*
- *конформация*
- *регулятор*

Перенос вещества с помощью белка-переносчика (транслоказы) основан на способности этой белковой молекулы встраиваться в мембрану, пронизывая ее и формируя каналы, заполненные водой. Переносчик может обратимо связываться с переносимым веществом и при этом обратимо изменять свою конформацию. Стенки канала “выстилаются” радикалами аминокислот этих белков.

Если каналы различают вещества только по размеру и пропускают все молекулы меньше определенной величины по градиенту концентрации, т. е. служат “фильтрами”, то их называют *неселективные каналы*, или *поры*. Такие поры есть в наружной мембране митохондрий, где молекулы белка порина образуют широкие гидрофильные каналы. Для каждого вида ионов существует собственный вид канала, потому что они могут находиться всегда в открытом состоянии, а это доступно лишь для веществ определенного размера и заряда (рис. 94).

Селективные каналы участвуют в переносе определенных ионов. Ионная селективность (избирательность) каналов определяется их диаметром и строением внутренней поверхности. Например, катионселективные каналы пропускают только катионы, так как содержат много отрицательно заряженных аминокислотных остатков.

Открытие или закрытие селективных каналов регулируется либо изменением концентраций специфических регуляторов, таких как

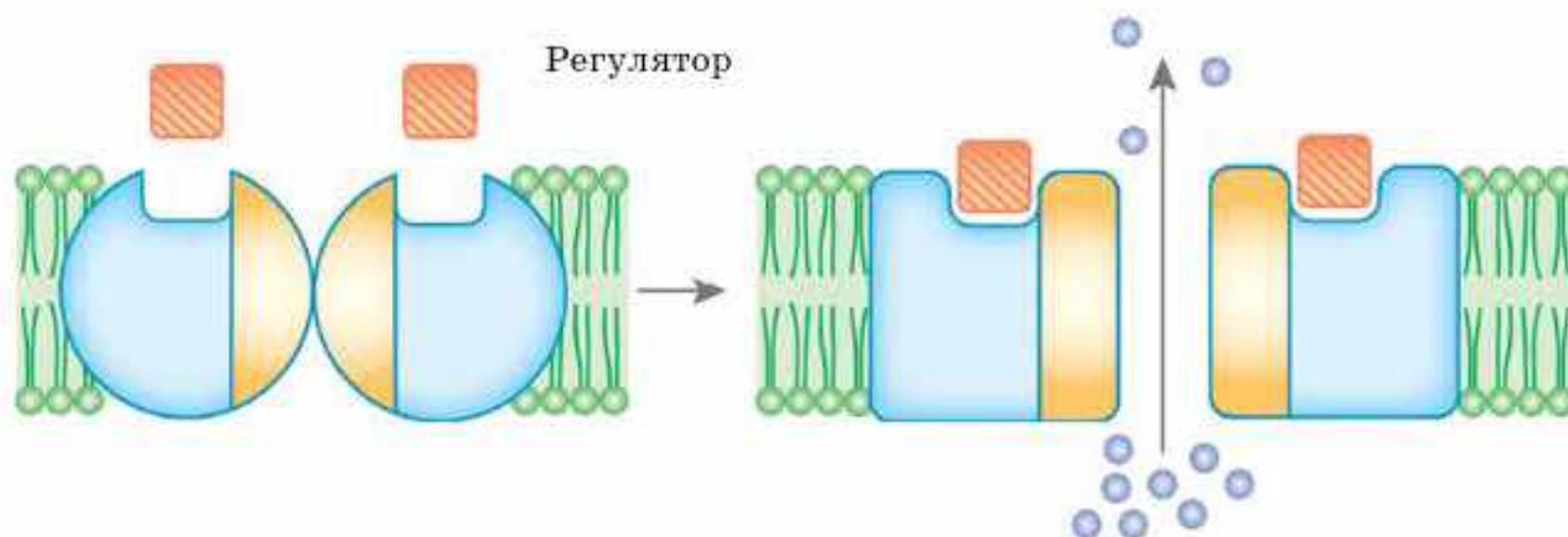


Рис. 94. Регулируемый канал. Заштрихованные квадраты — регуляторы, светлые кружки — переносимые ионы

медиаторы, гормоны, циклические нуклеотиды, окись азота, либо изменением трансмембранного электрохимического потенциала. Воздействие регуляторного фактора вызывает конформационные изменения каналообразующих белков, канал открывается, и ионы проходят по градиенту концентрации. Избирательная проницаемость обеспечивается работой воротного механизма, который представлен двумя белковыми молекулами — это *активационные* и *инактивационные* ворота. Селективные каналы в зависимости от сигнала, который вызывает открытие активационных каналов, делятся на:

- *хемочувствительные* — изменение конформации ассоциировано с каналом белка-рецептора в результате присоединившегося к нему лиганда;
- *потенциалчувствительные* — снижение деполяризации клеточной мембраны до определенного уровня;
- *механочувствительные* — реагирование на деформацию мембраны.

Транспорт веществ через каналы зависит только от разности концентраций веществ по обе стороны мембраны, поэтому скорость может достигать 10^6 — 10^8 ионов в секунду.



Проверьте свои знания:



1. Определите, при транспорте каких веществ протекает диффузия через мембранные каналы?
2. Опишите мембранный канал.



1. Сравните работу двух видов мембранного канала – селективного и неселективного.
2. Объясните избирательную способность канала, от чего она зависит?



Проанализируйте механизм диффузии через мембранные каналы и установите сходство и различие в сравнении с облегченной диффузией.



Используя дополнительные источники информации, составьте классификацию каналов по способности воспринимать разного типа сигналы.



Как вы думаете, в чем состоит отличие мембранного канала от поры мембраны? Оцените значимость этого различия для клетки.

§ 39. ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФФУЗИЯ

Сегодня на уроке вы:

- изучите облегченную диффузию;
- научитесь объяснять механизм пассивного транспорта.

Знаете ли вы?

- В чем состоит отличие облегченной диффузии? Какие вещества проходят через клеточную мембрану способом облегченной диффузии?

Облегченная диффузия, как и простая диффузия вещества, осуществляется по градиенту его концентрации, но, в отличие от простой диффузии, в переносе вещества через мембрану участвует специфическая белковая молекула-переносчик, называемая *транслоказа* (рис. 95).

Взаимодействуя со специфическим лигандом, транслоказа обеспечивает его диффузию через мембрану — транспорт из области большей концентрации в меньшую. В отличие от белковых каналов, транслоказы в процессе взаимодействия с лигандом и переноса через мембрану претерпевают конформационные изменения. Кинетически такой перенос напоминает ферментативную реакцию.

Для транслоказ существует насыщающая концентрация лиганда, при которой все центры связывания белка с лигандом заняты и белки работают с максимальной скоростью. В отличие от скорости переноса вещества простой диффузией, которая прямо пропорциональна разности его концентрации по обе стороны мембраны, скорость переноса вещества при облегченной диффузии возрастает пропорционально увеличению разности концентрации вещества до некоторого максимального значения. Выше этого значения скорость не увеличивается, несмотря на повышение разности концентрации вещества по обе стороны мембраны. Это значит, что скорость транспорта веществ облегченной диффузией зависит не только от градиента концентраций переносимого лиганда, но и

Ключевые понятия:

- *облегченная диффузия*
- *транслоказа*
- *унипорт*
- *симпорт*
- *антипорт*

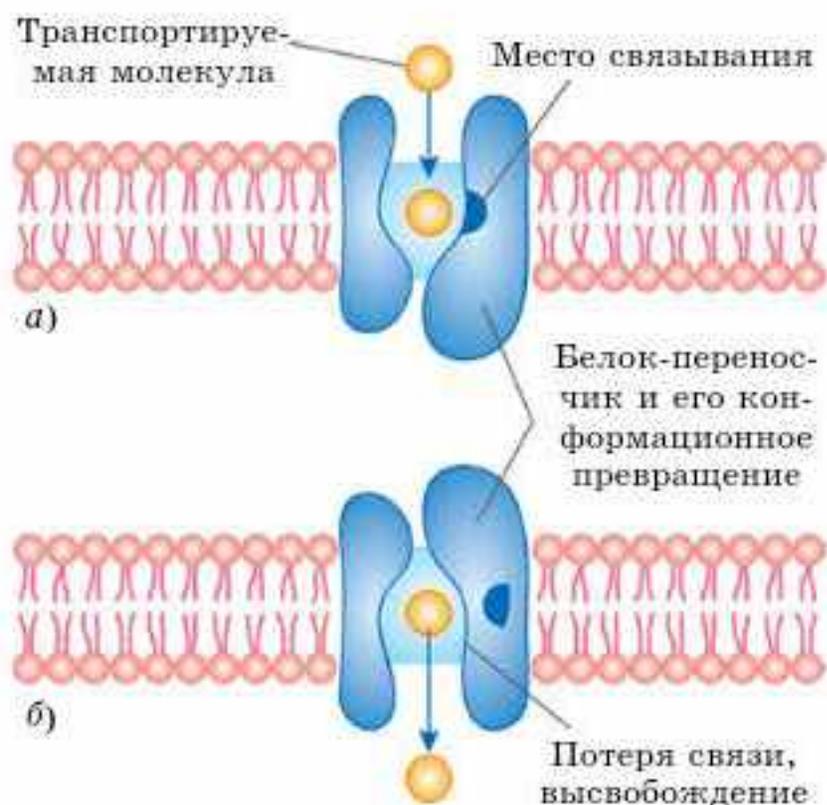


Рис. 95. Облегченная диффузия

сродством с переносимым лигандом, его участки для связывания вещества повернуты внутрь и он формирует пору, открытую к одной из сторон мембраны.

Связавшись с веществом, белок-переносчик изменяет свою конформацию и переходит в состояние *б*. При таком конформационном превращении переносчик теряет свое сродство с переносимым веществом, оно высвобождается из связи с переносчиком и оказывается перемещенным в пору на другой стороне мембраны. После этого белок снова совершает возврат в состояние *а*.

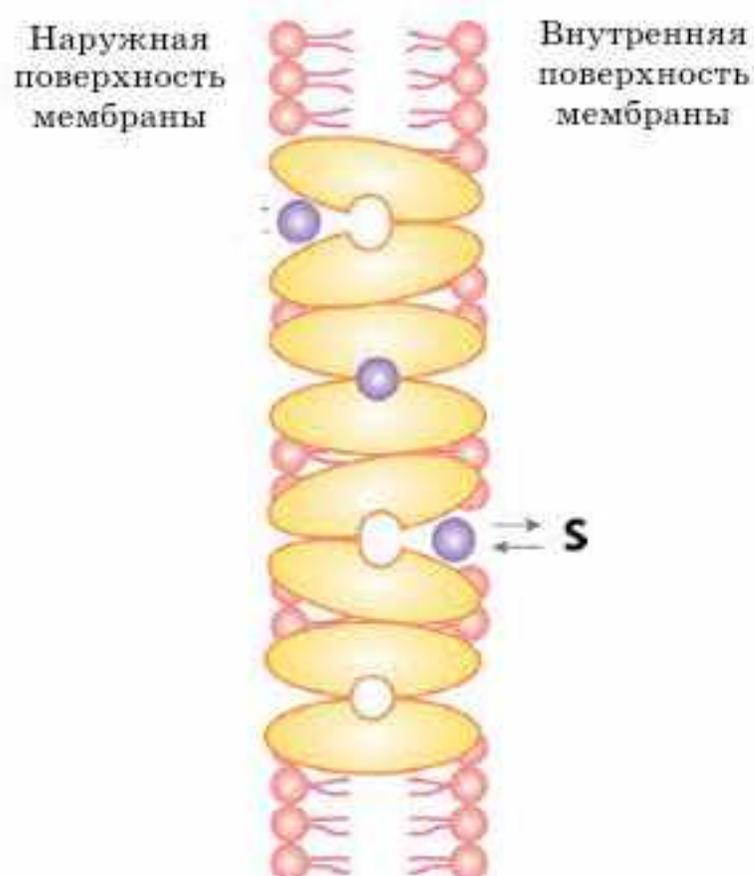


Рис. 96. Поверхность мембраны

от количества белков-переносчиков в мембране (малого содержания их в клетке). При достижении максимального числа переносимых веществ, когда все переносчики заняты, дальнейшее увеличение не приведет к возрастанию количества переносимых веществ. Наступает явление насыщения. При этой максимальной скорости каждая транслоказа функционирует без периодов “простоя”.

Белок-переносчик способен находиться в двух конформационных состояниях. Например, в состоянии *а* этот белок обладает

Такой перенос вещества белком-переносчиком через мембрану называется *пассивным унипортом*. Примером унипорта может служить функционирование ГЛЮТ-1 — транслоказы, переносящей глюкозу через мембрану эритроцита.

Молекула глюкозы связывается с переносчиком на наружной поверхности плазматической мембраны. Происходит конформационное изменение, и центр переносчика, занятый глюкозой, оказывается открытым внутрь клетки. Переносчик теряет сродство к глюкозе, и молекула высвобож-

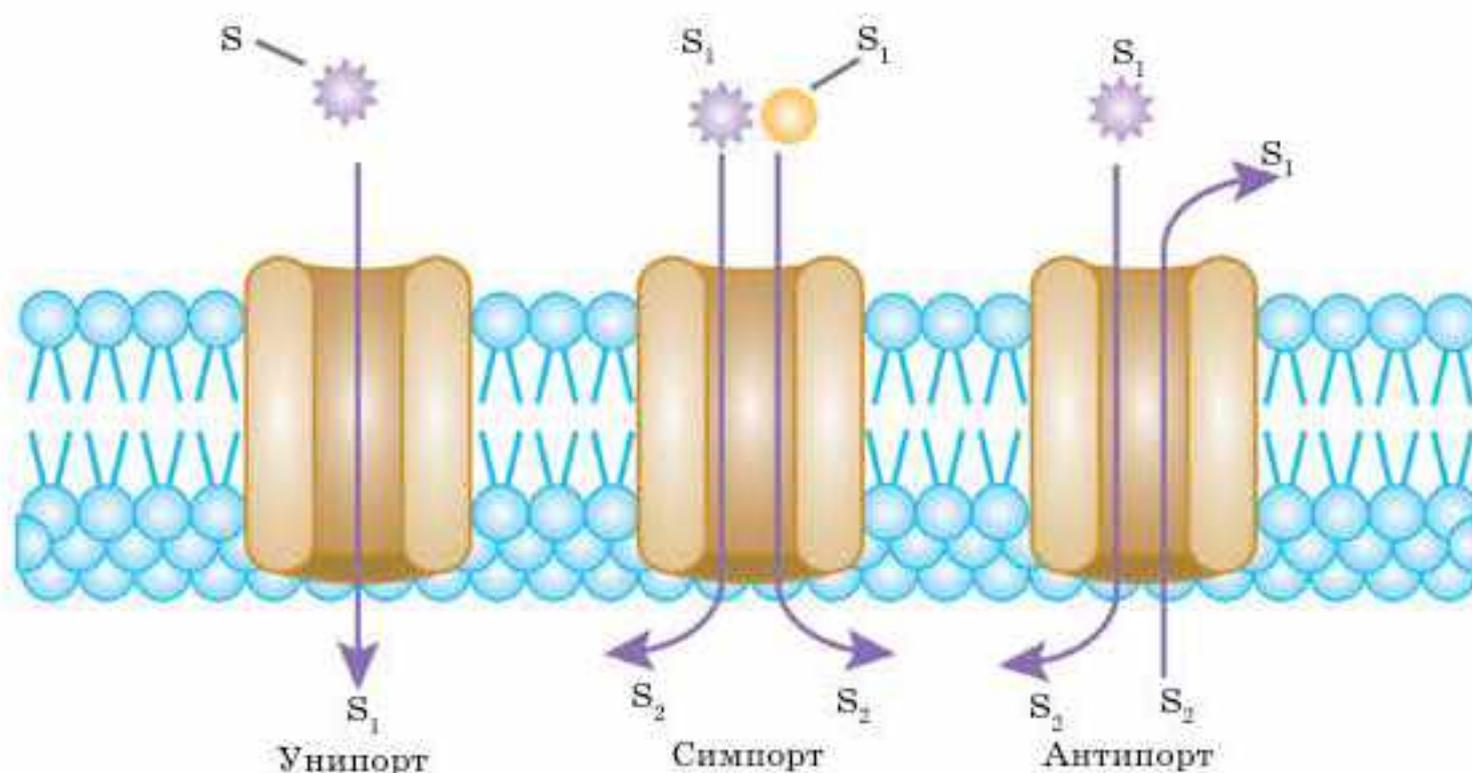


Рис. 97. Типы (виды) облегченной диффузии с участием переносчиков (транслоказ). S , S_1 , S_2 — разные молекулы

дается в цитозоль клетки. Отделение глюкозы от переносчика вызывает конформационное изменение белка и он возвращается к исходной конформации (рис. 96).

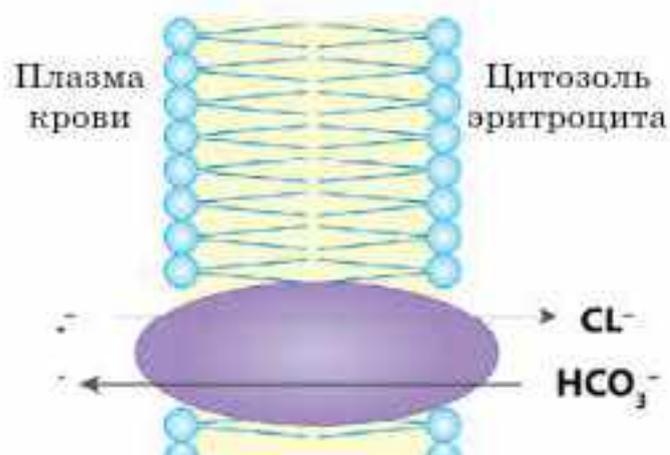
Некоторые транслоказы могут переносить два разных вещества по градиенту концентраций в одном направлении — *пассивный симпорт*, или в противоположных направлениях — *пассивный антипорт*. Примером транслоказы, работающей по механизму пассивного антипорта, может служить анионный переносчик мембраны эритроцитов (рис. 97).

Эритроцит находится в венозных капиллярах. Анион HCO_3^- , образованный при диссоциации угольной кислоты, по градиенту концентрации выходит в кровь. В обмен на каждый транспортируемый из клетки ион HCO_3^- транслоказа переносит в эритроцит ион хлора. Кровь достигает легких. Транслоказа производит обмен ионами в противоположных направлениях. Такая “челночная” система работает очень быстро и обеспечивает удаление углекислого газа из организма и, в то же время, сохранение оптимального значения pH в клетке.

Внутренняя митохондриальная поверхность содержит много транслоказ, осуществляющих пассивный антипорт. В процессе такого переноса происходит эквивалентный обмен ионами, но не всегда по заряду.

Посредством облегченной диффузии могут транспортироваться такие низкомолекулярные вещества, как глюкоза, из крови в мозг, реабсорбироваться некоторые аминокислоты и глюкоза из первичной мочи в кровь в почечных канальцах, всасываться аминокислоты и моносахариды из кишечника, т. е. вещества, имеющие высокую полярность и органическую природу (рис. 98).

А



Б

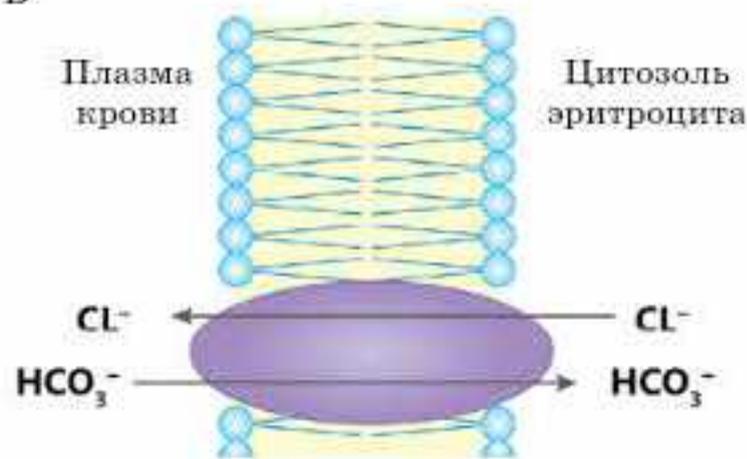


Рис. 98. Транспорт веществ



Проверьте свои знания:



1. Определите отличие облегченной диффузии от простого транспорта.
2. Объясните, что такое транслоказа.
3. Определите значение понятий *унипорт*, *симпорт*, *антипорт*.



1. Объясните явление насыщения, когда оно наступает.
2. Приведите примеры переноса веществ через мембрану посредством облегченной диффузии.



1. Проанализируйте и объясните конформационные изменения транслоказы при ее функционировании.
2. Сравните простую и облегченную диффузию, установите сходство между ними.



Порассуждайте, почему некоторые вещества транспортируются через мембрану путем облегченной диффузии. От чего это зависит?

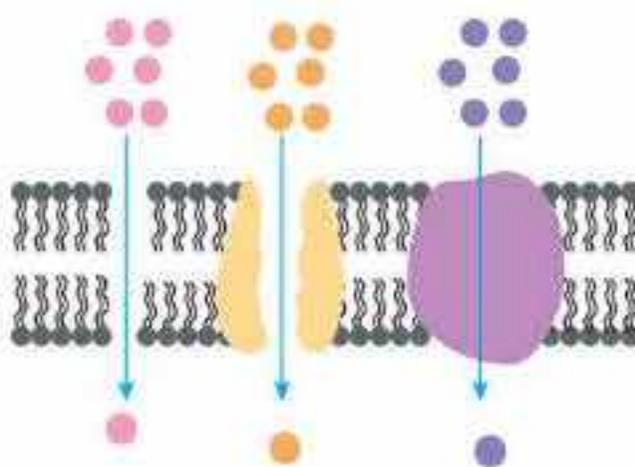


Как вы думаете, в чем состоит сходство облегченной диффузии и ферментативной реакции? Обоснуйте свои суждения.



ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБОБЩЕНИЯ И СИСТЕМАТИЗАЦИИ ЗНАНИЙ ПО РАЗДЕЛУ

1. Какое строение имеет гемоглобин, чем оно отличается от строения миоглобина?
2. От чего зависит количество кислорода, которое может связаться с гемоглобином?
3. Что показывает кривая диссоциации кислорода для гемоглобина?
4. Как выглядит кривая диссоциации кислорода в активно дышащих тканях?
5. Чем отличается кривая диссоциации кислорода у эмбриона по сравнению с кривой диссоциации для матери?
6. Каково значение отношения величины поверхности к объему для транспорта веществ?
7. Объясните характеристики эритроцита с физиологической точки зрения.
8. Приведите примеры влияния величины отношения поверхности тела к объему на скорость диффузии.
9. Охарактеризуйте:
 1. Структуру и физико-химические свойства, функции биологических мембран.
 2. Биофизические механизмы трансмембранного переноса. Особенности транспорта через клеточные мембраны гидрофобных и гидрофильных веществ.
 3. Свободную диффузию.
 4. Облегченную диффузию и ее отличительные свойства. Роль переносчиков и каналов в пассивном транспорте гидрофильных веществ через биологические мембраны.
 5. Активный транспорт веществ. Компоненты и свойства систем активного транспорта.
 6. Калий-натриевый насос как пример системы активного транспорта.
10. В чем состоит сущность механизма пассивного транспорта веществ?
11. Сравните простой транспорт, диффузию через мембранные каналы и облегченную диффузию. Найдите сходство и различие между ними.
12. Какие виды пассивного транспорта веществ показаны на рисунке?



13. Подберите для указанных ионов и молекул веществ "свой" вид пассивного транспорта через мембрану:

а) глюкоза;	б) ионы калия;	в) стероиды;	г) карбонат-ионы;
д) мочевины;	е) углекислый газ;	ж) вода;	з) H^+ ;
и) бензол;	к) аминокислоты;	л) ионы хлора;	м) белки;
н) гормоны;	о) ионы натрия.		

№	Вид пассивного транспорта	Ионы и молекулы
1	Простая диффузия	
2	Диффузия через мембранные каналы	
3	Облегченная диффузия	

5

ДЫХАНИЕ

§ 40. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНОЙ КИСЛОТЫ (АТФ)

Сегодня на уроке вы:

- изучите строение и функции аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ);
- научитесь описывать строение и функции аденозинтрифосфорной кислоты.

Знаете ли вы?

- Что вы знаете об АТФ? Какие компоненты составляют молекулу? Почему АТФ называют универсальным источником энергии в клетке? Что позволяет ей выполнять такую функцию?

Ключевые понятия:

- АТФ
- макроэргические связи
- аденозиндифосфат
- аденозинмонофосфат
- фосфорилирование

В любой клетке протекают миллионы биохимических реакций. Они катализируются множеством ферментов, которые зачастую требуют затрат энергии. Где же клетка ее берет?

Один из основных источников энергии — *аденозинтрифосфорная кислота* (аденозинтрифосфат). Она содержится во всех

клетках растений и животных. Количество АТФ в среднем составляет 0,04% (от сырой массы клетки), наибольшее ее количество содержится в скелетных мышцах — 0,2—0,5%.

Большинство биохимических реакций может протекать только при участии молекул АТФ, особенно это касается пластического обмена. Однако АТФ редко непосредственно участвует в реакции. Для протекания любого процесса нужна энергия, заключенная именно в химических связях аденозинтрифосфата. АТФ — аккумулятор энергии (рис. 99).

Строение молекул АТФ таково, что связи, образующиеся между фосфатными группами, несут огромное количество энергии, поэтому они называются *макроэргическими*. Термин “макроэргические связи” впервые ввел ученый Ф. Липман и предложил использовать значок (~) для их обозначения.

По химической природе АТФ относится к нуклеотидам. В ней, как в каждом нуклеотиде, содержатся остатки азотистого основания —

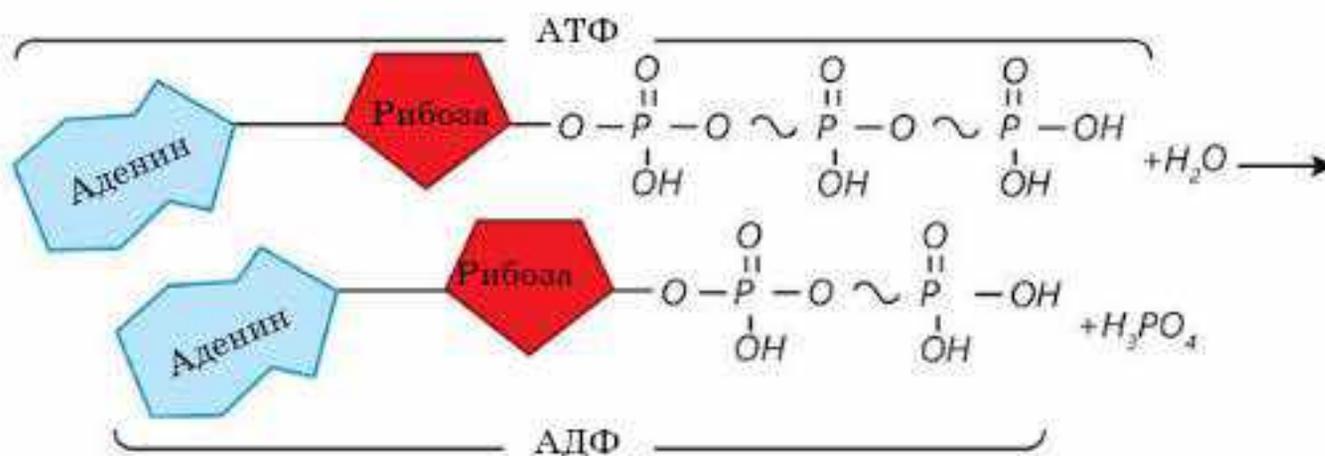


Рис. 99. Структура АТФ

аденина, углевода — рибозы и фосфорной кислоты. Отличие АТФ от обычных нуклеотидов заключается в том, что вместо одного остатка фосфорной кислоты в ней содержатся три остатка.

Именно между фосфорными остатками заключены макроэргические связи, после разрыва которых высвобождается энергия.

Молекулярная структура АТФ нестабильна. Под влиянием специфических ферментов она подвергается гидролизу, т. е. присоединяет молекулу воды и расщепляется:



При отщеплении концевого остатка фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфат), при отщеплении второго остатка — в АМФ (аденозинмонофосфат).

Максимальная полезная работа, которую можно совершить, если при постоянном давлении и температуре обратимо провести гидролиз, составляет около 30,6 кДж/моль. При образовании АТФ из АДФ и фосфата эта же энергия поглощается. АТФ запасает ее и в этом смысле является аккумулятором энергии. АТФ может образовываться лишь в таких реакциях, при которых выход энергии составляет более 30,6 кДж/моль. Это реакции окисления органических соединений. Вся высвобождающаяся энергия больше 30,6 кДж/моль, так же, как и энергия от реакций, дающих меньше 30,6 кДж/моль, не может быть запасена в АТФ и рассеивается в виде тепла.

АТФ — универсальный источник энергии для клетки. Она мобильна и может доставлять химическую энергию в любую часть клетки. Когда клетка нуждается в энергии, единственное, что требуется для ее получения — это гидролиз АТФ.

АТФ доставляет энергию для движения клеток, синтеза различных органических веществ, всасывания веществ в клетку и выведения их из нее. Эта энергия согревает наше тело, обеспечивает непрерывное биение сердца, создает биоэлектрические импульсы в нервных клетках, которые несут впечатления внешнего мира в наш мозг и приводят в действие мышцы и другие органы.

Запас АТФ в клетке невелик. Например, в мышце его запаса хватает на 20—30 сокращений, но мышца может работать часами и производить тысячи сокращений. Вот почему наряду с расщеплением АТФ осуществляется непрерывный ее синтез. Так АТФ совершает круговорот, разрывая и образуя фосфатные связи — макроэргические связи.



Проверьте свои знания:



1. Какова роль АТФ в клетке?
2. Какова химическая структура АТФ?
3. В чем выражается нестабильность молекулы АТФ?
4. Где сосредоточены макроэргические связи в молекуле АТФ?



1. При каких химических реакциях образуется молекула АТФ?
2. Приведите примеры использования АТФ разными клетками как источника энергии.



1. Проанализируйте структуры трех нуклеотидов – ДНК, РНК, АТФ. Найдите между ними сходство и различие.
2. По какой причине АТФ считается источником энергии?



1. Роль АТФ можно сравнить с ролью аккумулятора. Объясните, в чем заключается это сходство.
2. На что тратится энергия при полном покое?
3. О чем свидетельствует присутствие большого количества АДФ?



Порассуждайте, возможно ли в молекуле АТФ гидролитическое расщепление двух макроэргических связей одновременно? Почему? Ответ поясните.

§ 41. СИНТЕЗ АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНОЙ КИСЛОТЫ. ЭТАП АНАЭРОБНОГО РАСПАДА ГЛЮКОЗЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите синтез аденозинтрифосфорной кислоты;
- научитесь сравнивать синтез аденозинтрифосфорной кислоты в аэробном и анаэробном дыхании.

Знаете ли вы?

- Какие изменения претерпевает глюкоза в ходе аэробного дыхания?

Запасы АТФ в организме вовсе не так велики, чтобы ими можно было, например, поддерживать темп физической работы в течение длительного времени. Настоящим аккумулятором энергии в организме являются запасы жира и гликогена, который накапливается главным образом в печени. Для быстрого и регулируемого расхода этого топливного резерва необходимо участие АТФ. АТФ отдает энергию, распадается на АДФ

и Ф, снова синтезируется за счет энергии окисления жира или углевода и вновь отдает энергию.

Использование АТФ как источника энергии возможно только при условии непрерывного синтеза АТФ из АДФ за счет энергии окисления органических соединений. Цикл АТФ — АДФ — основной механизм обмена энергией в биологических системах, а митохондрия “энергетическая станция”, которая обеспечивает непрерывный синтез АТФ.

Синтез АТФ в небольших размерах происходит в цитоплазме, но главным образом в митохондриях, поэтому они и получили название “электростанций” клетки.

В клетках человека, многих животных и некоторых микроорганизмов поставщиком энергии для синтеза АТФ является глюкоза. Расщепление глюкозы в клетке, в результате которого происходит синтез АТФ, осуществляется в два этапа. Первый этап называют *анаэробным расщеплением*, второй этап — *аэробным*.

Если окисление глюкозы происходит при участии кислорода, то такой процесс называют *аэробным распадом*. Более половины энергии, освобождаемой при полном окислении молекулы глюкозы, преобразуется в энергию молекул АТФ. Остальная энергия рассеивается в виде тепла. Следовательно, коэффициент полезного действия (КПД) энергетических систем клетки превышает 50%. Это значительно превышает КПД не только паровых машин (12—15%), но даже двигателей внутреннего сгорания (35%).

Когда человеку приходится физически интенсивно работать, он испытывает одышку — признак нехватки кислорода. При этом энергетические системы клетки переходят на бескислородный режим работы (анаэробный).

Бескислородный (анаэробный гликолиз) распад глюкозы представляет собой сложный многоступенчатый процесс из десяти последовательных реакций. Каждая реакция катализируется специальным ферментом. В результате одна молекула глюкозы расщепляется на две молекулы пировиноградной кислоты. Во время этого процесса происходит дегидрогенирование (окисление) глюкозы, акцептором водорода служит НАД (никотинамидадениндинуклеотид). При этом суммарно образуются две молекулы АТФ и восстановленная форма переносчика водорода НАД · Н₂ (рис. 100).

Эти реакции протекают в цитоплазме, и для них не требуется присутствие кислорода. Путь, ведущий от глюкозы к пировиноградной

Ключевые понятия:

- анаэробное дыхание
- аэробное дыхание
- АТФ
- пировиноградная кислота
- фруктоза 1,6-бисфосфат
- молочная кислота
- НАД · Н₂
- спиртовое и молочнокислое брожение

Крахмал (полисахарид растений)

Гликоген (полисахарид животных)

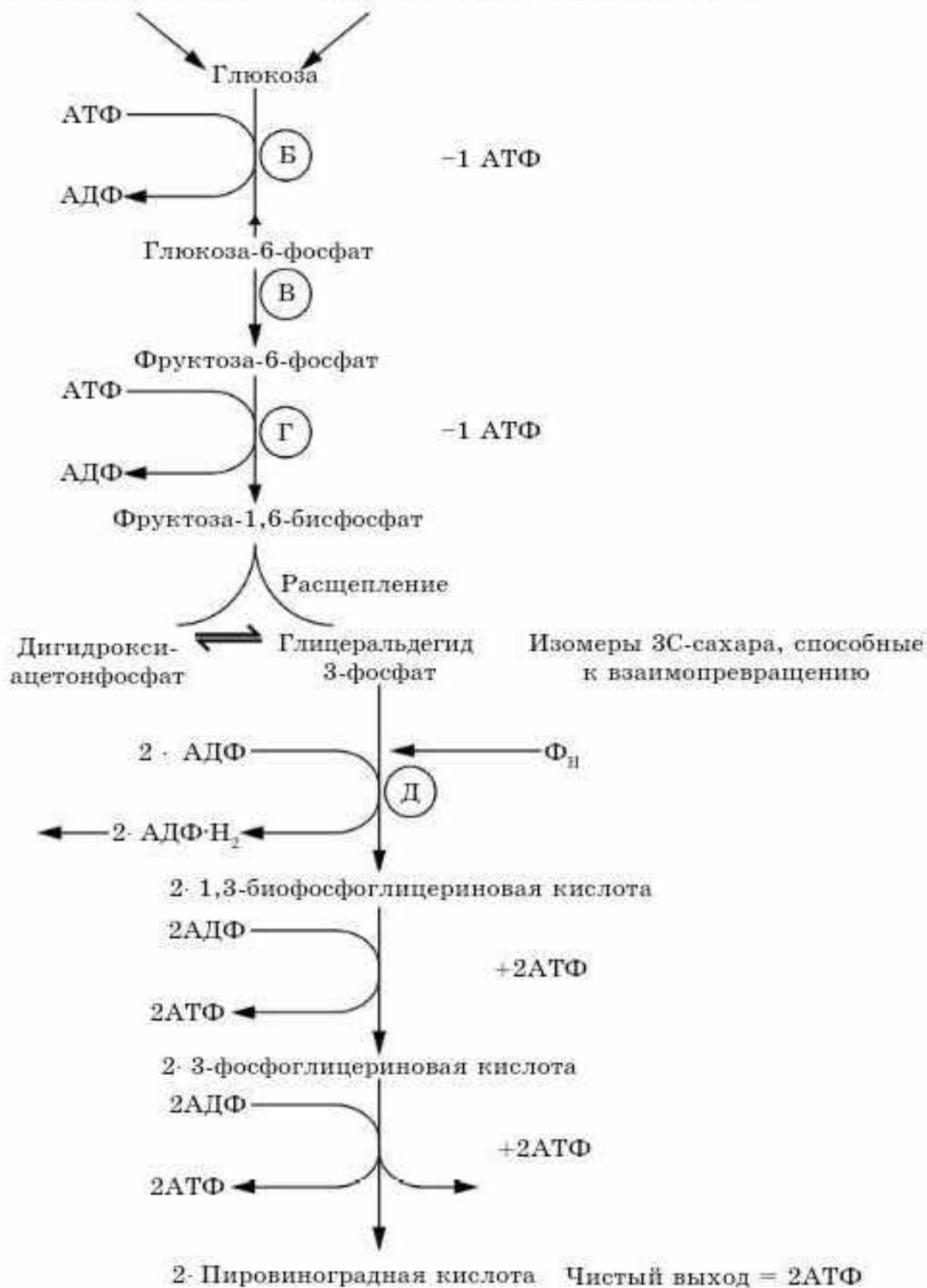
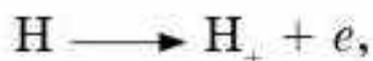


Рис. 100. Отдельные этапы анаэробного распада глюкозы

кислоте, состоит из множества этапов. Существенны два этапа: на первом из них происходит превращение глюкозы в фруктозу 1,6-бисфосфат, а на втором — расщепление его на два трехуглеродных сахара (молочная кислота), которые позже превращаются в пировиноградную кислоту (ПВК).

На первом этапе две молекулы АТФ потребляются в реакциях фосфорилирования, а на втором — четыре молекулы АТФ образуются, поэтому чистый выход АТФ при анаэробном этапе равен двум молекулам.

Когда акцептируется пара атомов водорода, один из атомов диссоциирует на протон и электрон:

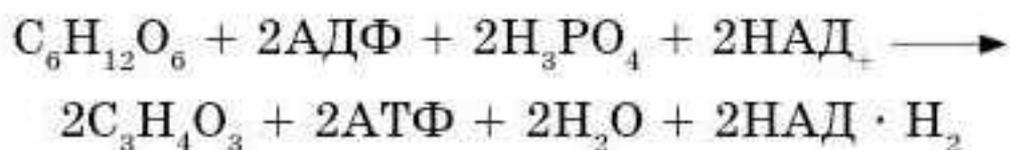


а второй присоединяется к НАД целиком:

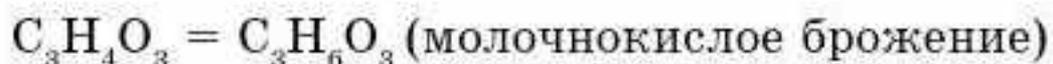


ПВК, являющаяся конечным продуктом анаэробного распада глюкозы, в зависимости от условий ведет себя по-разному. В процессе аэробного дыхания она может превратиться в оксид углерода (IV) и воду, а в условиях анаэробного дыхания переходит в молочную кислоту.

Суммарное уравнение анаэробного распада глюкозы:



В мышцах человека и животных 2 ПВК восстанавливаются в молочную кислоту:



Этим же продуктом заканчивается анаэробный этап распада глюкозы у молочнокислых бактерий и грибов, применяемый для приготовления кислого молока, простокваши, кефира, а также при силосовании кормов в животноводстве. Процесс превращения ПВК в клетках микроорганизмов и растений в устойчивые конечные продукты называют *брожением*. Так, дрожжевые грибки расщепляют ПВК на этиловый спирт и углекислый газ. Этот процесс, называемый *спиртовым брожением*, используют для приготовления кваса. Брожение других микроорганизмов завершается образованием ацетона, уксусной кислоты.

Общее количество энергии, высвобождаемой из глюкозы при ее превращении в молочную кислоту, составляет 150 кДж/моль. В 2 молях АТФ заключено:

$$2 \cdot 30,6 = 61,2 \text{ кДж.}$$

Значит, эффективность превращения энергии при молочнокислом брожении составляет:

$$61,2 : 150 = 40,8\%.$$

Запас энергии, который сохраняется в молочной кислоте, еще очень велик. Следовательно, клетка, превратившая глюкозу в молочную кислоту, извлекает сравнительно немного энергии из того “капитала”, который представляет собой глюкоза. Полное окисление двух молей молочной кислоты до CO_2 и H_2O освобождает 2730 кДж/моль.

Полное окисление глюкозы дает 2921 кДж/моль.

Следовательно, клеткой, превращающей глюкозу в молочную кислоту извлекается лишь 5% всей энергии. При анаэробном этапе значительная часть энергии остается “запертой”.

Анаэробный распад глюкозы интересен тем, что он составляет основу, с одной стороны, процессов брожения (у дрожжей, растений — спиртовое), с другой — химического превращения глюкозы в мышцах (молочнокислородное брожение).

Хотя анаэробный этап распада глюкозы с первого взгляда невыгоден, однако он имеет очень важное значение: позволяет клетке и организму выжить при очень больших затратах энергии, в условиях острого дефицита кислорода. Некоторые организмы — бактерии, низшие позвоночные, живущие в морском иле, в глубоких слоях почвы, получают энергию только за счет анаэробного дыхания.



Проверьте свои знания:



1. Что является поставщиком энергии для синтеза АТФ?
2. Какой этап распада глюкозы называется анаэробным, какой – аэробным?
3. Из чего складывается процесс анаэробного распада глюкозы?



4. Что является конечным продуктом анаэробного распада глюкозы?



1. Определите по рисунку 100, как называется процесс, происходящий на этапах Б и Г. Как называется реакция, обозначенная на рисунке буквой Д?
2. Объясните, почему ведущая роль в процессах превращения энергии в организмах принадлежит углеводам, хотя при расщеплении жиров энергии выделяется вдвое больше?



1. Проанализируйте, почему при беге на дистанцию 100 м вам стало жарко и участилось дыхание, но не сразу, а лишь после 50 м пробега?
2. Почему считается, что анаэробное дыхание в сравнении с аэробным – процесс малоэффективный?



Порассуждайте, каково биологическое значение “ступенчатого”, постепенного биологического окисления органических соединений в клетке и наличие неповрежденных мембран митохондрий.



Медведи, барсуки и другие животные, впадая в спячку, запасают жиры. Любопытно, что часть запасаемого ими жира имеет бурый цвет. Такие жировые клетки содержат множество митохондрий необычного строения: их внутренние мембраны пронизаны порами, ионы водорода свободно проходят через них. Выскажите свои предположения: возможен ли синтез АТФ в клетках бурого жира? Во что преобразуется в них энергия дыхания?

§ 42. СИНТЕЗ АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНОЙ КИСЛОТЫ: АЭРОБНЫЙ ЭТАП РАСПАДА ГЛЮКОЗЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите синтез аденозинтрифосфорной кислоты;
- научитесь сравнивать синтез аденозинтрифосфорной кислоты в аэробном и анаэробном дыхании.

Знаете ли вы?

- В результате каких процессов в организме восполняются запасы АТФ? Какова энергетическая эффективность этих процессов?

Если в клетку поступает кислород, то анаэробный этап распада глюкозы переходит в аэробный. В этом случае пировиноградная кислота не восстанавливается до молочной кислоты, а переносится в митохондрии, где окисляется до производного уксусной кислоты. При этом одна молекула НАД^+ восстанавливается до НАД(Н) , а один атом углерода окисляется до углекислого газа, т. е. происходит окислительное декарбоксилирование ПВК с одновременным окислением путем дегидрирования. Таким образом, из трехуглеродной молекулы ПВК — $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ образуется двухуглеродная молекула активированной уксусной кислоты. Во время этих реакций ПВК соединяются с веществом, которое называют *коферментом А-КоА*, в результате чего образуется ацетилкофермент ацетил-КоА.

Ключевые понятия:

- аэробный этап
- ацетил-КоА
- цикл Кребса
- НАД(Н)
- АТФ-синтетаза

Ацетил-КоА, вступая в цикл Кребса, соединяется с органической кислотой (рис. 101), которая служит своего рода переносчиком остатка уксусной кислоты. При этом образуется соединение 1, в составе которого начинается окисление остатка уксусной кислоты. Перемещаясь по ферментативному конвейеру цикла Кребса, остаток уксусной кислоты постепенно окисляется. При этом образуются две молекулы CO_2 и в результате восстановления НАД^+ — четыре молекулы НАД(Н) , в которых запасена энергия высокоэнергетических электронов остатка уксусной кислоты. В конце цикла вещество 8 снова способно вступить в реакцию с новой молекулой ацетил-КоА, и цикл повторяется. На каждую окисленную молекулу ацетил-КоА образуются одна молекула АТФ, четыре пары атомов водорода и две молекулы CO_2 .

В процессе окисления образуются сложные молекулярные соединения с присоединенными к ним атомами водорода. Молекулы-переносчики (П1, П2, П3, П4) подхватывают и перемещают электроны этих атомов по длинной цепи ферментов от одного к другому (дыхательная



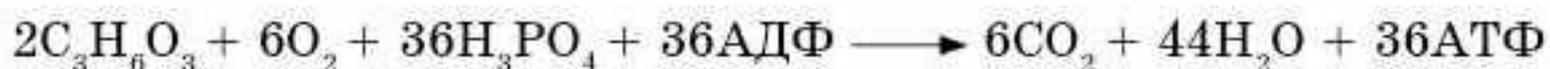
Рис. 101. Цикл Кребса (в упрощенном виде). Начинайте рассмотрение схемы со слова “начало” и проследите поочередно за всеми изменениями, двигаясь по часовой стрелке

цепь). На каждом шаге электроны вступают в окислительно-восстановительные реакции и отдают свою энергию, которая идет на перемещение протонов на внешнюю сторону внутренней мембраны митохондрии. В результате оставшиеся протоны и перемещенные электроны оказываются на разных сторонах внутренней мембраны. Создается разность потенциалов.

Фермент, синтезирующий АТФ (АТФ-синтетаза), встроен во внутреннюю мембрану по всей ее толщине и представляет собой ферментативный канал. При накоплении на мембране разности потенциалов в 200 мВ ионы водорода начинают протискиваться через этот канал. При этом происходит синтез АТФ из АДФ с участием фосфорной кислоты.

Основное условие нормального течения кислородного процесса — это неповрежденные митохондриальные мембраны.

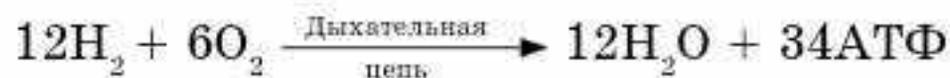
В химических реакциях аэробного распада глюкозы освобождается большое количество энергии — 2600 кДж/моль. Существенная ее часть (55%) запасается в высокоэнергетических связях молекул АТФ, остальные 45% рассеиваются в виде тепла. Итоговое уравнение аэробного распада глюкозы выглядит так:



За счет окисления одной молекулы глюкозы образуется в сумме 38 молекул АТФ.

Таким образом, аэробный этап распада глюкозы состоит из двух основных частей — цикла Кребса и дыхательной цепи и протекает на внутренней мембране митохондрий. Конечный результат сложных реакций — энергия, скрытая в органических веществах, переходит в энергию макроэргических связей АТФ.

Суммарные реакции аэробного распада глюкозы:



Таким образом, кислородное расщепление играет основную роль в аккумуляции энергии (38 АТФ).

При интенсивной физической работе клетки организма не успевают насытиться кислородом, и расщепление глюкозы ограничивается анаэробным этапом. В результате быстро накапливается молочная кислота — токсичное вещество для нервных и мышечных клеток (мышечные боли после тяжелой физической работы). Появление молочной кислоты возбуждает дыхательный центр и заставляет нас усиленно дышать. насыщение клеток кислородом позволяет организму возобновить процесс кислородного расщепления, обеспечивающий необходимое количество энергии в виде молекул АТФ, и наступает “второе дыхание”.

Например, гепардам после интенсивного бега требуется продолжительный отдых, порой они оказываются даже не в состоянии защитить свою добычу от менее сильных хищников.



Проверьте свои знания:



1. Где протекает аэробный этап распада глюкозы?
2. К чему приводит окисление ПВК?
3. Что является самым важным результатом процессов, происходящих в цикле Кребса?



4. Что представляет собой дыхательная цепь?
5. Какова роль канала АТФ-синтетазы при аэробном этапе распада глюкозы?



1. Объясните, почему аэробный этап распада глюкозы более эффективен и выгоден в сравнении с анаэробным?
2. На основе закона Авогадро и знаний о молярном объеме газов определите, сколько литров кислорода (при н. у.) потребуется в организме человека для полного расщепления 250 г глюкозы и сколько литров углекислого газа при этом выделится?
3. Сколько молекул глюкозы подверглось полному расщеплению, если при этом образовалось 684 молекулы АТФ?



Проанализируйте энергетический эффект двух этапов распада глюкозы. Для этого заполните таблицу сравнения:

	Параметры сравнения	Анаэробный этап	Аэробный этап
1	Локализация в клетке		
2	Скорость протекания		
3	Формы энергии		
4	Конечные продукты		
5	Количество АТФ		
6	Условия протекания		
7	КПД процесса		



1. Почему при выполнении физической работы нам жарко?
2. Известно, что многие заболевания сопровождаются лихорадкой, т. е. повышением температуры тела. Почему при лихорадке учащается дыхание?



При полном расщеплении 1 молекулы глюкозы в мышцах в процессе дыхания образуется примерно 25 молекул АТФ. Сравните эту величину с количеством молекул АТФ, образующихся при гликолизе. Какой процент энергии теряет в этом случае мышца? При каких условиях процесс гликолиза все же идет в мышцах? Насколько это выгодно организму?

§ 43. ВИДЫ МЕТАБОЛИЗМА

Сегодня на уроке вы:

- изучите виды метаболизма;
- научитесь называть виды метаболизма.

Знаете ли вы?

- Что такое метаболизм? Из каких этапов он складывается?

Ключевые понятия:

- метаболизм
- анаболизм
- катаболизм
- АТФ
- пластический обмен
- энергетический обмен
- гомеостаз

Живые организмы находятся в постоянной и неразрывной связи с окружающей средой. Эта связь осуществляется в процессе обмена веществ и энергии — *метаболизма*.

Обмен веществ включает в себя три этапа:

— поступление веществ в организм;

— метаболизм;

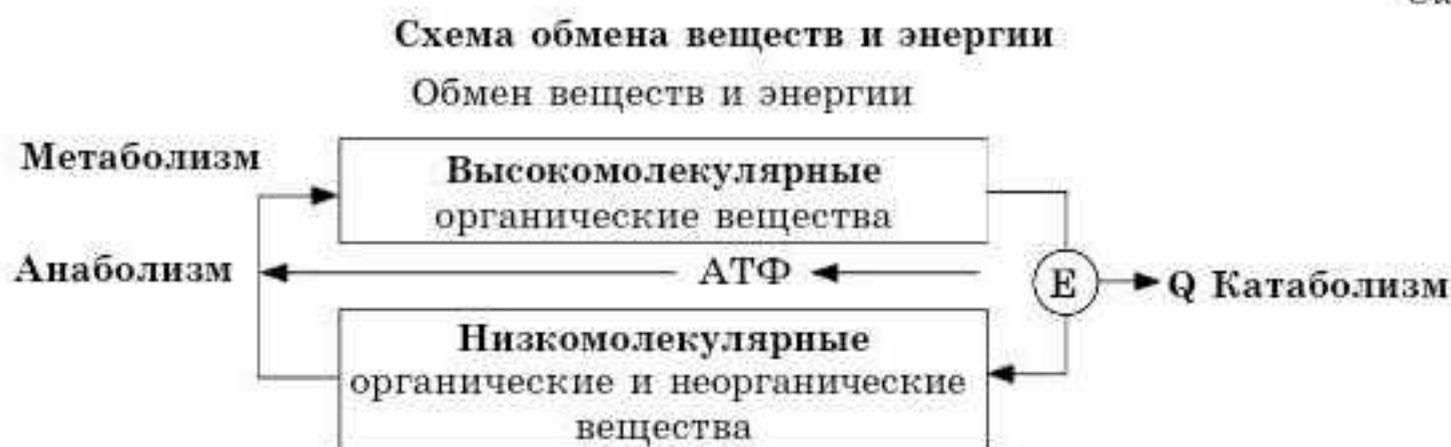
— выделение конечных продуктов из

организма.

Одни соединения, выполнив свою функцию, становятся ненужными, в других возникает насущная потребность. В различных процессах метаболизма из простых веществ при участии ферментов синтезируются высокомолекулярные соединения. В свою очередь, сложные молекулы расщепляются на более простые, т. е. под метаболизмом понимают по-

стоянно происходящий в клетках живых организмов обмен веществ и энергии (схема 3).

Схема 3



Выделяют две составные части метаболизма — катаболизм и анаболизм. Реакции биологического синтеза называются *анаболическими* (греч. *anabole* — “подъем”), а их совокупность в клетке — *анаболизмом*, или пластическим обменом (греч. *plastos* — “вылепленный”, “созданный”).

В клетке протекает огромное количество процессов синтеза: липидов в эндоплазматической сети, белков на рибосомах, полисахаридов в комплексе Гольджи, эукариот и в цитоплазме — прокариот, углеводов в пластидах растений. Структура синтезируемых макромолекул обладает видовой и индивидуальной специфичностью. Набор характерных для клетки веществ соответствует последовательности нуклеотидов ДНК, составляющих генотип. Для обеспечения реакций синтеза клетке требуются существенные затраты энергии, получаемой при расщеплении веществ.

Совокупность реакций расщепления сложных молекул на более простые носит название *катаболизма* (греч. *katabole* — “разрушение”), или энергетического обмена. Примерами таких реакций является расщепление липидов, полисахаридов, белков и нуклеиновых кислот в лизосомах, простых углеводов и жирных кислот — в митохондриях. В процессе катаболизма высвобождается энергия. Существенная ее часть запасается в виде высокоэнергетических химических связей АТФ. Запасы АТФ позволяют организму быстро и эффективно обеспечивать различные процессы жизнедеятельности.

Таким образом, метаболизм выполняет две функции. Первая функция — обеспечение клетки строительным материалом. Из веществ, поступающих в клетку, — аминокислот, глюкозы, органических кислот, нуклеотидов — непрерывно происходит синтез белков, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот. Из них формируются тело клетки, ее мембраны, органоиды. Реакции синтеза особенно активно идут в молодых, растущих клетках.

Вторая функция метаболизма — обеспечение клетки энергией. Любое проявление жизнедеятельности — движение, синтез веществ, генерация тепла — нуждается в затрате энергии. Для энергообеспечения клетки используется энергия химических реакций, которая освобождается

в результате расщепления поступающих веществ. Эта энергия преобразуется в другие виды энергии.

Обмен веществ между организмом и окружающей средой — необходимое условие существования живых организмов, один из признаков жизни. Из внешней среды организм получает кислород, органические вещества, минеральные соли, воду. Во внешнюю среду отдает конечные продукты распада: углекислый газ, излишки воды, минеральных солей, мочевины и другие вещества. В течение жизни почти все клетки нашего организма сменяются несколько раз. За год кровь полностью обновляется три раза, за сутки меняются 450 млрд эритроцитов, до 30 млрд лейкоцитов, $1/75$ всех костных клеток, до 50% эпителиальных клеток желудка и кишечника.

Пластический и энергетический обмены неразрывно взаимосвязаны. Процессы расщепления осуществляют энергетическое обеспечение процессов синтеза, а также поставляют необходимые для синтеза строительные вещества. Правильный обмен веществ поддерживает постоянство химического состава биологических систем, их внутренней среды. Способность организмов сохранять внутренние параметры неизменными носит название *гомеостаза*.

Через пластический и энергетический обмены осуществляется связь клетки с внешней средой. Эти процессы являются основным условием поддержания жизни клетки, источником ее роста, развития и функционирования.



Проверьте свои знания:



1. Дайте определение понятию *метаболизм*.
2. Что понимают под анаболизмом? Почему его называют пластическим обменом?



3. Что называется катаболизмом?
4. Определите функции метаболизма.



1. Объясните взаимосвязь и взаимозависимость двух составных частей метаболизма: анаболизма и катаболизма.
2. На чем основан гомеостаз?



- Проанализируйте сущность двух сторон метаболизма и заполните в тетради сравнительную таблицу:

№	Признаки сравнения	Пластический обмен	Энергетический обмен
1	Какие типы биохимических реакций протекают?		
2	Что происходит с собственными органическими веществами клетки?		
3	Какие энергетические превращения происходят?		
4	Каково их биологическое значение?		



Объясните, какому закону подчиняется процесс превращения энергии, и проследите путь превращения одного вида энергии в другой.



Оцените значение метаболизма в клетке как одного из основных свойств живых систем.

§ 44. ЭТАПЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА

Сегодня на уроке вы:

- изучите этапы энергетического обмена;
- научитесь описывать этапы энергетического обмена.

Знаете ли вы?

- Из каких этапов состоит энергетический обмен, где они протекают? Какова энергетическая ценность каждого этапа?

Энергетическим обменом, или *диссимиляцией*, или *катаболизмом*, называется совокупность реакций ферментативного расщепления органических соединений с образованием соединений, богатых энергией.

Процессы катаболизма в клетках сопровождаются потреблением кислорода, который необходим для реакций окисления. В результате этих реакций происходит освобождение энергии, которая необходима организмам в процессах жизнедеятельности для осуществления различных видов работы. Это и есть биологическое окисление.

Почему при окислении органических веществ высвобождается энергия? Часть электронов в составе молекул органических соединений находится на высоких энергетических уровнях. При перемещении электронов с орбит высокой энергии на низкие энергетические уровни атомов или молекул высвобождается энергия.

В клетке органические соединения выступают в роли доноров электронов — отдают высокоэнергетические электроны (окисление). Акцепторами электронов с низкими энергетическими уровнями, способными захватывать электроны, являются кислород и НАДФ⁺ и НАД⁺ (никотинамидадениннуклеотид). Присоединяя электроны, они восстанавливаются до НАДФ(Н) и НАД(Н).

Переносчиками электронов являются специальные ферменты, а “аккумуляторами” энергии — АТФ, НАД(Н), НАДФ(Н). Органические соединения, которые окисляются в клетке и служат исходными источниками энергии, — это жиры и углеводы, поступающие с пищей или запасаемые в клетке впрок.

Ключевые понятия:

- энергетический обмен
- доноры электронов
- акцепторы электронов
- гликолиз
- пировиноградная кислота

Биологическое окисление органических веществ во многом похоже на сжигание топлива в костре. При сжигании дров молекулы целлюлозы в составе древесины окисляются, отдают свои высокоэнергетические электроны кислороду. Энергия бурно выделяется в виде тепла и вспышек света.

Конечные продукты сгорания топлива — пары воды и углекислый газ. Эти вещества тоже образуются при биологическом окислении, но при этом медленно; обжигающего тепла нет, как нет и вспышек света.

Энергетический обмен протекает в три этапа — *подготовительный, бескислородный и кислородный*.

Первый этап осуществляется вне клеток под действием ферментов, секретируемых в полость желудочно-кишечного тракта. На этом этапе крупные молекулы полимеров распадаются на мономеры: белки — на аминокислоты, полисахариды — на простые сахара, жиры — на жирные кислоты и глицерин.

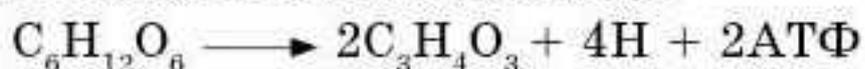
Одним из главных видов биологического “топлива” служат углеводы, а именно глюкоза.

Процесс расщепления глюкозы с помощью ферментов и с выделением энергии называется гликолизом (от греч. *гликос* — “сладкий”, *лизис* — “расщепление”).

Глюкоза не относится к числу особенно активных веществ; реакции, в которые она вступает, при умеренных температурах протекают сравнительно медленно. Под влиянием фермента к молекуле глюкозы присоединяется остаток фосфорной кислоты, несколько повышающий ее реакционную способность.

Молекулы глюкозы активизируются посредством реакции с АТФ. В результате АТФ теряет одну молекулу фосфорной кислоты и превращается в АДФ, а глюкоза, связывая молекулу фосфорной кислоты, переходит в глюкозофосфорную кислоту. В такой форме она более деятельна. Именно с этой формы и начинаются процессы превращения глюкозы.

Дальнейшая переработка может протекать по двум направлениям, в зависимости от того, участвует или не участвует кислород в заключительных стадиях окисления глюкозы. *На втором (бескислородном) этапе* шестиуглеродная молекула глюкозы — $C_6H_{12}O_6$ расщепляется на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты (ПВК) — $C_3H_4O_3$ (рис. 102). При этом происходит лишь частичное окисление глюкозы с потерей четырех атомов водорода.



За счет электронов и протонов водорода восстанавливаются две молекулы $НАД^+$, превращаясь в два $НАД(H)$, а за счет энергии протонов, перенесенных с высоких энергетических уровней глюкозы на более низкий уровень молекул $НАД^+$, происходит образование двух молекул АТФ из АДФ и фосфорной кислоты (рис. 102).

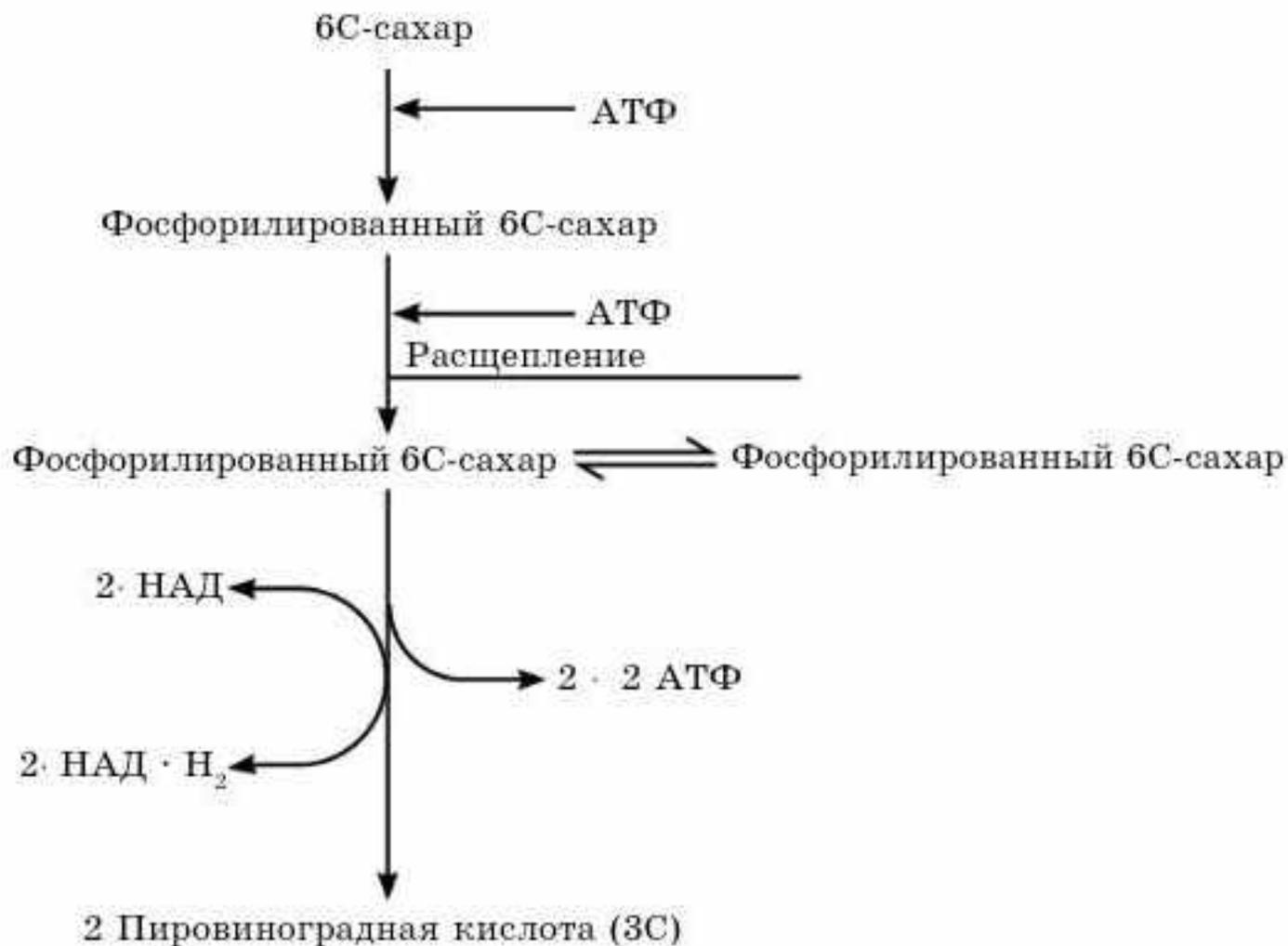
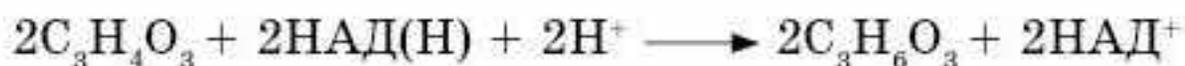
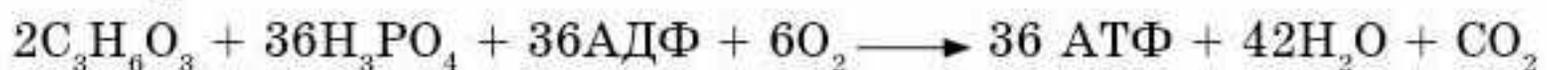


Рис. 102. Схема гликолиза

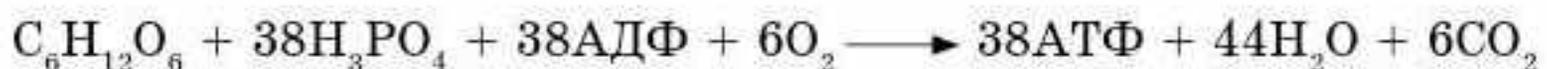
Если кислород в клетке отсутствует или его недостаточно, то две молекулы ПВК восстанавливаются за счет двух НАД(Н) до молочной кислоты.



Если в клетке уже имеется или в нее начинает поступать кислород, то ПВК не превращается в молочную кислоту, а переносится в митохондрии, где подвергается при участии кислорода полному окислению до CO_2 и H_2O . Это *третий этап (кислородного) энергетического обмена*, где полное окисление двух молекул ПВК приводит к образованию 36 молекул АТФ.



В процессе полного расщепления одной молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ.



В одном моле АТФ заключается 40 кДж энергии.

В 38 молях АТФ: $40 \cdot 38 = 1520$ кДж энергии.

Образованная в ходе расщепления органических веществ энергия сохраняется в виде потенциальной энергии (в общей сложности 55%), т. е. преобразуется в энергию химических связей АТФ и расходуется на жизненные процессы клетки. Остальная часть (45%) используется в виде энергии тепла.

**Проверьте свои знания:**

1. Дайте определение понятию *энергетический обмен*.
2. Объясните, почему при окислении органических веществ высвобождается энергия?
3. Определите, какие вещества выступают донорами и акцепторами электронов при энергетическом обмене?
4. Какой процесс называется гликолизом? Из каких этапов он состоит?
5. Каковы результаты процессов, происходящих на первом и втором этапах энергетического обмена?
6. Определите отличие третьего этапа энергетического обмена.



1. Объясните, почему все катаболические процессы, происходящие в клетке, носят название *энергетический обмен*?
2. Сравните этапы энергетического обмена по количеству АТФ, месту протекания.



Проанализируйте содержание задачи: в процессе энергетического обмена произошло расщепление семи молей глюкозы, из которых полному (кислородному) распаду подверглось только два моля.

Попробуйте определить:

- сколько молей молочной кислоты и углекислого газа при этом образовалось;
- сколько молекул АТФ синтезировано;
- сколько молей кислорода пошло на окисление.



Порассуждайте, какие условия необходимы в клетке для обеспечения ее энергией.



1. Порассуждайте, почему организмы, обитающие в бескислородной среде, поглощают большое количество пищи?
2. Обоснуйте выражение, что энергетический обмен есть биологическое окисление органических соединений, и установите черты его сходства и различия с процессом горения.
3. Оцените значение энергетического обмена на конкретных примерах.

§ 45. СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ МИТОХОНДРИЙ И ИХ ФУНКЦИИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите взаимосвязь структуры;
- научитесь устанавливать взаимосвязь структуры митохондрий и процессов клеточного дыхания.

Знаете ли вы?

- Из каких структурных компонентов состоит митохондрия? Какая ее структура определяет ее функцию? Почему митохондрия называется полуавтономной органеллой?

Митохондрия (от греч. *митос* — “нить” и *хондрос* — “зернышко”, “гранула”) — двумембранный органоид длиной в 1,5—10 мкм, шириной 0,25—1,00 мкм. Характерна для всех эукариотических клеток. Обычно

в клетке содержится около 2000 митохондрий, общий объем которых составляет до 25% от общего объема клетки. Различные типы клеток отличаются друг от друга по количеству и форме митохондрий. Это зависит от их функционального состояния.

Митохондрии — изменчивые и пластичные органоиды. Впервые они были обнаружены Р. А. Келликером в 1850 г. в мышцах насекомых, и он дал им название *саркосома*. В 1894 г. Р. Альтман вводит название *биопласт*, а название *митохондрия* появилось в 1847 г. благодаря К. Бенде.

По одной из гипотез некогда митохондрии были свободно живущими прокариотическими организмами, наподобие бактерий. Эти прокариоты, случайно проникнув в ядросодержащую клетку, вступили во взаимовыгодный симбиоз. По-видимому, условия внутри клетки оказались для прокариот благоприятными. В процессе развития симбиотических отношений прокариоты передали сформировавшемуся ядру эукариот множество генов, резко повысив “производительность” клетки в смысле синтеза АТФ. Прокариоты придали ей способность к аэробному дыханию, а сами превратились в органеллы, поэтому митохондрии не являются самостоятельными организмами. Многие ферменты и белки, необходимые для их функционирования, кодируются ядерными хромосомами, синтезируются в цитоплазме клетки, и уже потом транспортируются в органеллы.

Каждая митохондрия окружена оболочкой, состоящей из двух мембран. Наружную мембрану отделяет от внутренней небольшое пространство — *межмембранное пространство* толщиной 10—20 нм (рис. 103).

Ключевые понятия:

- митохондрия
- наружная и внутренняя мембраны
- кристы
- АТФ-синтетаза
- матрикс
- АТФ
- силовые станции

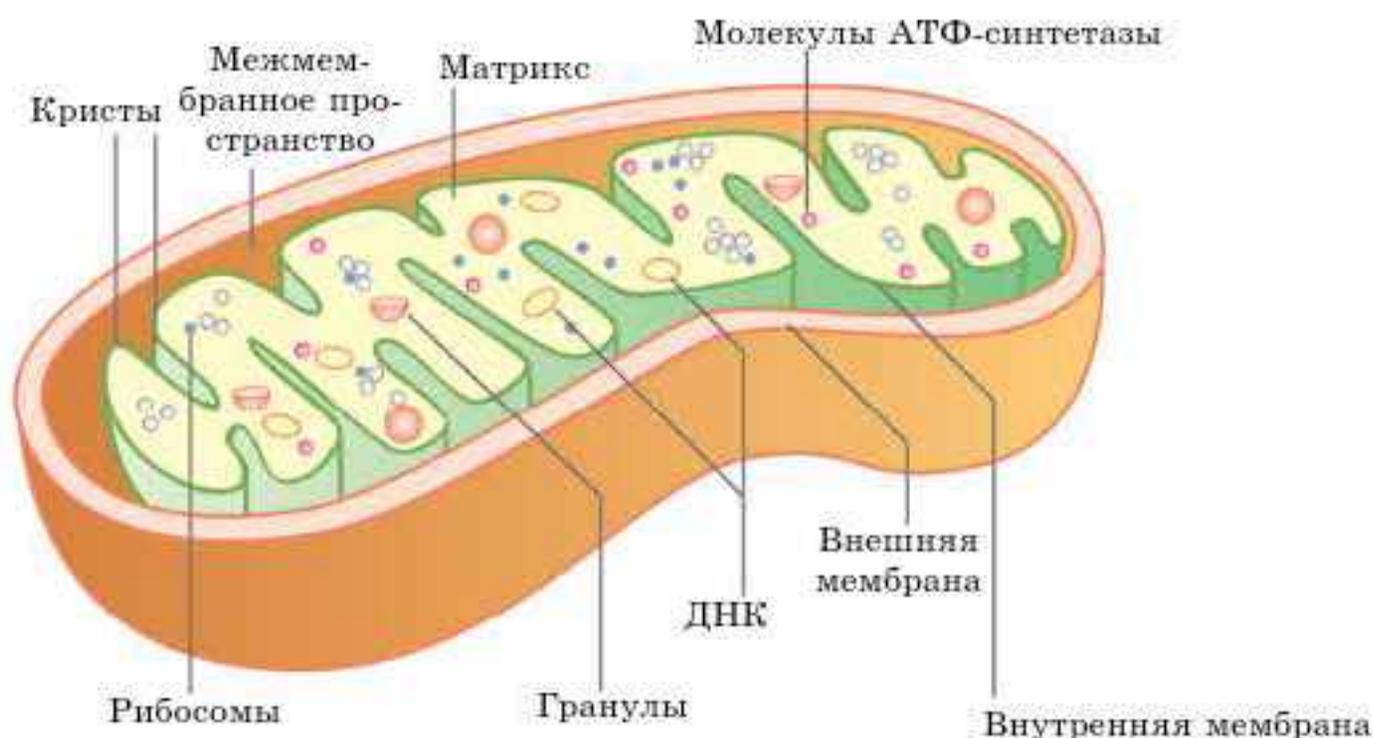


Рис. 103. Схема строения митохондрии

Наружная мембрана толщиной около 7 нм состоит из липидов с вкраплениями белков, не образует выпячиваний и складок и замкнута сама на себя. Основная ее функция — отграничение от цитоплазмы. Особую роль играет *порин* — каналообразующий белок, который формирует в наружной мембране отверстия диаметром 2—3 нм для проникновения небольших молекул и ионов. Для наружной мембраны характерно присутствие ферментов, например, монооксигеназы, фосфолипазы. Наружная мембрана может взаимодействовать с мембраной ЭПС. Это имеет значение в транспортировке липидов и ионов кальция.

Внутренняя мембрана образует многочисленные гребневидные складки, так называемые кристы, которые существенно увеличивают поверхность внутренней мембраны, обеспечивая место для размещения компонентов дыхательной цепи — транспортных белков, ферментов, АТФ-синтетазных комплексов.

Внутренняя мембрана, в отличие от внешней, не имеет специальных отверстий для транспорта молекул и ионов. На стороне, обращенной к матриксу, располагаются особые молекулы фермента АТФ-синтетазы. Фермент состоит из головки, ножки и основания (рис. 104).

Головки частиц ответственны за синтез АТФ. Это АТФ-синтетаза, обеспечивающая сопряжение фосфорилирования АДФ с реакциями дыхательной цепи. В основании частиц, заполняя всю толщу мембраны,

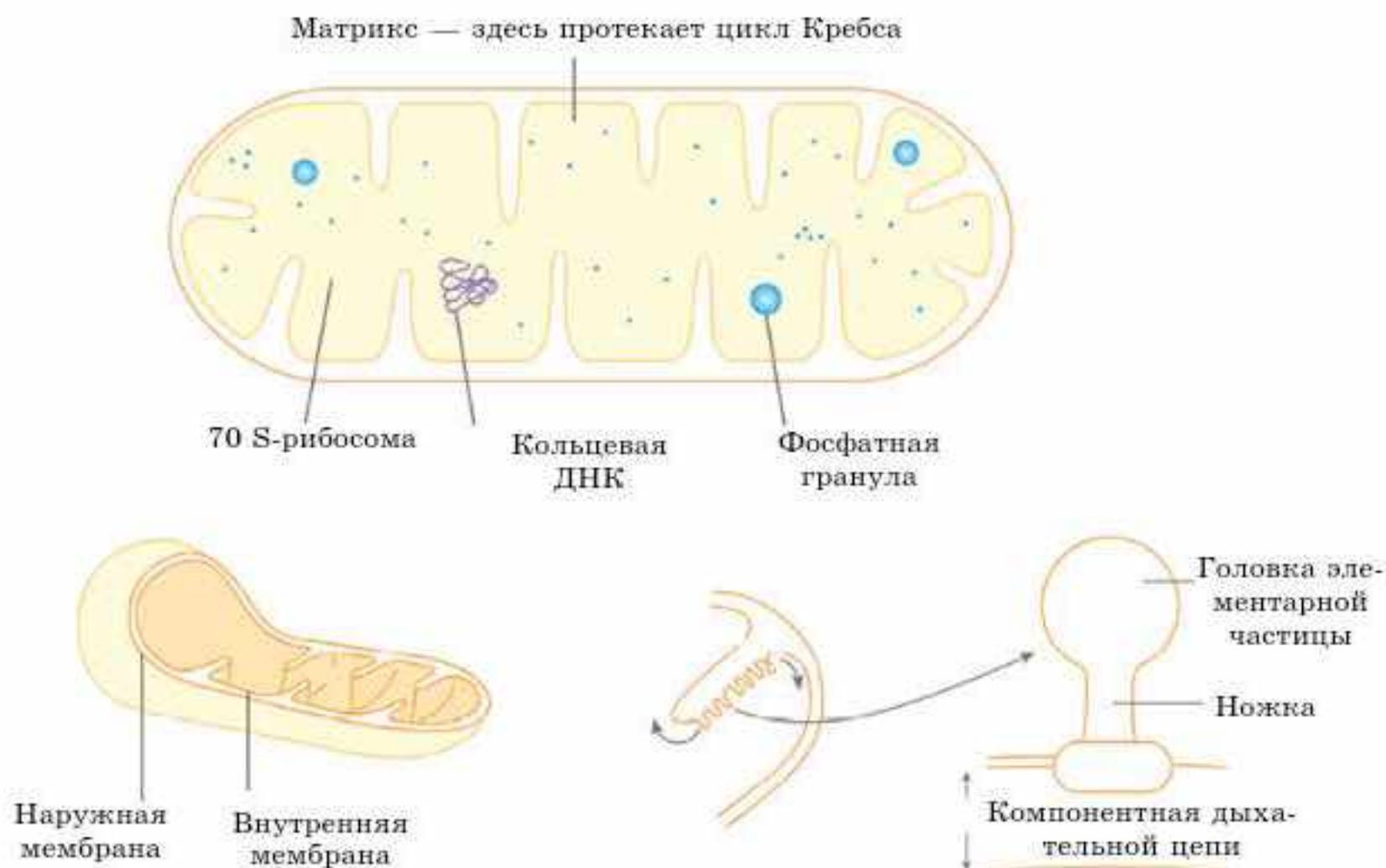


Рис. 104. Строение мембраны

располагаются компоненты самой дыхательной цепи. При прохождении через них протонов происходит синтез АТФ.

Наружная и внутренняя мембраны органоида в некоторых местах соприкасаются. Здесь находится специальный белок-рецептор, способствующий транспорту митохондриальных белков в матрикс митохондрии.

Матрикс — ограниченное внутренней мембраной пространство, где находятся ферментные системы цикла Кребса, митохондриальная ДНК, РНК, 55—70 S-рибосомы.

Одной из основных функций митохондрий является синтез АТФ — универсальной формы химической энергии в любой живой клетке. Данная молекула может образовываться в результате гликолиза и в процессе мембранного фосфорилирования на кристах митохондрий. Это приводит к образованию макроэргической связи в молекуле АТФ, поэтому митохондрии называют *силовыми станциями* клетки. За счет окислительной деградации питательных веществ в них синтезируется большая часть необходимого клетке АТФ. Это и органоид дыхания клетки.



Проверьте свои знания:



1. Почему в разных клетках различны число и форма митохондрий?
2. Сравните наружную и внутреннюю мембраны митохондрий по особенностям строения.
3. Объясните, что представляют собой кристы и какова их роль.
4. Опишите функции митохондрий.



1. В клетках различных органов крысы суммарный объем митохондрий по отношению к общему объему клетки составляет:
в печени — 18,4%;
в поджелудочной железе — 7,9%;
в сердце — 35,8%.
Объясните причину такой разницы в содержании митохондрий в клетках.
2. Объясните выражение "митохондрии – органоиды, осуществляющие полуавтономный синтез белков".



1. Проанализируйте и объясните биологический смысл образования большого количества складок на внутренней мембране митохондрий.
2. Объясните, почему митохондрии являются полуавтономными генетическими системами.



Проследите, используя дополнительную литературу, эволюционный путь митохондрий и обсудите собранный материал с одноклассниками.



Обсудите, на основании каких характеристик митохондрии называются энергетическими станциями клетки и полуавтономной системой. Подготовьте электронную презентацию по теме урока.

§ 46. ВЗАИМОСВЯЗЬ СТРУКТУРЫ МИТОХОНДРИЙ И ПРОЦЕССОВ КЛЕТОЧНОГО ДЫХАНИЯ

Сегодня на уроке вы:

- изучите митохондрии и процессы клеточного дыхания;
- научитесь устанавливать взаимосвязь структуры митохондрий и процессов клеточного дыхания.

Знаете ли вы?

- Как взаимосвязаны строение митохондрий и процессы клеточного дыхания? Что такое клеточное дыхание?

Ключевые понятия:

- наружная и внутренняя мембраны
- кристы
- цитохромы
- дегидрогеназы
- клеточное дыхание
- дыхательная цепь
- АТФ-синтетаза

Митохондрия — одна из самых замечательных мембранных структур, где происходит синтез АТФ.

Во время митоза митохондрии собираются около мембраны ядра, в стадии метафазы они окружают хромосомы, после деления перемещаются к центру клетки. Вся митохондрия в целом является подвижной частицей. В клетках печени она “плавает”, но в клетках мышц (скелетных) держится в определенных

областях — около источников “метаболического топлива” или по соседству от структур, нуждающихся в АТФ. Так, в эпителиальных клетках митохондрии располагаются по направлению движения секрета, для образования которого требуется АТФ. В активно функционирующих мышечных клетках они ориентируются вдоль миофибрилл. Вместе с тем митохондрии иногда скапливаются возле жировых включений, используемых как “метаболическое топливо”.

В митохондриях сосредоточены важнейшие ферменты, катализирующие процессы клеточного дыхания. Именно в них происходит окислительное фосфорилирование, т. е. энергия потока электронов запасается в молекулах АТФ. Поэтому митохондрии справедливо называют *силовыми станциями клетки* (рис. 105).

В наружной мембране митохондрии находится *моноаминоксидаза* — фермент, катализирующий окисление триптофана. Наличие ее служит доказательством присутствия именно наружных мембран в исследуемом материале, поэтому ее называют *ферментом-маркером*.

Ферментные процессы, протекающие в митохондриях, достаточно сложны и имеют высокую степень специализации. Чтобы охарактеризовать реакции в митохондриях, достаточно указать на то, что в них вовлекаются более 70 ферментов, ряд коферментов, ионов некоторых металлов.

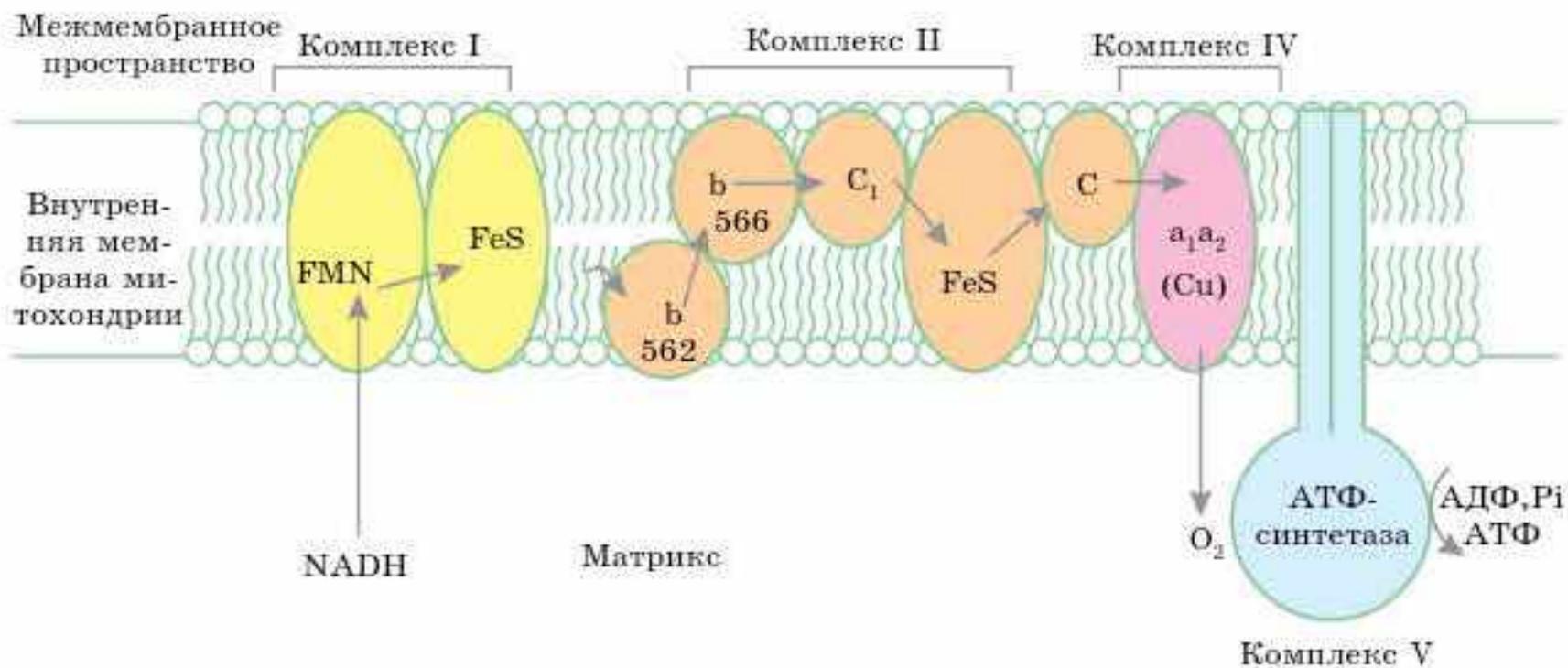


Рис. 105. Митохондриальная цепь переноса электронов

В матриксе содержатся ферменты, участвующие в цикле трикарбоновых кислот и окисления жирных кислот, коферменты нуклеотидной природы, физиологически важные ионы калия, фосфата, магния, хлора, сульфата.

На внутренней мембране находятся все ферменты дыхательной цепи и ферменты, катализирующие сопряженный с окислением субстратов синтез молекул АТФ.

Компоненты дыхательной цепи организованы в “ансамбли”, расположенные на некотором расстоянии (до 20 нм) друг от друга. В одной митохондрии печени насчитывается до 15 000 таких дыхательных “ансамблей”, а в митохондрии летательных мышц насекомых — до 100 000. Около 30—40% всего мембранного белка принадлежат компонентам дыхательной цепи.

Ферментом, обуславливающим сопряжение реакций дыхательной цепи и фосфорилирования с конечным образованием АТФ, является специфическая АТФ-синтетаза с относительной молекулярной массой 284 000. Она соответствует так называемым элементарным частицам на внутренней мембране митохондрий. При удалении этих частиц дыхание и фосфорилирование разобщаются, а при воссоединении их связи с мембраной митохондрий восстанавливаются.

Проницаемость митохондриальных мембран различна. Наружная мембрана легко проницаема для электролитов, воды, сахарозы, некоторых полисахаридов, тогда как внутренняя мембрана обычно непроницаема для ионов водорода, натрия, хлора, калия, магния. Для прохождения АТФ, АДФ и промежуточных веществ цикла трикарбоновых кислот требуется участие активированного переноса. Это значит, что должны существовать специфические белки-переносчики и система поступления энергии для активации процесса. Системы

белков-переносчиков локализируются на месте плотных контактов между наружной и внутренней мембранами митохондрий.

Каждая митохондрия имеет свой собственный запас никотинамидных коферментов, так как НАДН и ФАДН не могут проникать внутрь митохондрии. Внутри митохондрии имеются особые ферменты, выполняющие роль челночных механизмов, с помощью которых электроны, отщепляемые от НАД при его окислении в цитоплазме, могут поступать в дыхательную цепь.

Многочленная цепь переноса электронов называется *дыхательной цепью*, потому что здесь происходит ступенчатое окисление субстратов путем отрыва от них протонов и переноса электронов к молекуле кислорода (клеточное дыхание). При этом свободная энергия уменьшается, причем постепенно, отдельными порциями. Три из них соответствуют 30,6 кДж — количеству, необходимому для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата.



Проверьте свои знания:



1. Чем отличается внутренняя мембрана митохондрий от наружной?
2. Назовите переносчиков электронов.
3. Определите значение понятия *клеточное дыхание*.



4. Определите роль АТФ-синтетазы в выполнении главной функции митохондрий.



Докажите, что процесс запасания энергии в митохондриях основан на разности потенциалов заряженных частиц. Покажите это в виде схемы.



1. Проанализируйте и объясните биологический смысл образования большого количества складок на внутренней мембране митохондрий.
2. Объясните, почему митохондрии являются полуавтономными генетическими системами.



Согласны ли вы с гипотезой, что когда-то митохондрии были свободноживущими прокариотами, подобно бактериям?



Оцените значение митохондрий как энергетического органоида.

§ 47. ЦИКЛ КРЕБСА. ОСНОВНЫЕ И ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ ЦИКЛА И ПРОДУКТЫ РЕАКЦИИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите цикл Кребса;
- научитесь описывать цикл Кребса.

Знаете ли вы?

- Что представляет собой цикл Кребса? Какое вещество является основным соединением в реакциях цикла Кребса?

В 1937 г. Г. Кребс в результате тонких и обширных исследований пришел к выводу, что определенные ди- и трикарбоновые кислоты совместно с системой ферментов образуют *каталитический цикл*. С помощью этого цикла природа извлекает энергию из процесса окисления веществ, получающихся из углеводов, жирных кислот и белков, превращая их в оксид углерода (IV), воду и другие соединения, отщепляя водород. Атомы водорода в конечном счете соединяются с кислородом, а энергия, соответствующая реакции окисления, запасается в молекулах АТФ. Таким образом, цикл Кребса — это составная часть того механизма, который обеспечивает клетке необходимый приток энергии.

Ключевые понятия:

- цикл Кребса
- ацетилкофермент
- окислительное декарбоксилирование
- НАД·Н

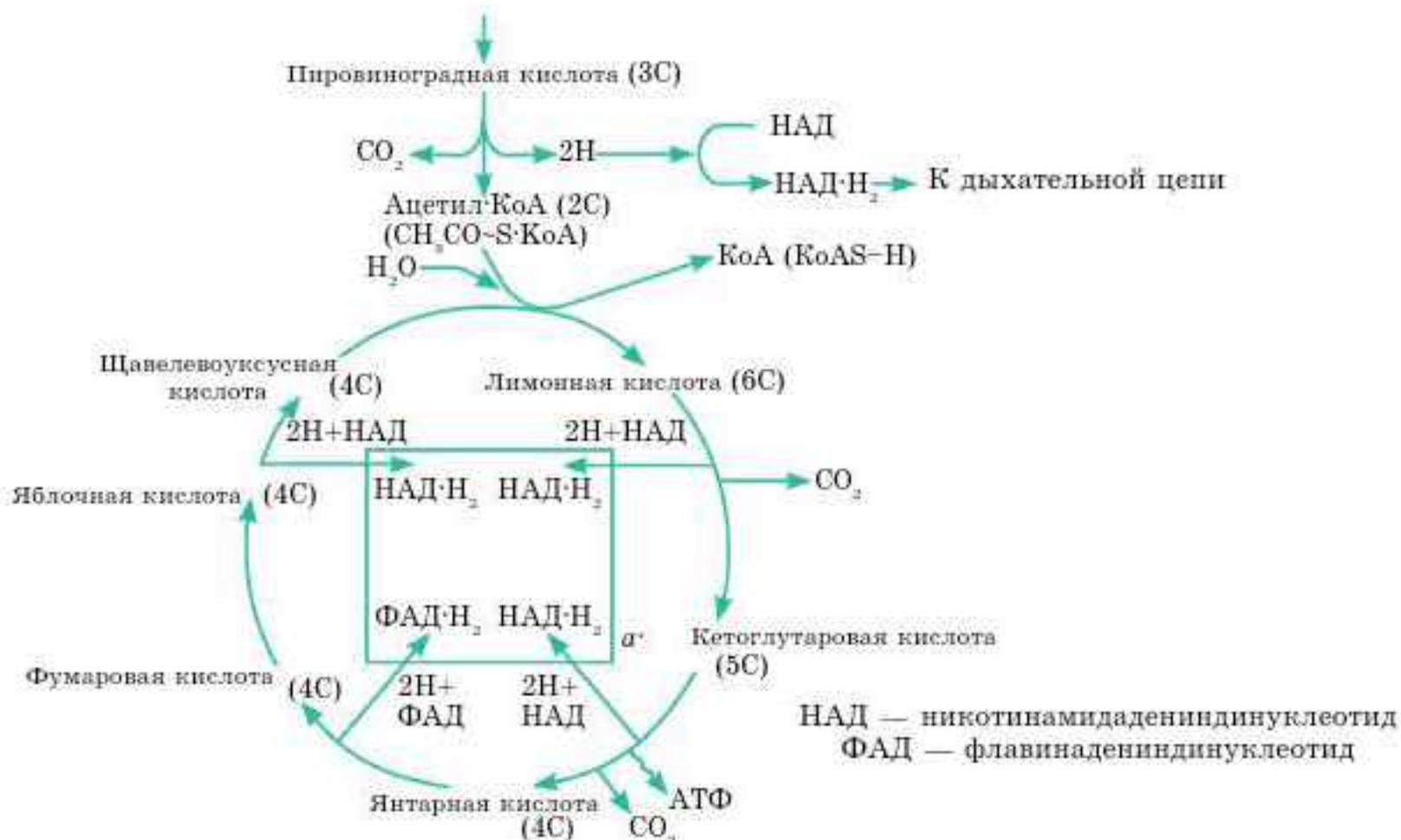


Рис. 106. Упрощенная схема цикла Кребса

Круговую последовательность реакций Г. Кребс назвал *циклом лимонной кислоты*. В настоящее время ее называют *циклом Кребса* (рис. 106).

В цикл Кребса входят продукты переработки глюкозы и жирных кислот в виде соединения — *ацетилкофермент*.

Ацетильная группа ацетил-КоА, содержащая два атома углерода, включается в цикл Кребса при гидролизе ацетила КоА. Она присоединяется к щавелевоуксусной кислоте — четырехуглеродному соединению, в результате чего образуется шестиуглеродная лимонная кислота. Для этой реакции требуется энергия. Ее поставляет высокоэнергетическая связь ацетил-КоА. Далее следует цикл ферментативных реакций, в которых ацетильные группы, поступающие в цикл при гидролизе ацетил-КоА, дегидрируются с освобождением 4 пар атомов водорода и декарбоксилируются с образованием двух молекул CO_2 . При декарбоксилировании для окисления двух атомов углерода до CO_2 используется кислород, отщепляемый от двух молекул воды. Этот процесс называется *окислительным декарбоксилированием*.



В конце цикла щавелевоуксусная кислота регенерируется. Теперь она способна вступить в реакцию с новой молекулой ацетил-КоА, и цикл повторяется.

На каждую окисленную молекулу ацетил-КоА образуется одна молекула АТФ, 4 пары атомов водорода и две молекулы CO_2 . Водородные атомы присоединяются к НАД или ФАД и попадают в дыхательную цепь.

Из одной окисленной молекулы глюкозы образуются две молекулы ПВК → две молекулы ацетил-КоА, поэтому в процессе дыхания требуются два оборота цикла. В конечном итоге синтезируются две молекулы АТФ, выделяются 4 молекулы CO_2 и высвобождаются 8 пар атомов водорода, поступающие затем в дыхательную цепь.

Самый важный результат процессов, происходящих в цикле Кребса, — образование богатых энергией молекул НАД·Н. Именно эта энергия в дыхательной цепи служит для синтеза универсального “аккумулятора” энергии — молекул АТФ.



Проверьте свои знания:



1. Что означает каталитический цикл Кребса?
2. С какого вещества начинается цикл превращений веществ?



3. Какие химические реакции составляют основу цикла Кребса?
4. Каков конечный результат окисления одной молекулы глюкозы в цикле Кребса?



1. Изучите упрощенную схему цикла Кребса (рис. 106). Назовите вещество, с которым соединяется ацетил-КоА, и определите, какое вещество при этом образуется.

Назовите промежуточные вещества цикла окисления. В каких веществах запасается энергия окисления остатка уксусной кислоты? Какова дальнейшая судьба атомов водорода в составе НАД?

- Объясните, почему в результате реакций окисления цикла Кребса образуется не одна, а две молекулы АТФ.



Проанализируйте, при каких химических превращениях (назовите вещества) идут реакции декарбоксилирования и дегидрирования.



- Порассуждайте, почему быстрый бег даже на короткие дистанции может вызвать у нас одышку. Каково физиологическое значение учащенного дыхания?
- Объясните на основании обратимости химических реакций цикла Кребса возможность взаимного превращения углеводов и жиров, но не белков.



- Оцените роль ферментативного конвейера цикла Кребса.
- Определите, при каком условии и где протекает циклический процесс окисления пировиноградной кислоты.

§ 48. ЭЛЕКТРОННО-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ

Сегодня на уроке вы:

- изучите электронно-транспортную цепь;
- научитесь описывать электронно-транспортную цепь.

Знаете ли вы?

- Что такое электронно-транспортная цепь? Что в ней происходит? Какие вещества служат переносчиками водорода? Какое вещество находится в конце цепи?

Заключительный этап окисления глюкозы протекает на кристах митохондрий.

Молекулы-носители подхватывают атомы водорода и переправляют во внутреннюю митохондриальную мембрану, где они окисляются, теряя электроны:



Электроны и ионы водорода (H^+) транспортируются молекулами-носителями в противоположные стороны: электроны — на внутреннюю сторону мембраны, а ионы водорода — на наружную сторону (рис. 107).

Электроны, обладающие высоким энергетическим потенциалом, передаются от восстановленных коферментов НАД·Н и ФАД·Н₂ к кислороду через цепь переносчиков, локализованных во внутренней мембране митохондрий. Это есть цепь переноса электронов (ЦПЭ), или дыхательная цепь. Электроны, поступающие в ЦПЭ, по мере продвижения от одного переносчика к другому теряют свободную энергию.

Ключевые понятия:

- дыхательная цепь
- молекулы-переносчики
- цитохромы
- АТФ-синтетаза
- окислительное фосфорилирование

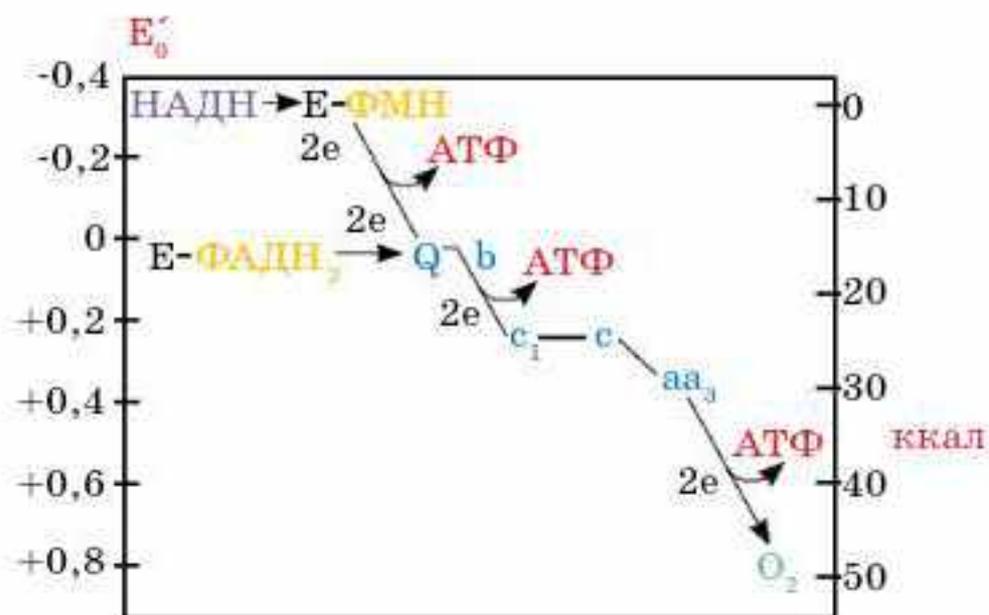


Рис. 107. Направление потоков электронов

Значительная часть этой энергии запасается в форме АТФ, а часть энергии рассеивается в виде тепла.

Перенос электронов от окисляемых субстратов к кислороду происходит в несколько этапов. В нем участвует большое количество промежуточных переносчиков, каждый из которых способен присоединять электроны от предыдущего и передавать следующему. Так возникает цепь окислительно-восстановительных реакций, в результате чего происходят восстановление кислорода и синтез воды.

Почти все компоненты ЦПЭ — сложные белковые комплексы (цитохромы), отличающиеся друг от друга окислительно-восстановительным потенциалом, который возрастает от начала цепи к ее концу. Высокоэнергетические электроны от НАД·Н и ФАД·Н₂ перемещаются по цепи с более высокого энергетического уровня на менее высокий.

Конечным приемником электронов в этой цепи является кислород, обладающий наибольшим окислительно-восстановительным потенциалом. Кислород приобретает при этом отрицательный заряд и далее, присоединяя два протона, участвует в образовании воды. Становится очевидным, что кислород нужен для того, чтобы создавать в цепи электронов разность и поток электронов. По пути этот энергетический водопад заряжает энергией молекулы АТФ. Фосфорилирование АДФ в цепи происходит только при наличии и потреблении кислорода, поэтому этот процесс получил название *окислительного фосфорилирования*.

Перенос электронов по дыхательной цепи от НАД·Н к кислороду сопровождается выкачиванием протонов из матрикса митохондрий через внутреннюю мембрану в межмембранное пространство. На эту работу затрачивается часть энергии электронов, переносимых по ЦПЭ.

Протоны, перенесенные из матрикса в межмембранное пространство, не могут вернуться обратно, так как внутренняя мембрана для них непроницаема. Таким образом, создается протонный градиент, при ко-

тором концентрация протонов в межмембранном пространстве больше. Каждый протон несет положительный заряд.

На внутренней стороне митохондрий увеличивается концентрация анионов кислорода.

В результате по обе стороны внутренней мембраны митохондрий появляется электрохимический потенциал — источник энергии для синтеза АТФ.

В некоторых участках мембраны встроены молекулы фермента, синтезирующего АТФ (АТФ-синтетаза). В молекуле АТФ-синтетазы имеется канал, через который могут пройти ионы водорода. Это происходит, когда разность потенциалов на мембране достигает критического уровня (200 мВ). При этом силой электрического поля ионы водорода проталкиваются в молекулу через АТФ-синтетазы, переходят на внутреннюю сторону мембраны, восстанавливая там содержание ионов водорода, израсходованных в реакции восстановления молекулы кислорода.

При прохождении протонов водорода через канал происходит синтез АТФ из АДФ и фосфорной кислоты.

Чистый выход на одну молекулу глюкозы при полном ее окислении до воды и углекислого газа составляет 38 молекул АТФ, синтезированных из АДФ и неорганического фосфата. При этом две молекулы АТФ дает гликолиз, две — цикл Кребса, 34 — дыхательная цепь.



Проверьте свои знания:



1. Где располагается электронно-транспортная цепь?
2. Какие вещества выполняют роль молекул-переносчиков атомов водорода и электронов?



3. Какое вещество и почему в электронно-транспортной цепи является приемником электронов?
4. Опишите роль молекулы АТФ-синтетазы.



1. Объясните, почему электронно-транспортная цепь называется дыхательной.
2. Объясните причину потери электронами свободной энергии.
3. Определите смысл окислительного фосфорилирования в дыхательной цепи.



1. Проанализируйте работу переносчиков, расположенных на внутренней мембране митохондрий. В чем заключается их работа?
2. Объясните, в какие виды энергии преобразуется энергия электронов при окислении субстратов.



1. Объясните, как создается электрохимический потенциал по обе стороны внутренней мембраны митохондрий.
2. Порассуждайте о значении целостности мембраны для синтеза АТФ.



1. Выразите биологическое окисление при участии кислорода суммарным уравнением реакции и оцените энергетический эффект полного окисления глюкозы.
2. Выскажите свое мнение: каких организмов на Земле больше — анаэробов или аэробов? Ответ аргументируйте.

§ 49. ЗНАЧЕНИЕ ЭЛЕКТРОННО-ТРАНСПОРТНОЙ ЦЕПИ ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Сегодня на уроке вы:

- изучите значение электронно-транспортной цепи для биологических систем;
- научитесь описывать электронно-транспортную цепь.

Знаете ли вы?

- В чем заключается значение электронно-транспортной цепи для живых организмов?

Ключевые понятия:

- электронно-транспортная цепь
- биологическое окисление
- АТФ
- аэробное дыхание

В 1941 г. Ф. Липман сформулировал основной закон биоэнергетики, согласно которому, энергия внешнего источника сначала запасается в форме химической энергии АТФ и лишь затем используется для совершения полезной работы. Для гетеротрофов таким внешним источником энергии являются органические вещества, поглощаемые в виде пищи.

Все живые клетки постоянно нуждаются в АТФ для осуществления различных видов жизнедеятельности.

Клетки мозга потребляют большое количество АТФ для синтеза нейромедиаторов, регенерации нервных клеток, поддержания необходимого градиента Na^+ и K^+ , для проведения нервного импульса; почки используют АТФ в процессе реабсорбции различных веществ при образовании мочи; в печени происходит синтез гликогена, жиров, белков и многих других соединений; в миокарде постоянно совершается механическая работа, необходимая для циркуляции крови; скелетные мышцы в покое потребляют незначительное количество АТФ, но при физической нагрузке эти потребности возрастают в десятки раз.

Вместе с тем запасов АТФ в клетках практически не существует. Так, в условиях прекращения синтеза АТФ в миокарде его запасы исчерпываются за несколько секунд. Для постоянного синтеза АТФ клеткам необходим приток метаболитов — как субстратов дыхания, и кислорода — как конечного акцептора электронов в реакциях окисления, сопряженных с синтезом АТФ.

Большая часть АТФ при расщеплении органических веществ синтезируется на аэробном этапе, в электронно-транспортной цепи, где энергия окислительных реакций запасается для нужд клетки в виде макроэргических связей АТФ. Электронно-транспортная цепь напоминает каскадное устройство, поставляющее клетке свободную энергию удобными для нее порциями. При окислении глюкозы освобождается 2950 000 Дж/моль энергии, тогда как при гидролизе ковалентной пептидной связи — 12 600 Дж/моль.

Синтез АТФ — энергетически невыгодный процесс, но коэффициент его полезного действия достаточно высок (50%). Для сравнения: КПД парового двигателя — 12—15%, турбины ГЭС — 20—25%, двигателя внутреннего сгорания — 35%. Отсюда следует, что по эффективности преобразования энергии живая клетка — биологическая система превосходит технические преобразователи.

В цепи переноса электронов кислород — конечный приемник электронов. Он как бы притягивает электроны с высоких энергетических уровней молекул-носителей на свой низкоэнергетический уровень. По пути этот “электропад” заряжает энергией молекулы АТФ. Для этого всем биологическим системам нужен кислород. В этом и есть его главная роль.

Накопление кислорода в атмосфере в ходе развития биосферы привело к развитию живых форм более высокого уровня организации, которые могли его использовать. Живые организмы выработали эффективное средство извлечения энергии из органических веществ — аэробное дыхание. Аэробные организмы сейчас составляют подавляющее большинство. Их появление явилось крупнейшим ароморфозом, позволившим освоить новые среды жизни, интенсифицировать обмен веществ, ускорить процесс эволюции.

В результате биологического окисления сохраняется равновесие между продукцией органики и ее распадом. Углекислый газ, образующийся в результате дыхания, используется для образования карбонатов, накапливается в осадочных породах — известняках. Обеспечивается более полный круговорот веществ, постоянное соотношение газов в атмосфере.



Проверьте свои знания:



1. В чем смысл закона биоэнергетики?
2. Определите, за счет чего клетка пополняет запасы АТФ.
3. В чем заключается значение кислорода в электронно-транспортной цепи?



1. Объясните, в чем состоит значение электронно-транспортной цепи для организмов.
2. Какое условие сопутствовало переходу организмов на аэробное дыхание?



Сравните коэффициент полезного действия энергетических устройств — митохондрий с коэффициентами паровых машин и двигателей внутреннего сгорания. Где выше? Чем объясняется высокая производительность митохондрий.



Объясните смысл выражения “энергия, заключенная в пище, разменивается на единую энергетическую “валюту”.



1. Выскажите свое мнение: что необходимо для перехода электронов по дыхательной цепи с выделением энергии?
2. Оцените значение электронно-транспортной цепи в круговороте веществ в природе.



ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБОБЩЕНИЯ И СИСТЕМАТИЗАЦИИ ЗНАНИЙ ПО РАЗДЕЛУ

1. Решите задачу:
Сколько АТФ синтезируется клетками человека в сутки? (Молекулярная масса АТФ — 504, суточное потребление глюкозы — 700 г).
2. Укажите, на что тратится энергия АТФ.
3. В чем заключается главный результат химических реакций в цикле Кребса?
4. Выберите правильные утверждения, характеризующие процессы цикла Кребса:
 1. В цикл Кребса сразу вступает лимонная кислота.
 2. Круговая последовательность реакций в цикле Кребса начинается с соединения ацетилкофермента.
 3. Цикл Кребса состоит из одного оборота последовательных ферментативных реакций с образованием одной молекулы ПВК.
 4. Из одной молекулы глюкозы в ходе окисления образуются две молекулы ПВК.
 5. Результатом реакций в цикле Кребса является образование 36 молекул АТФ.
 6. Результатом реакций в цикле Кребса — образование богатых энергией молекул НАД \cdot Н.
 7. В ходе реакций цикла Кребса образуются 4 пары атомов водорода.
 8. Цикл Кребса — это круговая последовательность ферментативных окислительных реакций преобразования лимонной кислоты.
 9. Реакции цикла Кребса дают 4 атома водорода.
 10. Преобразование лимонной кислоты — это реакции дегидрирования и декарбоксилирования.
 11. По ходу реакций в цикле Кребса синтезируются 8 молекул АТФ.
 12. Цикл Кребса протекает в цитоплазме клетки.
 13. Местом локализации реакций цикла является внутренняя мембрана митохондрий.
 14. В конце цикла Кребса из лимонной кислоты через ряд ферментативных реакций образуется щавелевоуксусная кислота, способная вступить в реакцию с новой молекулой ацетил-КоА.
 15. В конечном итоге при окислении одной молекулы глюкозы в цикле Кребса синтезируются две молекулы АТФ, выделяются 4 молекулы CO $_2$ и высвобождаются 8 атомов водорода.
5. Вопросы по обмену веществ:
 1. Что такое метаболизм?
 2. Охарактеризуйте две стороны метаболизма.
 3. Что объединяет термин “биологическое окисление”?
 4. Какие реакции окисления наиболее выгодны с энергетической точки зрения?
 5. В каком виде выделяется и запасается энергия окислительно-восстановительных реакций?
 6. Назовите отличия биологического окисления от окисления в неживой природе.
 7. Дайте характеристику каждому этапу катаболизма.
 8. Назовите субстраты и продукты цикла Кребса. Какова их дальнейшая судьба?
 9. Какие витамины необходимы для работы ферментов цикла Кребса?
 10. Назовите ключевые ферменты цикла Кребса и расскажите об их регуляции.
 11. Где в клетке локализован цикл Кребса?
 12. Каково значение цикла Кребса?
6. Самоконтроль по тестовым заданиям данной темы:
 1. Окисление — это:
 - 1) отдача электронов
 - 2) присоединение электронов
 - 3) присоединение водорода
 - 4) присоединение протонов

2. На первом этапе катаболизма происходит:

- 1) переваривание полимеров пищи
- 2) превращение пирувата в ацетил-КоА
- 3) образование CO_2 и H_2O
- 4) образование лактата

3. Кофермент ФАД в своем составе имеет:

- 1) витамин РР
- 2) витамин B_2
- 3) пантотеновую кислоту
- 4) липоевую кислоту

4. Третий этап катаболизма протекает:

- 1) в ЖКТ
- 2) в цитозоле клетки
- 3) в митохондриях
- 4) в лизосомах

7. Вопросы по гликолизу:

1. Что такое гликолиз? Назовите конечные продукты гликолиза. Какое значение этот процесс имеет для организма?
2. Дайте характеристику первому этапу гликолиза. Какое значение он имеет?
3. Дайте характеристику второму этапу гликолиза. Какое значение он имеет?
4. Перечислите достоинства и недостатки гликолиза.
5. Изобразите в виде схемы аэробное окисление глюкозы. Какова энергетическая ценность этого вида окисления?
6. Назовите ключевые ферменты гликолиза. Как они регулируются?
7. В какую сторону перестраивается метаболизм углеводов при голодании?
8. Какие метаболиты обмена углеводов одновременно являются метаболитами цикла Кребса?

8. Перечень практических умений по изучаемой теме:

1. Умение работать с литературой (структурировать материал, выделять главное, формулировать вопросы и ответы);

2. Умение оценивать полученные результаты.

9. Почему АТФ называют универсальным источником энергии?

10. Из каких компонентов состоит молекула АТФ?

11. Что означает процесс гидролиза АТФ?

12. Что понимается под процессом "дыхание"?

13. Какие виды метаболизма вы знаете, чем они отличаются?

14. Почему дыхание есть энергетический процесс?

15. Какой органоид является конечным этапом дыхания? Почему?

16. Где протекает цикл Кребса? Какое вещество является основным продуктом цикла?

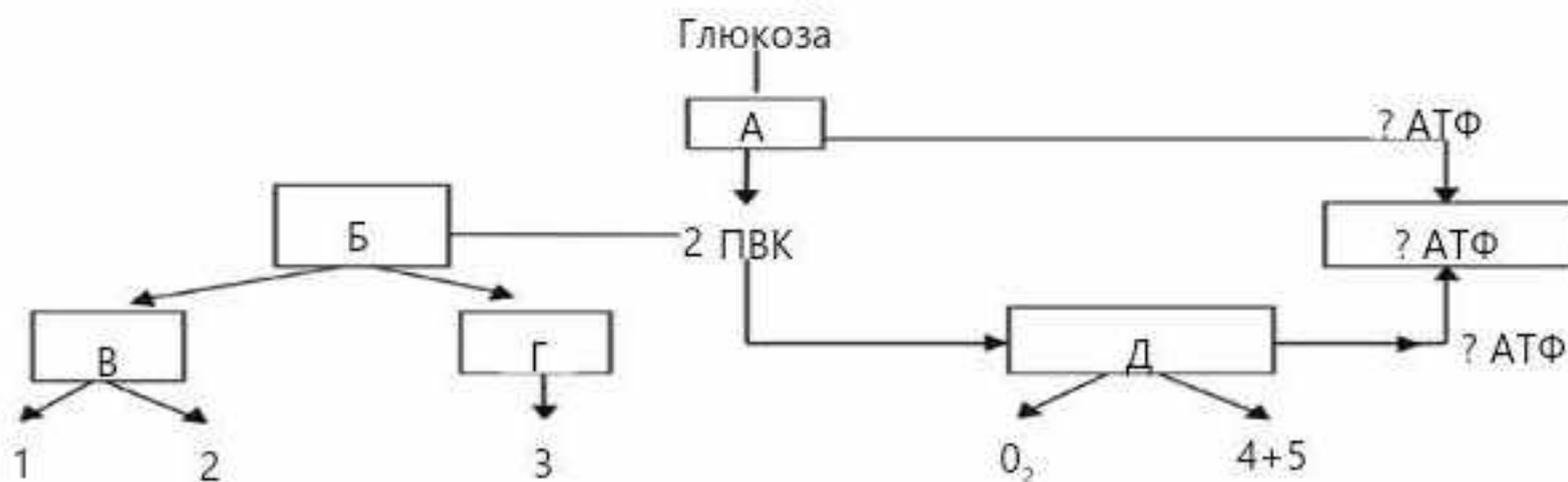
17. Какого типа реакции идут в цикле Кребса?

18. Восстановите общую схему процессов распада глюкозы:

А) Назовите процессы, обозначенные буквами А, Б, В, Г, Д.

Б) Как называются вещества (1, 2, 3, 4, 5), образующиеся в результате каждого процесса?

В) Замените знак (?) на количество молекул АТФ.



6

ВЫДЕЛЕНИЕ

§ 50. АБСОРБЦИЯ И РЕАБСОРБЦИЯ. ОБРАЗОВАНИЕ МОЧИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите абсорбцию и реабсорбцию, образование мочи;
- научитесь объяснять механизм фильтрации и образования мочи.

Знаете ли вы?

- Из каких процессов складывается образование мочи? Где протекают эти процессы? На каком механизме действия основаны процессы образования мочи?

Ключевые понятия:

- абсорбция
- реабсорбция
- секреция
- клубочковый фильтр
- вторичная моча
- капсула Боумена
- проксимальные канальцы
- перитубулярные капилляры

В процессе обмена веществ образуются продукты распада. Часть этих продуктов используется организмом, другая часть — удаляется.

Основная роль в выделительных процессах принадлежит почкам, которые выводят из организма воду, соли, аммиак, мочевины, мочевую кислоту, восстанавливая постоянно осмотических свойств крови. Через почки из организма удаляются многие чужеродные и ядовитые вещества, образующиеся в организме или принятые в виде лекарств.

Механизм образования мочи — это жизненно важный процесс, реализуемый почками и включающий три процесса — *фильтрацию* (абсорбцию), *реабсорбцию* и *секрецию*.

Опорожнение мочевого пузыря — сложный рефлекторный акт. Центр расположен в спинном мозге (центр рефлекса мочеиспускания).

Моча состоит из воды, определенных электролитов и конечных продуктов обмена веществ в клетках. Конечные продукты метаболита из клеток поступают в кровь во время ее циркуляции по телу и выводятся почками в составе мочи. Механизм образования мочи в почках осуществляется *нефроном*, а начинается с процесса абсорбции (фильтрации) в почечных капсулах и образования первичной мочи (схема 4).

Кровь, поступающая в клубочки, под действием осмоса и диффузии фильтруется через базальную мембрану клубочков и теряет большую часть жидкости и растворимые полезные химические вещества

Образование мочи



и шлаки. В клубочке примерно 50 собранных в пучок капилляров, стенки которых состоят из одного слоя эпителиальных клеток, между которыми имеются поры диаметром 50—100 нм. Продукт фильтрации крови в клубочках поступает в капсулу Боумена — все вещества с молекулярной массой менее 68 000 г. В результате образуется жидкость, называемая *клубочковым фильтратом* (первичная моча).

Всего через обе почки за 1 мин проходит 1200 мл крови. В этом объеме крови находится 700 мл плазмы, из которых 125 мл отфильтровывается в мальпигиевых тельцах. Вещества, фильтрующиеся из крови в клубочковых капиллярах, проходят через их поры, базальную мембрану и щелевидные поры под действием давления в капиллярах. Основную часть этого давления составляет гидростатическое давление

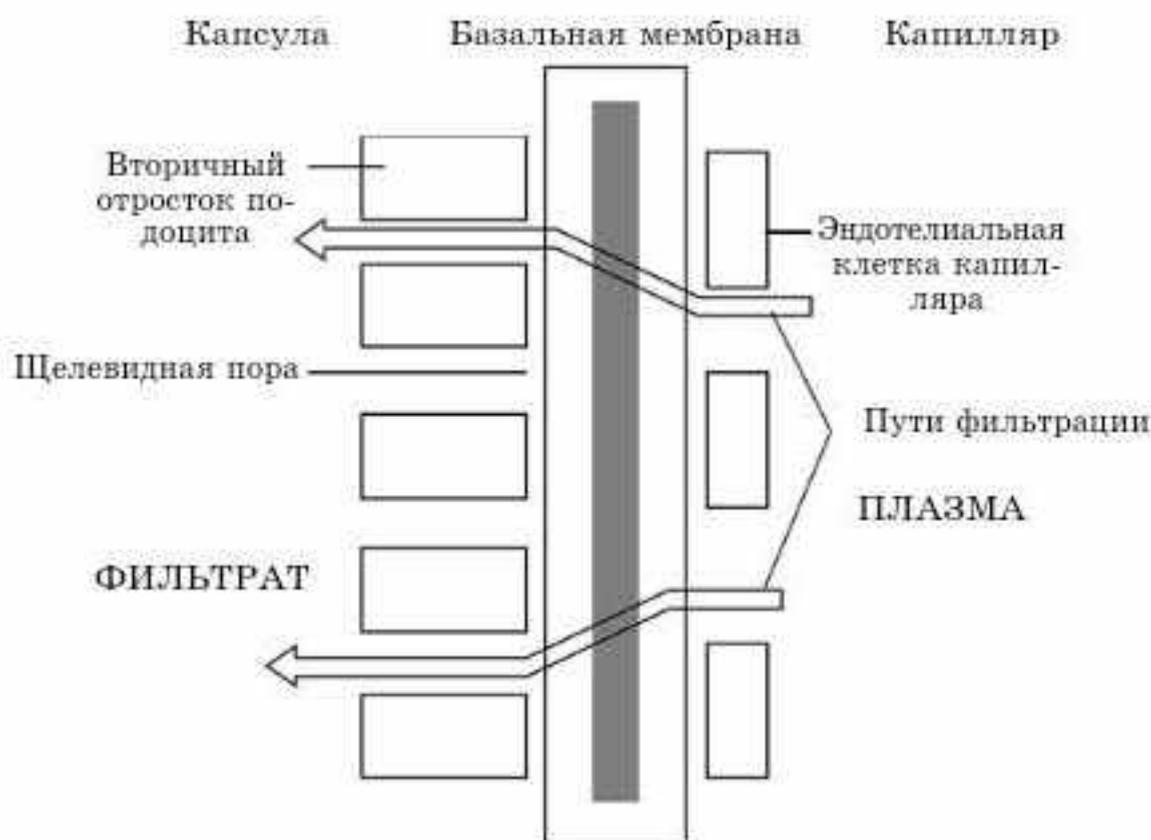


Рис. 108. Схема путей, по которым происходит фильтрация плазмы из клубочкового капилляра в капсулу Боумена

крови. Но эффективное фильтрационное давление — это равнодействующая трех видов давления (рис. 108).

По химическому составу клубочковый фильтрат сходен с плазмой крови и содержит глюкозу, аминокислоты, витамины, гормоны, мочевину, мочевую кислоту, креатинин, воду и другие низкомолекулярные вещества. Лейкоциты, эритроциты, тромбоциты, белки плазмы — альбумины, глобулины — не могут выходить из капилляров и задерживаются базальной мембраной, которая выполняет роль фильтра. Скорость абсорбции довольно стабильна. У человека образуется около 125 мл фильтрата в минуту. За час реализации механизма образования первичной мочи почки фильтруют $125 \text{ мл/мин} \cdot 60 \text{ мин/ч} = 7500 \text{ мл}$; за сутки — $7500 \text{ мл/ч} \cdot 24 \text{ ч/сутки} = 180\,000 \text{ мл}$.

Очевидно, что никто никогда не выделит 180 л мочи в сутки, потому что механизм образования мочи включает еще процесс канальцевой реабсорбции, при реализации которой весь этот объем первичной мочи возвращается в кровь (рис. 109).

Реабсорбция — это движение веществ из почечных канальцев обратно в капилляры крови, окружающие канальцы — перитубулярные капилляры. Большая поверхность проксимальных извитых канальцев, многочисленные митохондрии в них и близость перитубулярных капилляров — все это приспособления для реабсорбции веществ из клубочкового фильтрата. В реабсорбции задействованы проксимальные канальцы, петли Генле, дистальные извитые канальцы, и процесс заканчивается в собирательных трубочках.

Здесь всасывается обратно более 80% веществ, в том числе вся глюкоза, аминокислоты, витамины, гормоны и около 85% хлористого натрия и воды. Глюкоза, аминокислоты и ионы диффундируют из фильтрата в клетки проксимального извитого канальца, откуда активно перено-

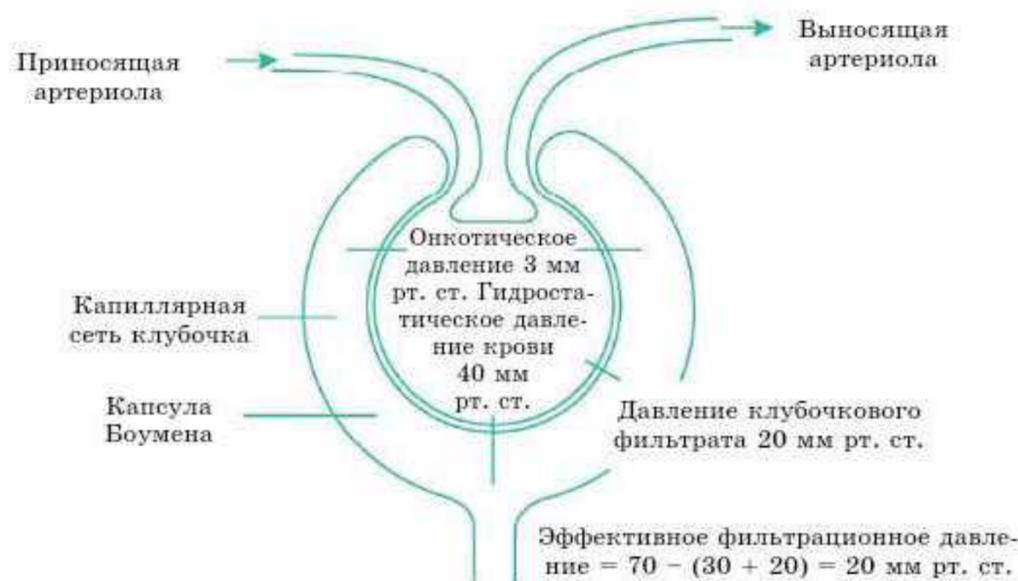


Рис. 109. Направление и величины сил, определяющих фильтрационное давление в почечных оболочках человека

сятся транспортными системами в межклеточные пространства. Затем диффундируют в чрезвычайно проницаемые перитубулярные капилляры и выводятся из нефрона.

В результате активного поглощения натрия и сопровождающих его анионов осмотическое давление фильтрата снижается. В перитубулярные капилляры путем осмоса переходит эквивалентное количество воды. Из фильтрата путем диффузии реабсорбируется также 50% мочевины, которая поступает в перитубулярные капилляры и возвращается таким образом в систему кровообращения. Остальная мочевина выводится с мочой. Помимо обратного всасывания, в канальцах происходит *секреция* — процесс, при котором из капилляров вокруг дистальных канальцев и собирательной трубки, в полость канальцев, т. е. в первичную мочу, путем активного транспорта и диффузии секретируются ионы водорода, калия, аммиака (рис. 110).

В результате реабсорбции и активной секреции в мочевых канальцах образуется около 1,5 л вторичной (конечной) мочи.

При реализации сложного механизма образования вторичной мочи более 178 л воды в день возвращается из проксимальных канальцев в кровь.

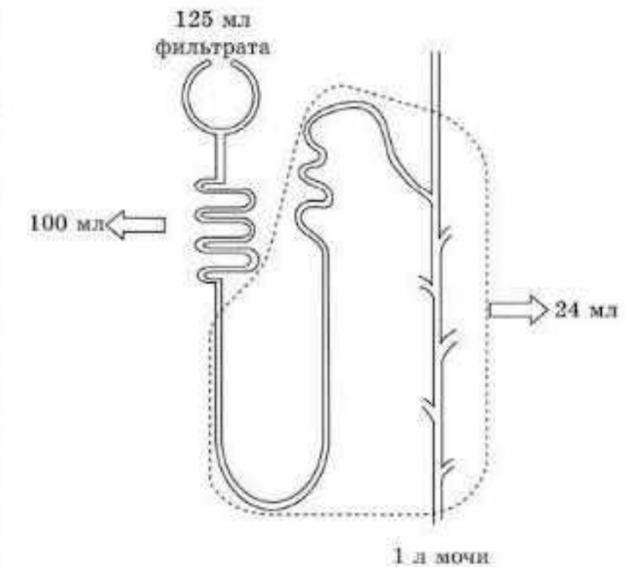


Рис. 110. Схематическое изображение главных отделов нефрона, в которых происходит реабсорбция веществ из почечного фильтрата (обведены прерывистой линией)



Проверьте свои знания:



1. Из каких процессов складывается механизм образования мочи?
2. Как называется структурная единица почки, реализующая этот механизм?
3. Где происходит абсорбция и что является ее результатом?
4. Объясните, что такое реабсорбция.



1. Объясните систему двойного кровоснабжения почки и ее значение в процессе мочеобразования.
2. Определите, какие вещества подвергаются обратному всасыванию во вторую фазу образования мочи.
3. Объясните причину повышения концентрации мочевой кислоты и мочевины в моче по ходу следования канальцев.



1. Проследите поэтапно процесс мочеобразования, начиная с почечной артерии.
2. Проанализируйте составы первичной и вторичной мочи и объясните разницу в составах.



1. Объясните, почему фильтрация крови в клубочковых капиллярах — процесс пассивный и неизбирательный. В чем это проявляется?
2. Приведите примеры приспособлений в почке для реабсорбции веществ из клубочкового фильтрата.



1. Обсудите, почему фильтрация крови и образование первичной мочи происходят в клубочке капилляров. Назовите не менее двух причин.
2. Оцените значение почки для организма.

§ 51. РЕГУЛЯЦИЯ ОБМЕНА ВОДЫ

Сегодня на уроке вы:

- изучите регуляцию обмена воды;
- научитесь объяснять роль антидиуретического гормона (АДГ) в контроле воды.

Знаете ли вы?

- Что вы знаете об антидиуретическом гормоне? Где он синтезируется, какие процессы регулирует в организме?

Ключевые понятия:

- вазопрессин
- гипоталамус
- осмотическое давление крови
- осморецепторы
- альдостерон
- гипотоническая моча

Важнейшие параметры водно-солевого гомеостаза — осмотическое давление, рН и объем внутриклеточной и внеклеточной жидкости. Изменение этих параметров может привести к изменению артериального давления, дегидратации, отекам тканей.

Относительно стабильное осмотическое давление крови поддерживается за счет баланса между поступлением воды с питьем и потерей ее с выдыхаемым воздухом, потом, калом и мочой (табл. 9).

Таблица 9

Суточный баланс воды в организме человека

Поступление, мл	Выделение, мл
С твердой пищей (1000)	С мочой (1400)
С жидкой пищей (1200)	С потом (600)
Образующаяся в организме (300)	С выдыхаемым воздухом (300)
Всего 2500	С фекальными массами (200)
	Всего 2500

Система регуляции обмена воды имеет сложную структуру (схема 5), адаптивная цель которой — поддержание оптимального объема жидкости в организме. Она включает центральное, афферентное и эфферентное звенья.

Центральное звено (центр жажды) — нейроны в переднем отделе гипоталамуса. Этот центр связан с областями коры большого мозга.

Афферентное звено — это чувствительные нервные окончания (рецепторы) и нервные волокна от различных органов.

Эфферентное звено включает почки, потовые железы, кишечник, легкие. Эти органы в большей (почки) или в меньшей (легкие) мере обеспечивают устранение отклонений содержания воды.

Схема 5



ВНС — вегетативная нервная система

АДГ — антидиуретический гормон

ПНФ — предсердный натрийуретический фактор

АКТГ — адренокортикотропный гормон

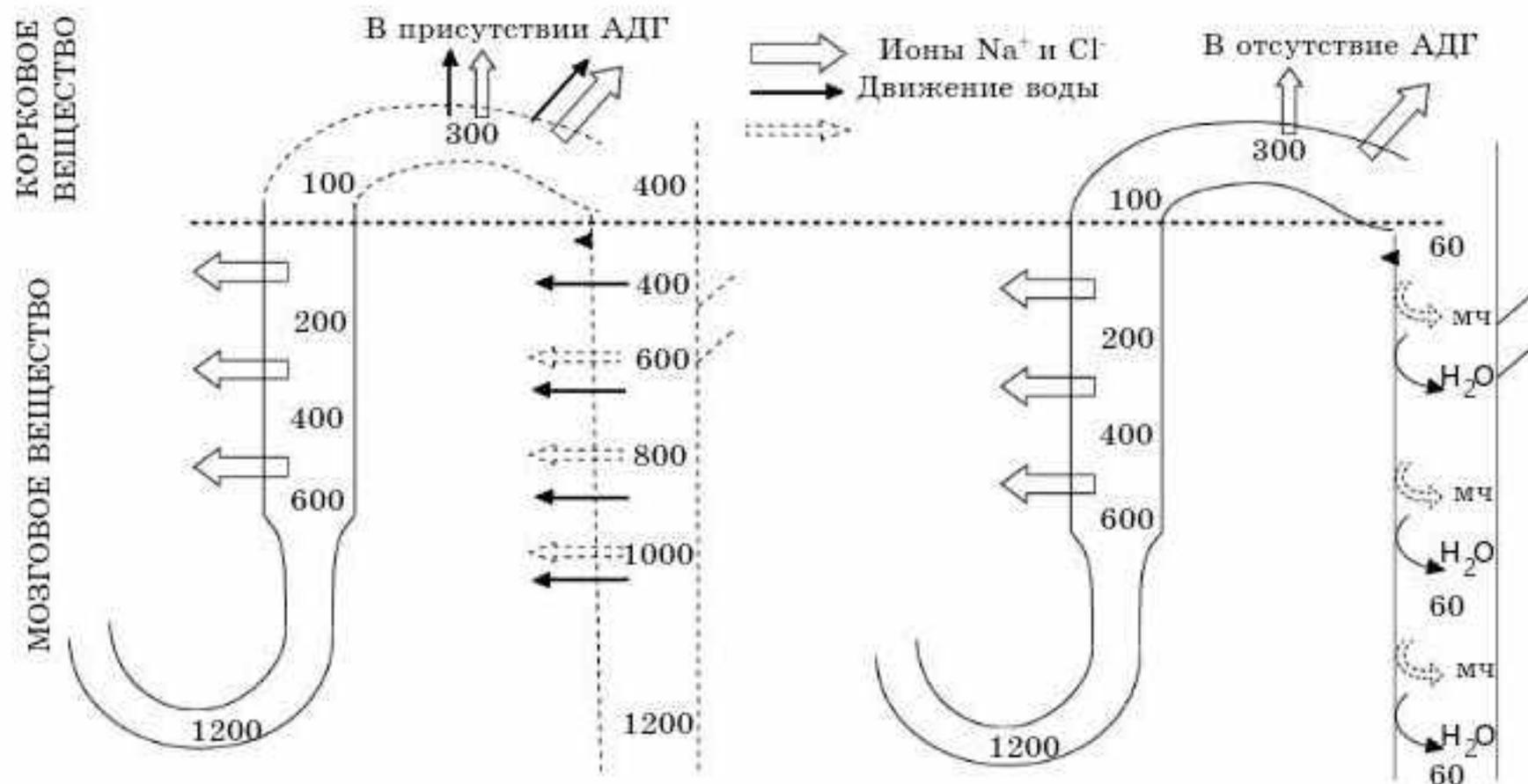
Основной гормон, участвующий в тонкой регуляции водно-солевого баланса и действующий на дистальные извитые канальцы и собирательные трубочки почек — это антидиуретический гормон (АДГ).

АДГ синтезируется в нейронах гипоталамуса и хранится в задней доле гипофиза, откуда секретируется в кровоток при соответствующей стимуляции.

Стимулом, вызывающим секрецию АДГ, служит повышение осмотического давления в крови. Это регистрируют осморецепторы гипоталамуса при недостаточном потреблении воды, сильном потоотделении или после приема большого количества соли. Возникают нервные импульсы, которые передаются в заднюю долю гипофиза и вызывают высвобождение АДГ. Изменение осмолярности всего на 1% приводит к заметным изменениям секреции АДГ.

АДГ повышает проницаемость для воды стенок дистального извитого канальца и собирательной трубки (схема 6), вода выходит из фильтрата

Действие антидиуретического гормона (АДГ) на проницаемость дистального извитого канальца и собирательной трубки для воды и мочевины



в тканевую жидкость коркового и мозгового вещества, и почки выделяют меньший объем более концентрированной мочи. АДГ повышает также проницаемость собирательной трубки для мочевины, которая диффундирует из мочи в тканевую жидкость мозгового вещества. Здесь мочевина повышает осмолярность, что приводит к увеличению выхода из тонкого сегмента нисходящего колена петли Генле.

Поскольку в результате происходит реабсорбция воды из почечных канальцев и экскреция малого объема высококонцентрированной мочи (антидиурез), гормон называют *антидиуретическим* (табл. 10).

Таблица 10

Изменения, вызываемые АДГ в эпителии дистального канальца и собирательной трубки

Осмотическое давление крови	АДГ	Эпителий	Моча
Повышается	Освобождается	Проницаем	Высокой концентрации
Падает	Нет	Нет	Разведенная

После приема большого количества воды, осмотическое давление крови, напротив, снижается и секреция АДГ прекращается (схема 7). Стенки дистального канальца и собирательной трубки становятся непроницаемыми для воды, реабсорбция воды при прохождении фильтрата через мозговое вещество уменьшается, и выводится большой объем гипотонической мочи. Это значит, что в отсутствие АДГ моча

Регуляция осмотического давления плазмы



не концентрируется и может выделяться в количестве до 20 л в сутки (норма 1,0—1,5 л в сутки).

На реабсорбцию воды вторично влияет гормон альдостерон, который контролирует поддержание стабильной концентрации ионов натрия в крови.

Когда организм имеет свободный доступ к воде и получает нормальное количество натрия с пищей, АДГ и альдостерон не секретируются. Эпителий дистального извитого канальца и собирательной трубки остается непроницаемым для солей, мочевины и воды, и образуется обильная, сильно разведенная моча.



Проверьте свои знания:



1. Что входит в систему регуляции обмена воды в организме?
2. Назовите условие стабильности осмотического давления крови.
3. Где находится центральное звено системы регулирования водного обмена?
4. Чем представлено эфферентное звено системы регуляции обмена воды?



5. Назовите гормон, регулирующий водный обмен, где он синтезируется, где хранится.
6. В чем проявляется антидиуретическое действие гормона?



1. Объясните причины, вызывающие секрецию антидиуретического гормона и, наоборот, прекращение его синтеза.
2. Определите значение названия гормона вазопрессина как антидиуретического.



Проанализируйте ситуационную картину:
У трех пациентов в результате обследования установили следующие данные:

	Осмотическая концентрация мочи	Скорость образования мочи	Вывод
1-й пациент	300 мосмоль/л	2 мл/мин	
2-й пациент	150 мосмоль/л	4 мл/мин	
3-й пациент	600 мосмоль/л	1 мл/мин	

Установите: а) какой из обследуемых предположительно гипергидратирован, какой находится в состоянии водного равновесия, какой относительно обезвожен;
б) у какого из обследуемых осмотическая концентрация мочи выше, чем осмотическая концентрация плазмы крови (предварительно выясните, чему равна в норме осмотическая концентрация плазмы крови);
в) в каком отделе нефрона происходит окончательное концентрирование мочи, как регулируется этот процесс.



Приведите примеры процессов и механизмов, составляющих основу и принципы работы почек.



1. Оцените значение антидиуретического гормона в регуляции водного обмена в организме.
2. Исследуйте, какие еще гормоны, кроме АДГ, принимают участие в процессе мочеобразования (усиливают или уменьшают).

§ 52. ОРГАНЫ-МИШЕНИ

Сегодня на уроке вы:

- изучите органы-мишени;
- научитесь объяснять роль антидиуретического гормона (АДГ) в контроле воды.

Знаете ли вы?

- Как вы понимаете выражение "органы-мишени"? Какие органы являются мишенями для АДГ?

Ключевые понятия:

- органы-мишени
- рецепторы

Органы-мишени — это органы, которые воспринимают информацию, закодированную в химической структуре гормона (рис. 111). Эти органы имеют большое кровоснабжение, поэтому больше всего страдают от повышенного кровяного давления, даже если это

повышенное давление никак не ощущается. Одним из таких органов является сердце. При повышенном кровяном давлении может произойти инфаркт миокарда.

Другим таким органом является головной мозг, где при повышенном артериальном давлении могут происходить такие процессы, как микроскопические инсульты, которые при их достаточном количестве могут приводить к снижению интеллекта, памяти, внимания и т. п.

Почки также являются мишенью; при повышении давления происходит гибель структур, участвующих в выведении шлаков из организма. Со временем это может привести к почечной недостаточности.

В результате прогрессирования заболевания характерным изменениям подвергаются почечные артерии и, соответственно, клубочки. Часть нефронов перестает функционировать. Происходит их атрофия (отмирание).

Почечная ткань замещается соединительной с развитием нефросклероза. Формируется первично сморщенная почка, которая не может нормально выполнять свою функцию.

Развивается хроническая почечная недостаточность. Негативное влияние повышенного артериального давления проявляется сначала в виде микроальбуминурии, когда в моче присутствует белок альбумин. Наблюдается и сбой в работе почек.

Биологическое действие гормонов проявляется через их взаимодействие с рецепторами клеток или органов-мишеней. Для проявления биологической активности связывание гормона с рецептором должно приводить к образованию химического сигнала внутри клетки или органа, который вызывает специфический биологический ответ, например, изменение скорости синтеза ферментов и других белков или изменение их активности. Мишенью для гормона могут служить клетки одной или нескольких тканей. Воздействуя на клетку или орган-мишень, гормон вызывает специфическую ответную реакцию. Характерный признак клетки или органа-мишени — способность воспринимать информацию, закодированную в химической структуре гормона.

Для антидиуретического гормона, регулирующего процесс реабсорбции воды из собирательных трубочек и дистальных канальцев и экскрецию малого объема высококонцентрированной мочи, органами-мишенями, соответственно, являются почки. На мембранах дистальных канальцев и собирательных трубочек расположены два типа рецепторов — V_2 и V_1 .

Рецепторы V_2 обнаружены на мембранах почечных канальцев. При обезвоживании или повышенном потреблении соли осморорецепторы гипоталамуса регистрируют повышение осмотического давления плазмы крови, что приводит к секреции АДГ. В результате обеспечивается избирательная проницаемость мембраны канальцев для молекул воды, которые диффундируют из фильтрата в тканевую жидкость. Реабсорбция воды приводит к увеличению в моче концентрации ионов натрия,

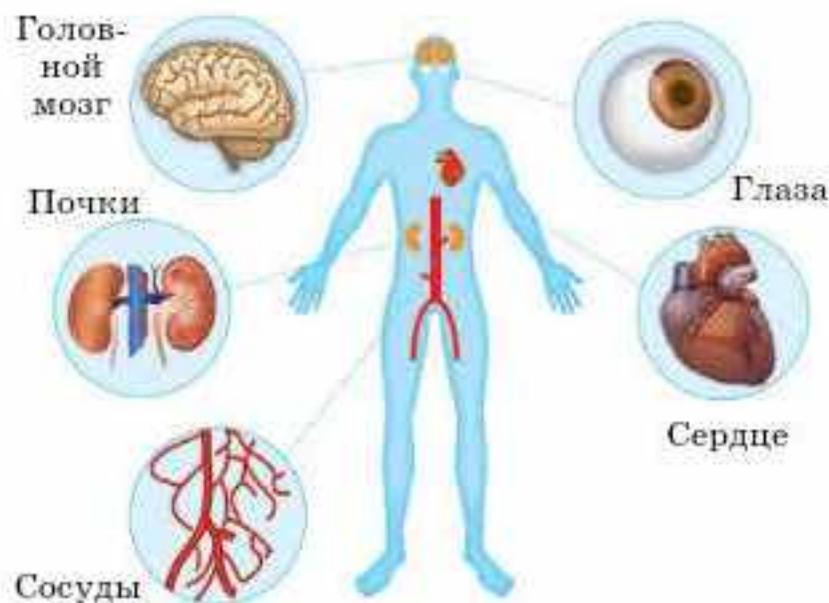


Рис. 111. Органы-мишени

хлора, фосфатов. Таким образом регулируется гомеостаз жидкости и электролитов в организме.

Рецепторы V_1 локализованы в мембранах гладкомышечных кровеносных сосудов, поэтому вторым органом-мишенью для АДГ служат кровеносные сосуды, их мышечный слой. Секреция АДГ стимулирует сокращение мышечной оболочки сосудов, обеспечивая их сужение. Возникает подъем артериального давления.



Проверьте свои знания:



1. В чем проявляется биологическое действие гормонов в организме?
2. Какие органы в организме служат мишенями для антидиуретического гормона?
3. Какие рецепторы воспринимают?



1. Объясните работу АДГ в почках.
2. Объясните, почему кровеносные сосуды являются органом-мишенью для АДГ?



Проанализируйте ситуационную картину: во время ночного сна скорость мочеобразования, как правило, уменьшается, а образующаяся моча более концентрированная, чем днем. Объясните, как изменяется величина артериального давления во время сна.

Какой гормон может оказывать влияние на сосудистый тонус и на процессы мочеобразования?

Каковы причины указанной особенности работы почек ночью?



Докажите на примере специфичность действия гормона в целом.



Оцените возможные последствия для проницаемости извитых канальцев при снижении и увеличении секреции АДГ.

§ 53. ЭФФЕКТ ДЕЙСТВИЯ

Сегодня на уроке вы:

- изучите эффект действия;
- научитесь объяснять роль антидиуретического гормона (АДГ).

Знаете ли вы?

- Что подразумевается под выражением "эффект действия"? Слышали ли вы о классическом и неклассическом эффекте АДГ?

Действие антидиуретического гормона (АДГ) проявляется в двух видах эффекта — *классическом* (общеизвестном) и *неклассическом*.

Механизм действия АДГ зависит от рецепторов — V_1 и V_2 . Это пример классического эффекта. Рецепторы V_2 , опосредующие главный физиологический эффект гормона, обнаружены на мембране клеток собира-

тельных трубочек и дистальных канальцев нефрона в почках, которые относительно непроницаемы для молекул воды.

В отсутствие АДГ моча не концентрируется и может выделяться в количествах, превышающих 20 л в сутки (норма — 1,0—1,5 л в сутки). В присутствии АДГ стимулируется реабсорбция воды в дистальных канальцах почки. В результате увеличивается объем циркулирующей крови, повышается артериальное давление, снижается диурез и возрастает относительная плотность мочи. В результате усиленного обратного всасывания воды снижается осмотическое давление межклеточной жидкости.

Связывание АДГ с V_2 стимулирует синтез мембранного белка — аквапорина-2, который перемещается к мембране собирательных канальцев и встраивается в нее, образуя водные каналы (рис. 112).

Это обеспечивает избирательную проницаемость клеток для молекул воды, которые свободно диффундируют в клетки почечных канальцев. Вода выходит из фильтрата в тканевую жидкость коркового и мозгового вещества. Почки выделяют меньший объем более концентрированной мочи.

Ключевые понятия:

- классический и неклассический эффекты
- аквапорин
- вазопрессин
- гипергликемия

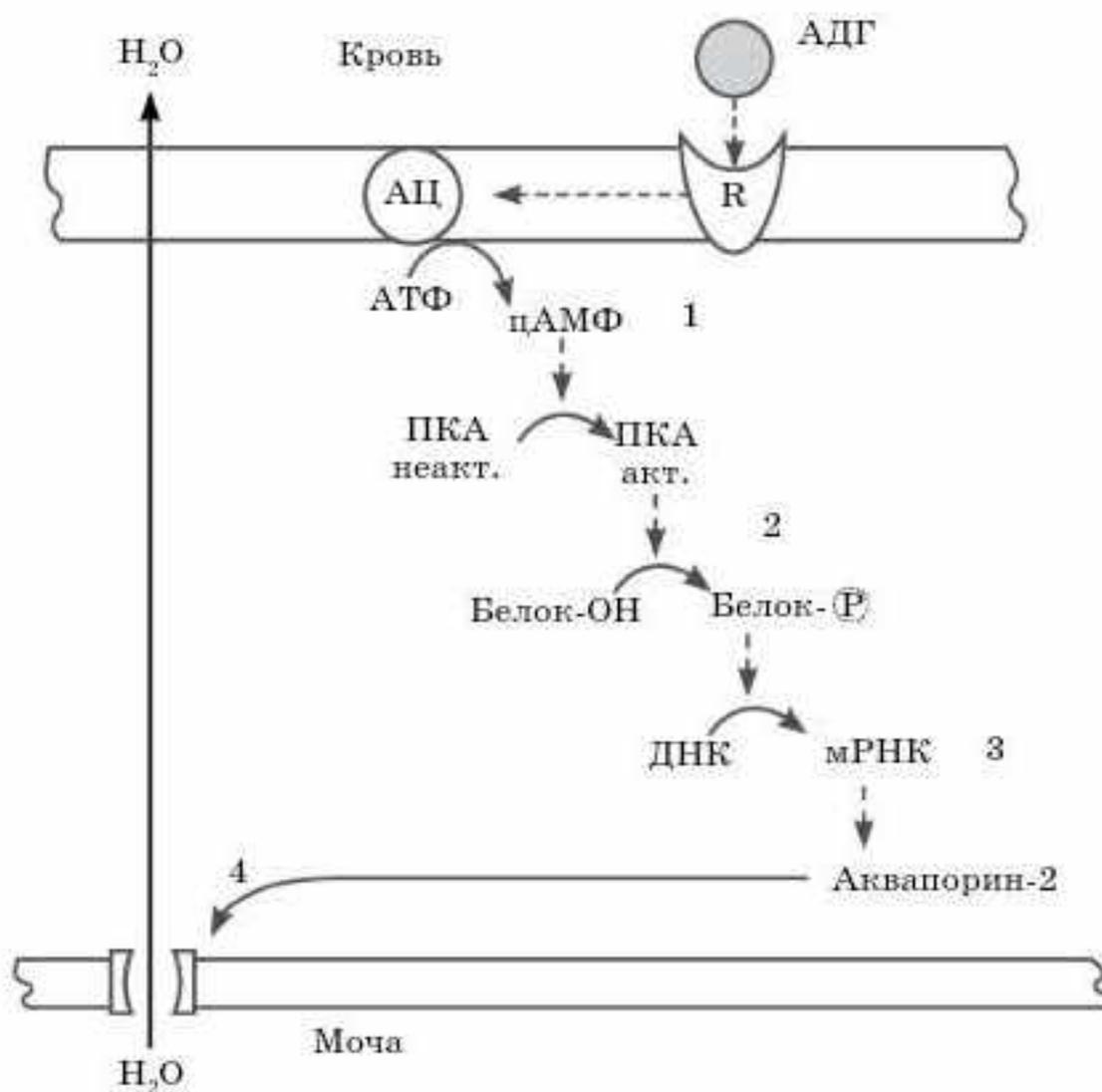


Рис. 112. Биологическое действие АДГ в клетках почечных канальцев.

- 1 — АДГ связывается с мембранным рецептором V_2 , вызывая активацию аденилатциклазы (АЦ) и образование цАМФ;
- 2 — цАМФ активирует протеинкиназу, фосфорилирующую белки;
- 3 — фосфорилированные белки индуцируют транскрипцию гена белка аквапорина;
- 4 — аквапорин встраивается в мембрану клетки почечного канальца

Второй классический эффект АДГ связан с рецепторами типа V_1 , которые локализованы на мембранах гладкомышечных клеток сосудов. При взаимодействии с рецепторами через ряд гидролитических реакций происходит высвобождение ионов кальция из эндоплазматической сети. Результатом действия гормона является сокращение гладкомышечного слоя сосудов. Возникает подъем артериального давления, особенно при стрессе. В связи с тем, что введение АДГ приводит к повышению артериального давления, этот гормон получил также название *вазопрессин*. Но сосудосуживающий эффект АДГ проявляется только при высоких концентрациях гормона (рис. 113).

Неклассические эффекты АДГ проявляются в действиях на механизм памяти и поведенческие аспекты стресса, в повышении болевого порога чувствительности, стимуляции секреции пролактина (гормона лактации). Повышение концентрации АДГ отмечается при депрессии, тревоге, шизофрении.

В костной ткани одним из побочных эффектов проявления действия АДГ является поддержание процесса обновления структур и минерализации кости, за счет стимулирования активности остеобластов.

В сосудистой системе АДГ вызывает образование антигемофильного глобулина А, усиление агрегации и дегрануляции тромбоцитов.

Избыточное количество вазопрессина в крови вызывает метаболические эффекты, которые в печени активируют гликогенолиз. Это означает выход глюкозы в кровь и гипергликемию.

В целом неклассические эффекты действия вазопрессина на гормональный и метаболический статус организма сводятся к гипергликемии и накоплению липидов.



Рис. 113. Регуляция секреции и эффекты антидиуретического гормона

Одним из биологических эффектов АДГ является обеспечение памяти и улучшение обучаемости. Еще его считают “гормоном верности”.

Почки являются главным органом, который регулирует процессы гомеостаза в организме человека путем выделения лишней воды, ненужных для функционирования веществ, определения уровня оптимальной концентрации необходимого состава крови. Это означает, что работа почки — тонкий механизм взаимодействия со всеми органами и системами, учет потребностей и условий жизнеобеспечения.



Проверьте свои знания:



1. В чем проявляется классический эффект АДГ?
2. Каков физиологический эффект в почках при отсутствии АДГ?



1. Опишите механизм суживающего эффекта АДГ.
2. Объясните роль мембранного белка — аквапорина-2.



Проанализируйте неклассические эффекты АДГ и определите конечный результат действия гормона на организм в целом.



Смоделируйте ситуацию: человек испытывает сильную потребность в воде. Как изменяется осмотическое давление крови, к чему это приводит? Какие изменения происходят в структурах нефрона?



Составьте схему “Классический и неклассический эффекты действия АДГ”, укажите органы, на которые действует гормон.

§ 54. ГИПОФУНКЦИЯ. ГИПЕРФУНКЦИЯ

Сегодня на уроке вы:

- изучите гипофункцию и гиперфункцию антидиуретического гормона (АДГ);
- научитесь объяснять роль антидиуретического гормона в контроле воды.

Знаете ли вы?

- Что означает “гипофункция” и “гиперфункция”? Каковы их последствия? В чем они проявляются?

Основными функциями вазопрессина или антидиуретического гормона (АДГ) являются сохранение воды в теле и сужение кровеносных сосудов. Большая часть гормонов синтезируется нейронами ядра гипоталамуса и накапливается в задней доле гипофиза, откуда секретировается в кровь (рис. 114).

Ключевые понятия:

- гипофункция
- гиперфункция
- несахарный диабет
- синдром Пархона

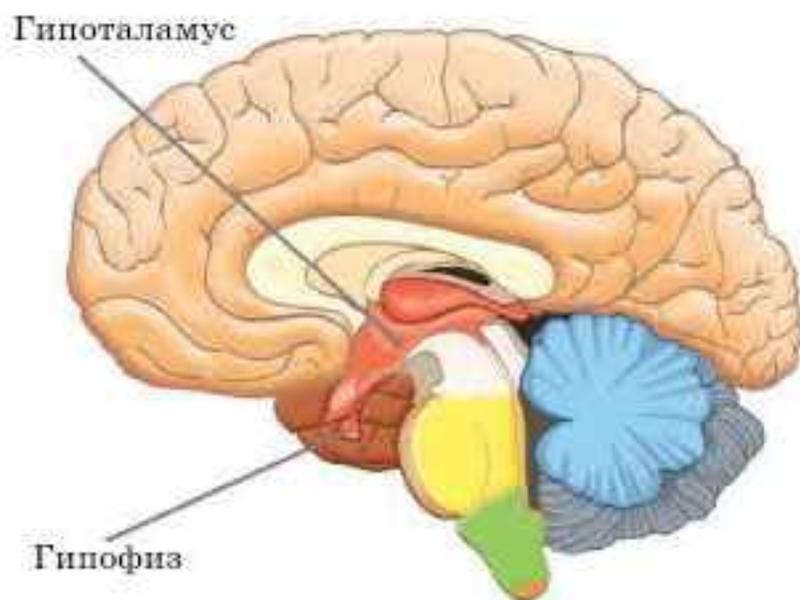


Рис. 114. Головной мозг

Нарушения функций гипоталамо-гипофизарной системы характеризуются разнообразными клиническими проявлениями.

Гипофункция может быть следствием уменьшения или полного подавления продукции гормона, что ведет к резкому снижению функции периферической зоны желез.

В 1674 г. Томас Уиллис разделил диабет на *сахарный* (diabets mellitus) и *несахарный* (diabets insipidis).

Несахарный диабет (гипоталамическая форма) обусловлен абсолютным дефицитом антидиуретического гормона. Дефицит вызван дисфункцией задней доли гипофиза и нарушениями в системе передачи гормонального сигнала. При этом происходит нерегулируемая экскреция воды, а наиболее опасным последствием является дегидратация организма.

Под названием “несахарный диабет” объединяют заболевания с разной этиологией. Так, основными причинами центрального или первичного несахарного диабета могут быть нарушения синтеза или повреждения гипоталамуса, например, в результате черепно-мозговой травмы, опухоли, инфекции.

Почечный (нефрогенный) несахарный диабет развивается вследствие генетической патологии рецепторов АДГ почечных канальцев. В результате появляется неспособность почек реагировать на гормон. Наследуется как рецессивный признак, сцепленный с полом, который выявляется только у лиц мужского пола.

Дефицит вазопрессина приводит к уменьшению реабсорбции воды в дистальных отделах извитых канальцев почек, вызывает увеличение диуреза (полиурию), достигающую в сутки 4—8 л. Обезвоживание организма сопровождается раздражением центра жажды в гипоталамусе, следствием чего является жажда — *полидипсия*, т. е. уменьшение секреции АДГ приводит к усиленному потреблению воды. Если человек с несахарным диабетом не имеет возможности пить воду, обезвоживание начинает стремительно усугубляться: появляются слабость, головокружение, головная боль, тахикардия. В процессе прогрессирования заболевания появляются и другие симптомы: вялость, сниженная работоспособность, сухость кожных покровов и слизистых оболочек, хрупкость ногтей из-за обезвоживания, частая смена настроения.

Такое тяжелое заболевание, как несахарный диабет, поддается гормональной коррекции путем применения синтетических аналогов, соблюдения специальной диеты с низким содержанием соли и высоким уровнем углеводов. При несахарном диабете пищу нужно принимать часто и небольшими порциями.

Гиперфункция вазопрессина связана с избыточной секрецией АДГ, которая возникает в результате гормонпродуцирующих опухолей, нарушений центральной нервной системы, вызванных инфекционными заболеваниями. Примером гиперфункции служит синдром Пархона.

Рост осмотического давления внутренней среды организма приводит к повышенной продукции АДГ, который, уменьшая диурез, задерживает в организме воду (в виде отеков различной локализации), способствует гипонатриемии — снижению содержания натрия в крови, повышению осмотического давления мочи. Количество выделяющейся мочи снижается, вес человека увеличивается. В целом развивается депрессия, ощущается вялость, наблюдаются мышечные спазмы, сбои в памяти. Если лечение синдрома Пархона своевременно не началось, состояние человека ухудшается, вплоть до развития отека мозга.

Диета при синдроме Пархона содержит большое количество соли и ограничивает потребление жидкости (не более литра воды в сутки).

В основе лечения и несахарного диабета, и синдрома Пархона лежит работа с причинами, вызвавшими гормональный сбой. Чем раньше начнется лечение, тем больше шансов полностью восстановить нормальную выработку вазопрессина.



Проверьте свои знания:



1. В чем проявляется действие антидиуретического гормона?
2. Назовите причины гипофункции АДГ.
3. Каковы причины несахарного диабета?
4. Назовите возможные причины гиперфункции.



Заполните в тетради таблицу, сравнивая гипофункцию и гиперфункцию АДГ:

№	Параметры сравнения	Гипофункция	Гиперфункция
1	В каком количестве выделяется АДГ?		
2	Причины нарушений продуцирования гормона		
3	Как называется заболевание?		
4	К какому результату приводит нарушение в синтезе гормона?		
5	Клиническая картина в организме человека при нарушениях		
6	Какая диета рекомендуется?		



Проанализируйте следующую ситуацию:

Анализ результатов исследования показал, что осмотическая концентрация мочи утренней порции у одного обследуемого составляет 280 мосмоль/л, у другого — 250 мосмоль/л. Через час после подкожного введения 5 единиц водного раствора вазопрессина осмотическая концентрация мочи у первого составила 280 мосмоль/л, у второго — 600 мосмоль/л. Объясните, каковы возможные причины проявления разного эффекта у обследуемых после инъекции.



Подготовьте реферат о заболеваниях, возникших как результат гипофункции и гиперфункции.



Как вы думаете, можно ли рассматривать гипофункцию и гиперфункцию только как следствия нарушения функций гипоталамуса и гипофиза или есть другие причины? Ответ аргументируйте.

§ 55. ИСКУССТВЕННОЕ ОЧИЩЕНИЕ КРОВИ И ДРУГИХ ЖИДКОСТЕЙ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ТЕЛА

Сегодня на уроке вы:

- изучите искусственное очищение крови и других жидкостей человеческого тела;
- научитесь объяснять механизм диализа.

Знаете ли вы?

- В каких случаях и какими способами производится искусственное очищение крови? На каких принципах основано это действие?

Ключевые понятия:

- детоксикация
- токсины
- гемофильтрация
- плазмаферез
- гемодиализ
- гемосорбция
- гемодиллюция
- перитонеальный диализ

Большинство заболеваний своей причиной или следствием имеют интоксикацию — *эндогенную* или *экзогенную*. Все мероприятия, конечной целью которых является прекращение действия токсинов и их удаление из организма, объединяются в группу методов искусственного очищения крови. В случае повреждения выделительных органов и нарушения их функций эти методы дают возможность временного их замещения.

Почти все методы искусственного очищения крови основаны на использовании трех процессов — разведения, диализа и сорбции (рис. 115).

Разведение — процесс разбавления биологической жидкости, в которой содержатся токсины, другой биологической жидкостью или искусственной средой с целью снижения концентрации токсинов и удаления их из организма.

Диализ — процесс удаления низкомолекулярных веществ, который основан на свойстве полупроницаемых мембран пропускать частицы

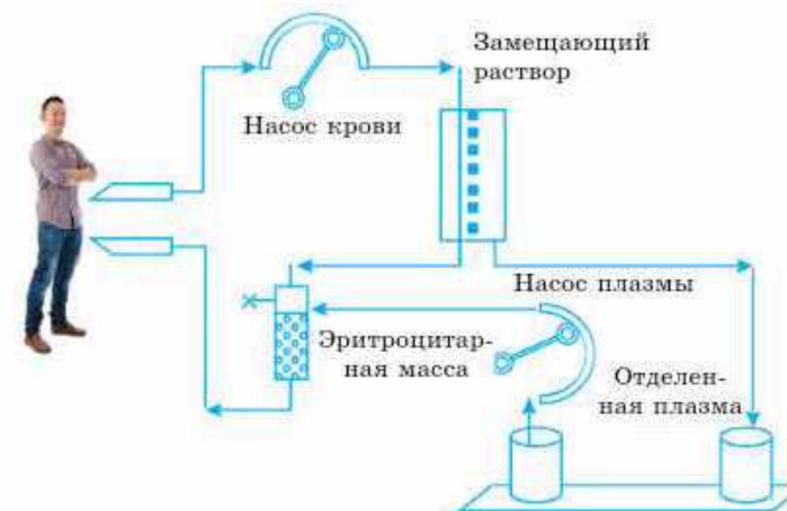


Рис. 115. Искусственное очищение крови

и ионы размером до 500 А и задерживать коллоидные частицы и макромолекулы.

Сорбция — процесс поглощения молекул газов, паров и растворов поверхностью твердого тела или жидкости. При этом задействовано два компонента: адсорбент (поглощающее вещество) и адсорбат (поглощаемое вещество).

К основным методам искусственного очищения крови и других жидкостей тела относятся: инфузионная терапия, гемодиллюция, форсированный диурез, энтеросорбция, перитонеальный диализ, гемосорбция, гемодиализ, плазмаферез, гемофильтрация, гемодиафильтрация.

Инфузионная терапия — метод применения средств (сывороточного альбумина), которые нейтрализуют токсические вещества, способствуют переходу жидкости из внесосудистых пространств в сосудистое русло, что приводит к снижению концентрации токсических веществ и уменьшению отека тканей.

Гемодиллюция, или *управляемое разбавление крови*, — метод с использованием плазмозамещающих растворов, таких как альбумин, гемодез, протеин, желатиноль.

Метод форсированного диуреза основан на трехэтапных процессах — предварительной водной нагрузки, введении диуретических веществ, коррекции электролитного состава.

При гнойно-воспалительных заболеваниях бактериальные токсины попадают из крови в желудочно-кишечный тракт. Поэтому в этом случае целесообразно применение *энтеросорбции* как метода общей детоксикации организма.

Перитонеальный диализ — метод промывания брюшной полости через катетер диализирующим раствором — для уменьшения микробного загрязнения.

Гемодиализ — фильтрация плазмы крови через полупроницаемую мембрану аппарата «искусственная почка». Лечение поддерживающим

гемодиализом проводят не реже трех раз в неделю с длительностью одной сессии 4 ч.

При острых отравлениях, поражениях печени с выраженной интоксикацией применяют метод *гемосорбции* — очищения крови от токсичных веществ путем прокачивания ее через колонку с сорбентом (активный уголь, ионнообменные смолы) вне организма. Введенные в кровеносные сосуды специальные иглы или сосуды подсоединяют к аппарату для гемосорбции.

Принцип плазмафереза заключается в заборе от больного определенного количества крови, выделении из него клеточных элементов (сепарация), затем — введении этих элементов обратно в кровь, но без плазмы. Механизм складывается из двух основных факторов — механического удаления из организма вместе с плазмой токсических продуктов и возмещения недостающих жизненных компонентов внутренней среды организма путем переливания свежей донорской плазмы.

Гемофильтрация — метод очищения крови посредством ее фильтрации через высокопроницаемые мембраны с одновременным замещением удаляемого фильтрата специальным раствором. Фильтрация осуществляется благодаря конвекционному перемещению растворенных в плазме веществ под действием трансмембранного давления, как в почечных клубочках.

Гемодиафильтрация — метод, основанный на использовании и гемодиализа, и гемофильтрации.

К настоящему моменту медицина располагает значительным числом методов детоксикации. Постоянно разрабатываются новые способы, более эффективные и рациональные.



Проверьте свои знания:



1. Объясните значение терминов *интоксикация*, *детоксикация*.
2. Определите, в каком случае проводят искусственное очищение крови.
3. Что лежит в основе искусственного очищения крови?



Объясните значение каждого метода искусственного очищения крови.



Проанализируйте методы очищения крови и определите значение конечного результата для организма.



1. Подготовьте электронную презентацию о методах очищения крови, используя дополнительную литературу.
2. Порассуждайте, что будет, если не произвести очищение жидкостей в организме.



1. Выскажите свое мнение: для чего нужно проводить процедуру очищения крови?
2. Порассуждайте, какие еще жидкости и когда требуют искусственного очищения?

§ 56. ПРИНЦИП ДЕЙСТВИЯ ДИАЛИЗА

Сегодня на уроке вы:

- изучите принцип действия диализа;
- научитесь объяснять механизм диализа.

Знаете ли вы?

- Что такое диализ? Что нужно для проведения этой процедуры?

Почки отвечают за множество процессов. Во-первых, они являются центральным органом мочевыделительной системы, очищают организм от лишней жидкости, токсинов, солей. Во-вторых, именно почки синтезируют гормон ренин, который отвечает за баланс крови и воды, ответственны за артериальное давление. Сбой в работе почек может привести к серьезным проблемам и смерти.

Сегодня существует процедура очищения крови без помощи почек. Данный способ называется *диализом*. Применяют его, когда функции главного органа мочевыделительной системы утрачены на 85%. Принцип действия диализа основан на законах осмоса и диффузии. Для того чтобы эти законы действовали, необходимы очень тоненькие мембраны, проницаемые только для воды и определенных веществ, растворенных в ней. Когда с обеих сторон этих мембран образуется различная концентрация жидкости, тогда эти жидкости пытаются проникнуть сквозь мембрану, чтобы выровнять уровень концентрации и установить равновесие.

Диализ — это очистка коллоидных растворов и субстанций высокомолекулярных веществ от растворенных в них низкомолекулярных соединений при помощи полупроницаемой мембраны. Диализ — это избирательная диффузия, в переводе с греческого языка означает “проникновение”. С физической точки зрения диализ — это свободная диффузия, сочетающаяся с фильтрацией вещества через полупроницаемую мембрану. Размер пор мембран (5 нм) позволяет проникать через них только свободным молекулам, не связанным с белком и подходящим по своим размерам к величине пор данной мембраны. Только концентрация не связанной с белком части токсичного вещества является исходной для количественной оценки возможного эффекта любого диализа, так как характеризует способность химического вещества проходить через мембраны. При диализе работают два раствора — диализируемый и диализирующий (растворитель).

Ключевые понятия:

- диализ
- диализатор
- осмос
- диффузия
- капиллярные диализаторы

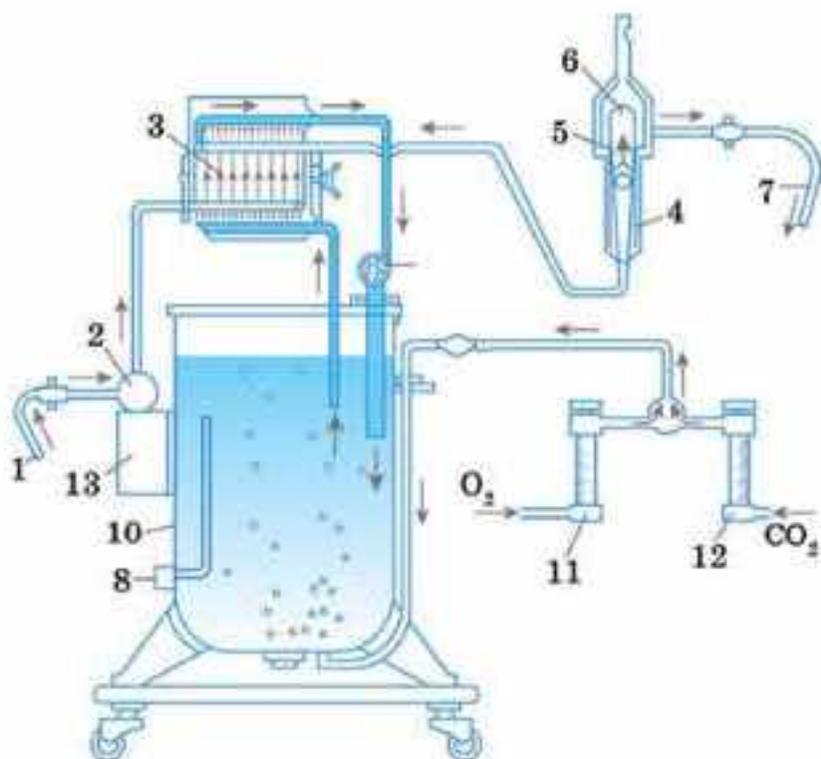


Рис. 116. Схема аппарата "искусственная почка":

- 1 — катетер; 2 — насос по крови; 3 — диализатор; 4 — измеритель производительности; 5 — фильтр; 6 — воздухоулавливатель; 7 — катетер возврата крови больному; 8 — нагреватель; 9 — насос по диализируемой жидкости; 10 — бак для диализирующего раствора; 11 — ротаметр по кислороду; 12 — ротаметр по углекислоте; 13 — гидропровод перфузионного насоса

Диализат — одна из жидкостей, участвующих в процессе диализа. Другой жидкостью является кровь. Термин "диализат" позаимствован из физической химии и относится к жидкостям и растворам, проходящим сквозь полупроницаемую мембрану. В качестве мембран обычно используют естественные мембраны (серозные оболочки, базальная мембрана почечных клубочков, плевра, брюшина) и искусственные (целлофан, купрофан). Первоначально диализаторы состояли из целлюлозной трубки, обернутой вокруг небольшого барабана, который частично погружался в емкость с диализатом. Диализат состоит из физиологического раствора поваренной соли. Когда барабан вращался, происходила диффузия веществ из крови в диализат, и наоборот.

В настоящее время диализат состоит и из бикарбоната или ацетата натрия, хлорида кальция, калия, магния. Может быть добавлена глюкоза. *Главная функция диализата — удалять из крови вредные вещества и сохранять полезные.* Приборы, работающие с использованием мембран, называются *диализаторами* (рис. 116, 117).

Различают два вида диализаторов — пластинчатые и диализаторы из полых волокон. *Пластинчатые диализаторы* — это несколько параллельных пластин с ребрами и складками в них, вдоль которых и течет диализат. Между ребрами и потоком крови располагается полупроницаемая мембрана. Преимуществом этих диализаторов является

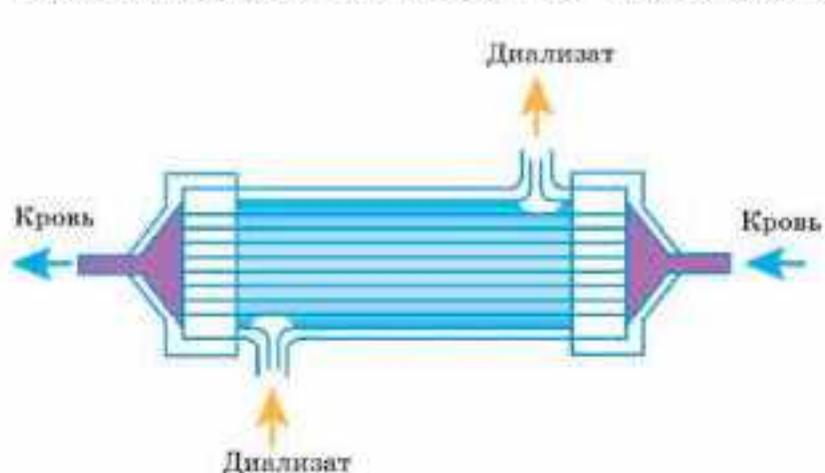


Рис. 117. Капиллярный диализатор

низкое сопротивление потоку крови, поэтому отпадает необходимость в применении раствора, препятствующего свертыванию крови. К тому же уровень фильтрации легко контролируется.

В диализаторах из полых волокон кровь и диализат текут в противоположных направлениях.

Представляют собой цилиндр, наполненный тысячами тонких волокон. Кровь, попадая в диализат с одного конца, проходит сквозь эти волокна. В то же время с другого конца навстречу крови подается диализат. Это позволяет сохранять диализат свежим при постоянной циркуляции.

Самыми эффективными и безопасными являются капиллярные диализаторы, мембрана которых представляет собой волокна диаметром 200 микрометров и выполнена из синтетических, биологически инертных материалов. Внутри них течет кровь, а снаружи волокна омывает диализирующий раствор. Прибор с помощью такой очистки способен взять на себя основную долю работы почек. Жидкости для диализа насыщены минеральными солями, что позволяет получить раствор с естественной для человека концентрацией этих веществ.

С помощью диализа можно поддерживать нормальное состояние организма человека. Принцип его работы такой, как у здоровых почек: хорошо удаляет шлаки из организма, не допускает накопления лишних солей, поддерживает кровь в нормальном состоянии, контролирует артериальное давление.



Проверьте свои знания:



1. Определите сущность процедуры диализа.
2. Назовите условия проведения диализа.
3. Объясните значение понятий *диализат* и *диализатор*.



1. Объясните механизм диализа.
2. Опишите, каким характеристикам должна соответствовать мембрана при диализе.



1. Проанализируйте возможный эффект процедуры диализа и определите, от чего это зависит.
2. Объясните, почему при диализе важно правильно подобрать состав диализата.



- Систематизируйте материал о диализаторах, опишите достоинства и недостатки каждого вида. При работе используйте дополнительную литературу.



1. Выскажите свое мнение: для чего и в каком случае нужно проводить процедуру диализа?
2. Обоснуйте гигиенические требования при проведении диализа.

§ 57. МЕТОДЫ ДИАЛИЗА: ПЕРИТОНЕАЛЬНЫЙ, ГЕМОДИАЛИЗ

Сегодня на уроке вы:

- изучите методы диализа: перитонеальный, гемодиализ;
- научитесь объяснять механизм диализа.

Знаете ли вы?

- Чем отличается перитонеальный диализ от гемодиализа? В чем преимущества и недостатки этих методов очищения крови?

Ключевые понятия:

- перитонеальный диализ
- гемодиализ
- искусственная почка
- диализат
- циклер
- катетер

Для того чтобы очистить организм от ненужных токсинов и вредных шлаков, используют специальную аппаратуру, которая для этого предназначена. Такими аппаратами являются “искусственная почка” или свойства человеческой брюшины, которые выступают в роли естественной биологической мембраны. Соответственно, от того, какая

технология нужна человеку для очищения организма, различают два вида диализа почек — перитонеальный и гемодиализ.

Перитонеальный диализ проводится хирургическим путем под местным наркозом. Прямо в брюшную полость больного вводится (имплантируется) пластиковый катетер (гибкая силиконовая трубка длиной 30 см и диаметром с карандаш), по которому пропускается 1—2 л раствора глюкозы, соли и других необходимых веществ. Имплантированный катетер для крепления имеет специальные манжеты, расположенные под кожей. С течением времени они обрастают тканью, что служит дополнительной гарантией надежности крепления. Смещение катетера может привести к повреждению кожи в точке выхода, а это способно повлечь за собой инфицирование. Соблюдение правил личной гигиены в повседневной жизни является лучшим способом от заражения брюшины, т. е. перитонита (рис. 118).

Действие диализа основано на том, что полость живота внутри покрыта мембраной, которая выступает в качестве фильтра. Через катетер в брюшную полость поступает диализирующий раствор. Происходит обмен между раствором и кровью больного, в результате чего удаляются вредные вещества и избыток воды. Раствор находится там несколько часов, а затем сливается. При этом брюшина форменных элементов крови и питательных веществ не пропускает. Таким образом, они остаются в тканях организма человека. Процесс замены старой диализной жидкости свежей называется *обменом*. Повторяют его 4—5 раз в день, каждый обмен занимает 20—30 мин.

Перитонеальный диализ применяется при пересадке почки до начала функционирования новой почки (рис. 119).

Различают непрерывный амбулаторный, неизменный циклический — заполнение и спускание раствора из брюшной полости автоматически выполняет прибор (циклер), подключенный к катетеру; дискретный — диализ можно провести и на дому.

Противопоказаниями для проведения данного способа очищения крови являются: наличие спаек в брюшной полости, низких фильтрационных характеристик серозной оболочки, ожирения, гнойных заболеваний кожи в области брюшной стенки, психических расстройств.

При выполнении *гемодиализа* кровь очищается за границами человеческого тела искусственной почкой. Этот способ диализа эффективнее, чем перитонеальный. Применяют его при хронических и неизлечимых заболеваниях почек. Впервые сеанс гемодиализа был проведен в Страсбурге в 1911 г.

При выполнении гемодиализа кровь из организма человека направляется в аппарат искусственной почки (рис. 119). Этот аппарат образуют спирали, напоминающие мембраны кишок, которые все время омывает специальная жидкость. Для одной процедуры необходимо около 100—200 мл диализной жидкости. Кровь течет по тоненьким спиральям, в диализную жидкость попадают шлаки,

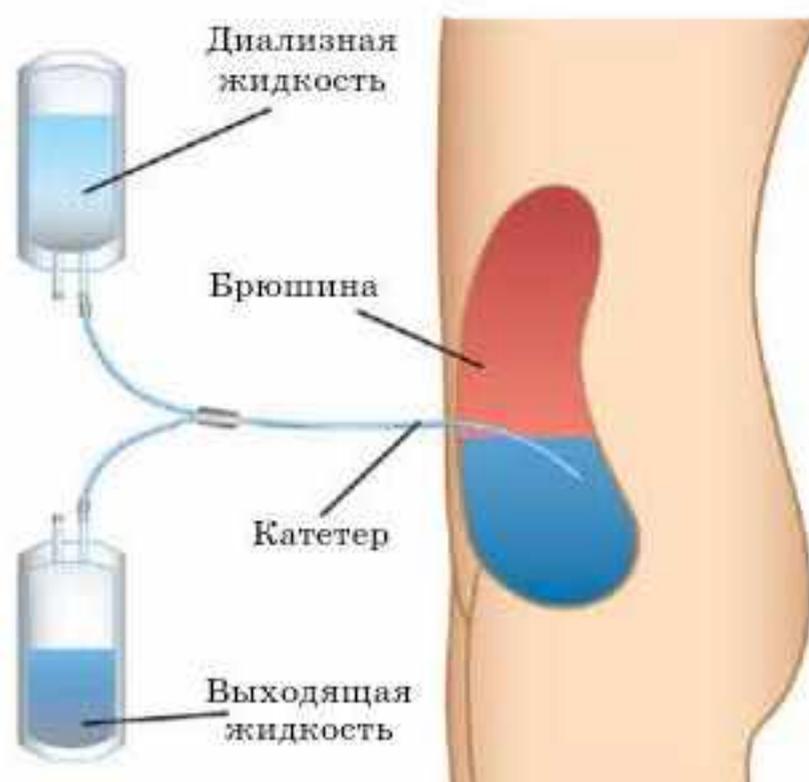


Рис. 118. Перитонеальный диализ при хронической почечной недостаточности

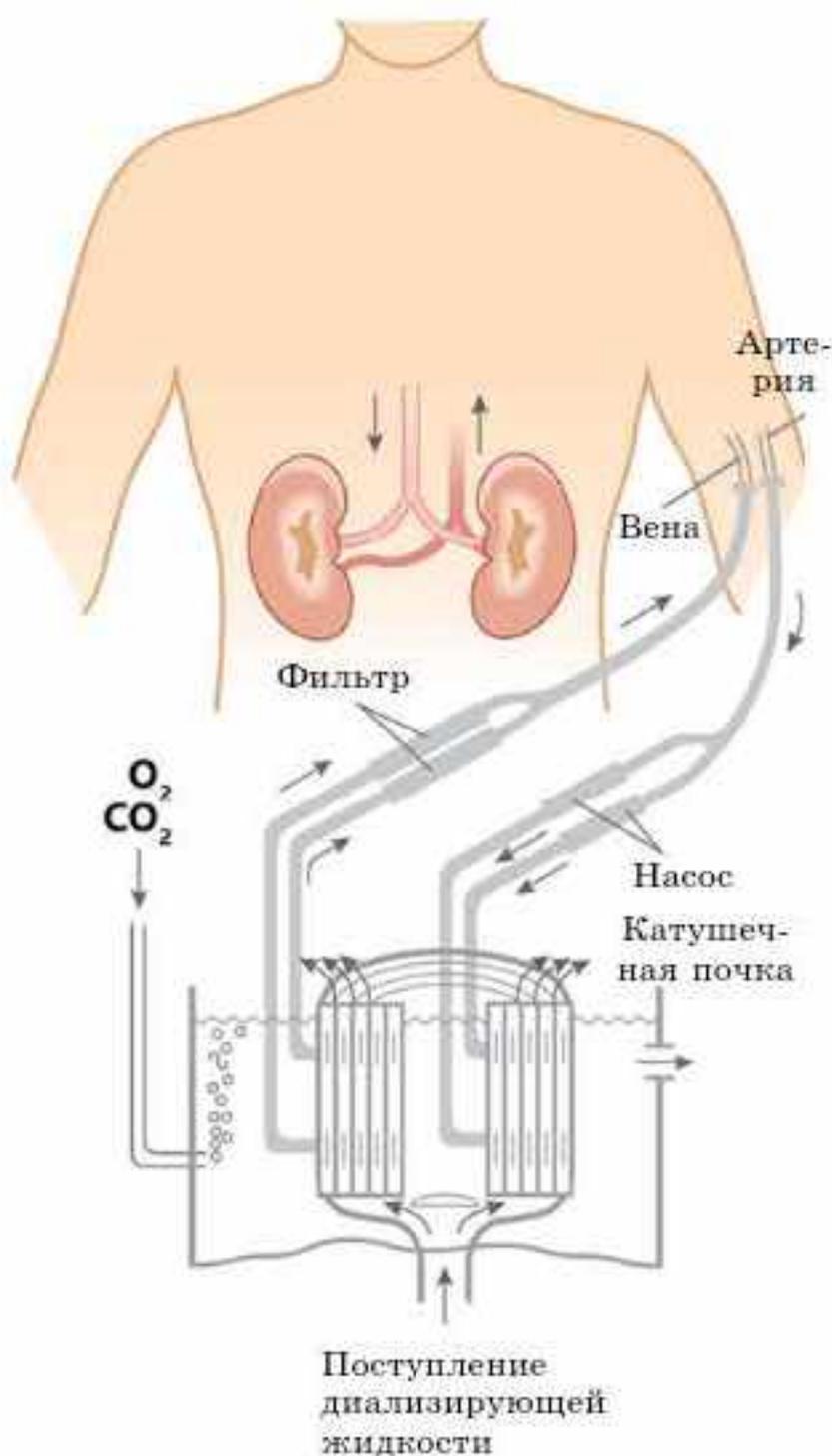


Рис. 119. Схема искусственной почки, присоединенной к больному

которые вымываются. В начале гемодиализа пациенту в вену на руке вводят тонкую иглу. Из нее по катетеру кровь поступает при помощи насоса в диализатор, который крепится на баке, вмещающем 110 л диализирующего раствора. Проходя между целлофановыми пластинами диализатора, кровь больного через мембрану соприкасается с протекающим навстречу диализирующим раствором. После диализатора кровь попадает в измеритель производительности и далее через фильтр и воздухоулавливатель (улавливаются сгустки крови и воздух) по катетеру возвращается в венозную систему. Протекающая диализирующая жидкость стандартна и содержит все основные ионы крови, глюкозу соответствующей концентрации. Раствор автоматически подогревается до $t\ 38^\circ$ градусов и насыщается карбогеном до $pH = 7,4$. После подключения аппарата в ток крови вводят гепарин для уменьшения свертываемости крови и профилактики тромбообразования. После гемодиализа действие гепарина в крови больного нейтрализуют введением раствора протаминсульфата. Гемодиализ проводят в течение 4—12 час — в зависимости от заболевания и состояния больного. Все части аппарата, соприкасающиеся с кровью больного, должны быть силиконированы и стерилизованы.

Скорость кровотока в диализаторе составляет 250—300 мл/мин.

Соединение аппарата с больным осуществляется двумя методами: *артериально-венозным* или *вено-венозным*. В первом случае после обнажения артерии (чаще лучевой) забор крови в аппарат производят сосудистым катетером, введенным в ее просвет. Обратное поступление крови из аппарата к больному происходит через зонд, введенный в какую-либо поверхностную вену (локтевую). При вено-венозном способе соединения пункцией или обнажением крупной вены на бедре достигаются зондирование и забор крови из нижней полой вены. Обратное поступление крови происходит через какую-либо вену предплечья.

Важное значение при определении показаний к гемодиализу имеет учет состояния нервной системы, органов дыхания, сердечно-сосудистой системы и функционального состояния печени.

Искусственная почка не может полностью заменить функцию почек, особенно на длительное время, это является одним из важнейших звеньев комплексной терапии. Поддерживать жизнеспособность организма на достаточном уровне удается лишь некоторое время. Иногда искусственная почка является предварительным этапом операции пересадки почки.

Аппарат “искусственная почка” должен отвечать следующим требованиям: высокая интенсивность диализа крови, небольшой объем крови, невысокая стоимость, простота и безопасность обращения с аппаратом.

Выбор человеком вида диализа зависит от лабораторных показателей крови, которые достигли той меры, что свидетельствуют о почечной

недостаточности. Врач только рекомендует эти процедуры, а человек должен решать сам. При проведении диализа необходимо соблюдать особую, рекомендованную врачом, диету.



Проверьте свои знания:



1. Назовите виды диализа.
2. Какой из этих видов диализа более эффективный?



1. Опишите процедуру проведения перитонеального диализа.
2. Объясните, что представляет собой гемодиализ.
3. Определите значение термина *катетер*.



1. Проанализируйте, в каких случаях противопоказаны два вида диализа.
2. Объясните последовательные этапы сопутствующих процедур при подключении аппарата "искусственная почка".



Подготовьте реферат или выполните электронную презентацию о современных моделях аппарата "искусственная почка".



1. Проанализируйте два вида диализа и выявите в сравнении их преимущества и недостатки.
2. Порассуждайте, можно ли всю жизнь быть зависимым и привязанным к перитонеальному диализу или искусственной почке. Существуют ли другие альтернативные способы решения проблемы очищения крови?

§ 58. ХРОНИЧЕСКАЯ ПОЧЕЧНАЯ НЕДОСТАТОЧНОСТЬ

Сегодня на уроке вы:

- изучите хроническую почечную недостаточность;
- научитесь объяснять хроническую почечную недостаточность.

Знаете ли вы?

- При каких нарушениях наступает хроническая почечная недостаточность? Каковы признаки ее проявления?

Почечная недостаточность — это нарушение выделительной (экскреторной) функции почек с накоплением в крови азотистых шлаков, в норме удаляемых из организма с мочой.

Хроническая почечная недостаточность — это синдром необратимого нарушения функции почек, которое наблюдается в течение трех и более месяцев. Возникает

Ключевые понятия:

- почечная недостаточность
- креатинин
- мочевины
- гепаторенальный синдром
- проба Реберга — Тареева
- УЗИ



Рис. 120. Реакция на хроническую почечную недостаточность

в результате прогрессирующей гибели нефронов, как следствие хронического заболевания почек — формирование уремии, связанного с накоплением в организме и токсическим действием продуктов азотистого обмена — мочевины, креатинина, мочевой кислоты. В развитии почечной недостаточности наиболее важным моментом является медленное, скрытое на-

рушение почечных функций, о которых больной обычно не подозревает. Современные методы обследования позволяют выявить скрытую стадию, чтобы врач-клиницист смог предпринять профилактические и лечебные мероприятия, направленные на предупреждение преждевременного развития терминальной стадии почечной недостаточности.

Почки обладают значительными резервными возможностями, о чем свидетельствует сохранение и поддержание жизни организма даже при потере 90% нефронов. Процесс адаптации осуществляется за счет усиления функции сохранившихся нефронов и перестройки всего организма. При прогрессирующей гибели нефронов снижается скорость клубочковой фильтрации, нарушается водно-солевой, электролитный баланс, происходит задержка в организме продуктов метаболизма (рис. 120).

Основные причины: поражение клубочкового аппарата почек, вирусный гепатит “В” или “С”, сахарный диабет 1 и 2 типа, малярия, хронический пиелонефрит.

Симптомы заболевания в начальной стадии не проявляются. Только при потере 80—90% нефронов появляются признаки хронической почечной недостаточности — слабость, утомляемость, никтурия — учащенное ночное мочеиспускание, полиурия — выделение 2—4 л мочи в сутки, кожный зуд, мышечные подергивания. Со временем, по мере прогрессирования почечной недостаточности, нарастает количество симптомов — сухость и горечь во рту, отсутствие аппетита, боли и тяжесть в подложечной области, одышка, повышение артериального давления. Нарушается свертываемость крови, в результате чего появляются носовые и желудочно-кишечные кровотечения, кожные кровоизлияния.

Одним из характерных и постоянных признаков хронической почечной недостаточности является анемия. Уже при скорости клубочковой фильтрации 40 мл/м анемия может быть обусловлена гемолизом, приводящим к сокращению жизни эритроцитов, и недостаточной выработкой

почкой эритропоэтина, который регулирует эритропоэз. Кроме того, развитие уремической интоксикации подавляет способность костного мозга адекватно реагировать на эритропоэтин.

На поздних стадиях возникают приступы сердечной астмы и отека легких, нарушения сознания, вплоть до коматозного состояния.

Одной из причин почечной недостаточности может быть прогрессирующее поражение печени. Такое сочетание называют *гепаторенальным синдромом*. Болезнь развивается при запущенном циррозе печени, осложнении гепатита.

Диагностика хронической почечной недостаточности проводится лабораторными исследованиями: общий анализ крови, биохимические анализы крови — уровень продуктов азотистого обмена, анализ мочи, проба Реберга — Тареева на определение скорости клубочковой фильтрации. Среди всех лабораторных показателей именно проба Реберга — Тареева является основной для определения степени почечной недостаточности, так отображается функциональное состояние почек. Дополнительно используются специальные расчетные методы, в которых учитываются возраст, вес тела, пол, уровень креатинина крови. В настоящее время применяется термин “хроническая болезнь почек” с обязательным указанием стадии развития. Различают пять степеней поражения почек.

На первых трех стадиях наряду с лечением основного заболевания проводят купирование обострения воспалительного процесса в почках, применяют препараты для снижения темпов прогрессирования почечной недостаточности, выявляют и лечат инфекционные и сердечно-сосудистые осложнения.

Диагностика заболевания включает такие инструментальные исследования, как ультразвуковое (УЗИ) мочевыводящей системы с определением почечного кровотока, пункционная биопсия почек, рентгенологические (только на ранних этапах развития болезни).

На поздних стадиях почечной недостаточности проводят заместительную терапию — гемодиализ и перитонеальный диализ.



Проверьте свои знания:



1. Дайте определение понятию *почечная недостаточность*.
2. Объясните отличие хронической формы почечной недостаточности.
3. Опишите картину уремии при почечной недостаточности.
4. Какие лабораторные исследования проводятся для диагностирования заболевания?
5. При какой стадии развития почечной недостаточности применяется диализ?



Объясните, почему по мере прогрессирования почечной недостаточности в процесс поражения вовлекаются почти все органы и системы.



Проанализируйте, как влияет заболевание на функции других органов, выявите происходящие в них изменения, нарушения. Заполните в тетради таблицу:

№	Органы	Нарушения



Обсудите признаки хронической почечной недостаточности, выявите причины, ведущие к заболеванию. Сделайте соответствующий вывод об отношении к своему здоровью.



Оцените значение почки для нормальной жизнедеятельности организма.

§ 59. ТРАНСПЛАНТАЦИЯ ПОЧЕК И ДИАЛИЗ

Сегодня на уроке вы:

- изучите трансплантацию почек и диализ;
- научитесь обсуждать преимущества и недостатки трансплантации почек и диализа.

Знаете ли вы?

- Что такое трансплантация почек? Кому можно ее делать? Как связаны между собой диализ и трансплантация почек?

Ключевые понятия:

- трансплантация почки
- трансплантат
- отторжение
- "тройной пакет"
- иммуносупрессивные препараты
- гетеротопическая
- ортотопическая трансплантация почки

Пересадка почки — новый, быстро прогрессирующий метод оперативного лечения терминальной стадии хронической почечной недостаточности. Еще немногим более 15 лет назад все такие больные были обречены на неминуемую смерть. С введением в клиническую практику пересадки почки появилась реальная возможность продлить им жизнь на весьма существенные сроки — от 10—15 лет и более.

Трансплантация почки — хирургическая операция, заключающаяся в пересадке человеку почки, полученной от другого человека — донора. Применяется как метод заместительной почечной терапии при терминальной стадии хронической почечной недостаточности (рис. 121).

Первая хирургическая операция по пересадке почки сделана в 1902 г., когда больной с уремией была пересажена почка свиньи. В 1933 г. впервые была пересажена почка умершего человека. Однако первая успешная пересадка почки выполнена только в 1954 г.

В Казахстане история трансплантологии начинается лишь в 2012 г., хотя первые операции по пересадке органов отечественные врачи начали проводить в конце 70-х гг. В настоящее время в стране намерены

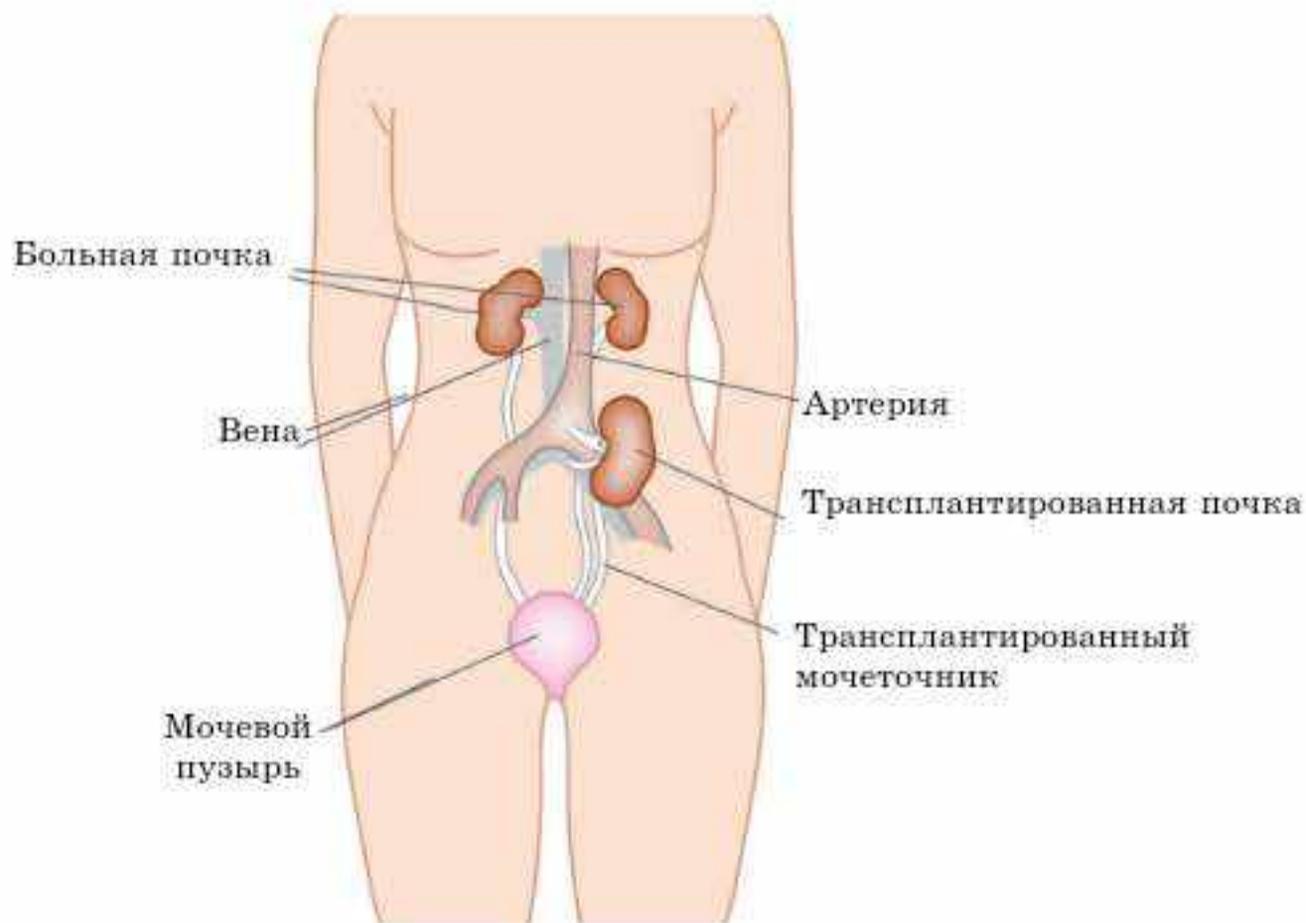


Рис. 121. Трансплантированная почка при типичном расположении

внедрить новый метод трансплантации органов, который позволит пересаживать почки любых доноров.

При трансплантации почек существует ряд противопоказаний: наличие перекрестной иммунологической реакции с лимфоцитами донора — острое отторжение трансплантата и его потеря; злокачественные новообразования, активные инфекции: туберкулез, ВИЧ, инфекция, активная язва желудка; хронические психозы.

Почечный трансплантат может быть получен у живых родственных доноров или неживых. Для его подбора учитывается соответствие групп крови АВО, аллелей HLA, примерное соответствие веса, возраста, пола. Приживаемость трансплантата зависит, таким образом, от иммунологической совместимости донора и реципиента. Чем больше позиций совпадает в тканевом типировании, тем меньше вероятность отторжения. Наиболее благоприятными донорами являются однояйцевые близнецы, далее следуют родные братья и сестры, родители, дальние родственники, затем — живой неродственный донор.

После или в процессе изъятия почечного трансплантата производится его холодовая фармакоконсервация. Для сохранения жизнеспособности донорского органа он должен быть отмыт от крови и перфузирован консервирующим раствором. Чаще всего хранение трансплантата идет по бесперфузионной методике в системе “тройных пакетов” — отмытый консервирующим раствором орган помещают в стерильный полиэтиленовый пакет с консервантом. Этот пакет помещают в другой, заполненный стерильной снежной кашей (шугой). Второй пакет кладут в третий с ледяным физиологическим раствором. Орган в тройных паке-

тах хранится и транспортируется в термоконтейнере или холодильнике при t 4—6 °С. Наилучшие результаты достигаются при трансплантации почки в первые сутки после ее изъятия (допускается период холодной ишемии максимум 72 ч). Существует методика хранения донорской почки, при которой орган подключают к машине, осуществляющей постоянное пульсационное промывание органа консервирующим раствором. Такое хранение повышает расходы, но позволяет улучшить исход трансплантации.

Трансплантат чаще размещают человеку в подвздошной ямке — из-за более поверхностного расположения подвздошной вены. Правую или левую подвздошные области выбирают в зависимости от того, какая из почек донора берется для трансплантации. Лучше пересаживать перекрестно — левую почку донора в правую подвздошную область, и наоборот. Затем следуют этапы наложения анастомозов: *артериальный* — почечную артерию с подвздошными артериями; *венозный* — почечную вену с подвздошными венами, *мочевой* — мочеточник трансплантата с мочевым пузырем реципиента. После завершения анастомозов производится включение кровотока. Трансплантат размещают так, чтобы вена почки не перекручивалась, артерия делала дугу, а мочеточник лежал свободно и не перегибался. Общепринятой методикой операции является гетеротопическая трансплантация почки. Ортотопическая трансплантация почки на то место, где расположены собственные почки реципиента, значительно опаснее и сложнее гетеротопической, так как околопочечная клетчатка высокочувствительна к инфекции.

Главная опасность заключается в том, что почка может не прижиться. Поэтому больному назначают иммуносупрессивные препараты, которые помогают подавить иммунитет и предотвратить отторжение трансплантата.

При подготовке больных с хронической почечной недостаточностью к трансплантации почки назначают диету, содержащую 40—60 г белка, с ограничением натрия и калия. К поддерживающей диете добавляют поливитамины.

Основным методом подготовки больных к трансплантации является хронический гемодиализ. Для его проведения необходимо создание сосудистого доступа путем подкожной артериовенозной фистулы из антитромбогенных веществ — силастика и тефлона.

Кроме гемодиализа, в период подготовки применяют постоянный амбулаторный перитонеальный диализ. Хирургическим его аспектом является вживление специального катетера из рентгеноконтрастного вещества в брюшную полость.

Техника пересадки почки предъявляет к мастерству хирурга более высокие требования, чем при выполнении других видов хирургического вмешательства. Требуется особенно деликатное обращение с тканями,

оперирование с минимально возможной травмой тканей, особенно тщательный гомеостаз (из-за сниженной свертываемости крови) реципиента. Ни в коем случае нельзя искусственно укорачивать время операции за счет небрежностей в хирургической технике.



Проверьте свои знания:



1. Что такое трансплантация почки?
2. Определите, что учитывается при подборе органа-донора.
3. Как хранится трансплантат?
4. Какие условия нужно соблюдать при размещении трансплантата на теле реципиента?



1. Объясните связь между диализом и трансплантацией почки.
2. Определите этапы работ при трансплантации почки.



1. Проанализируйте, от каких факторов зависит успешность трансплантации почки.
2. Сделайте вывод о преимуществах трансплантации перед диализом, приведите как можно больше аргументов в пользу пересадки органа.



Соберите материал, используя дополнительные источники информации, как решается проблема трансплантации почки в Казахстане, об успешных операциях.



1. Обоснуйте мнение, что одной из гарантий успешной пересадки почки является профессионализм, высокое мастерство хирурга.
2. Оцените возможные негативные последствия для организма при трансплантации почки.

§ 60. ПРЕИМУЩЕСТВА И НЕДОСТАТКИ ТРАНСПЛАНТАЦИИ ПОЧЕК

Сегодня на уроке вы:

- изучите преимущества и недостатки трансплантации почек;
- научитесь обсуждать преимущества и недостатки трансплантации почек и диализа.

Знаете ли вы?

- В чем преимущества трансплантации почек? Каковы недостатки?

Пересадка почки показана больным с терминальной стадией хронической почечной недостаточности, у которых все возможные методы консервативной терапии оказались неэффективными, поэтому требуется новый, более прогрессивный метод оперативного лечения — трансплантация почки.

Гемодиализ (искусственная почка) — изобретение, позволяющее продлить жизнь пациента с терминальной стадией хронической по-

чечной недостаточности. Но такой больной “привязан” к диализному центру. Он не может никуда отлучиться больше, чем на один день. Пропуск даже одной процедуры диализа может привести к смерти. Пациентов с хронической почечной недостаточностью с каждым годом становится все больше, поэтому вопрос о трансплантации почек сейчас очень актуален.

Главное преимущество этого метода заключается, прежде всего, в продлении жизни больным в 1,5—2 раза. Трансплантация почек — радикальный метод, который существенно улучшает качество жизни человека.

При использовании данного метода возникают трудности. Большинство пациентов с хронической почечной недостаточностью не имеют достаточно молодых и здоровых родственников, способных отдать свой орган без ущерба для здоровья. Одной из проблем трансплантации почек является дефицит донорских органов.

Ожидание подходящего донора — процесс длительный. В настоящее время все большее распространение получает пересадка почки от живого донора, даже неродственного. Это дает бóльший процент приживаемости и более длительную продолжительность жизни. Операцию можно планировать в удобное время, что позволяет больному избежать тягостного ожидания подходящего органа. Появляется возможность пересадки почки до начала гемодиализа, что также дает меньшее количество осложнений.

Следующая трудность заключается в том, что больному для сохранения жизнеспособности трансплантата должен получать довольно токсичную иммунодепрессивную терапию и находиться под наблюдением специалиста. Некоторые лекарства могут давать побочные эффекты, такие, как увеличение веса, деминерализация. Повышается также восприимчивость к инфекциям.

Одним из наиболее частых ограничений для трансплантации почки является возраст. Существовало мнение, что пересадку почек целесообразно выполнять реципиентам в возрасте 15—45 лет, но в связи с успехами трансплантации эти границы расширились. Следует отметить, что при пересадке почки пациентам старше 55 лет результаты будут хуже — за счет возрастания количества тромбов сосудов мозга, инфарктов миокарда, диабета.

При наложении сосудистых анастомозов при операциях на аорте, подвздошных и других сосудах небольшая нечеткость, небрежность может проявиться в нарушении функции трансплантата. Технические погрешности могут проявиться и в отдаленном послеоперационном периоде. На приживаемость трансплантата влияют совокупность опыта и существующих условий в каждом медицинском центре.

По отзывам пациентов, перенесших трансплантацию почки, несмотря на все тяготы подготовки, ожидания, тяжесть самой операции и последующее за ней постоянное лечение, все эти мучения окупаются чувством свободы. Человек ощущает себя полноценным, не привязанным к аппарату диализа. Некоторые люди довольно быстро принимают решение, а другие очень долго идут к нему, ведь бояться операции и возможных осложнений после нее — абсолютно нормальное явление. Принимая решение относительно трансплантации почки, необходимо трезво оценивать положительные и отрицательные стороны, учитывая доступность разных медицинских технологий.

Операция по пересадке почки — высокотехнологичная медицинская помощь. На каждый регион выделяются квоты из государственного бюджета для проведения ее бесплатно нуждающимся пациентам. Однако квот на всех не хватает, многие решаются на платную операцию. Следует отметить, что торговля органами в нашей стране запрещена.



Проверьте свои знания:



1. Почему при хронической почечной недостаточности предпочтение отдается не диализу, а трансплантации почки?
2. Существуют ли при трансплантации почек возрастные ограничения?
3. Почему трансплантация почки от живого донора более успешна?



Объясните, в чем заключаются трудности в послеоперационный период для больного?



Проанализируйте, в каких случаях возможна и даже нужна, а в каких случаях — противопоказана трансплантация почки.



Какие преимущества дает человеку трансплантация почки?



1. Обсудите и дайте определение значению *отторжение органа*.
2. Напишите эссе о требованиях, предъявляемых к человеку, который захотел стать донором почки.



ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБОБЩЕНИЯ И СИСТЕМАТИЗАЦИИ ЗНАНИЙ ПО РАЗДЕЛУ

1. В чем заключается основная функция почек у человека?
2. Из каких этапов состоит процесс мочеобразования?
3. Что такое абсорбция, где протекает, на каком принципе основан процесс?
4. Где осуществляется реабсорбция? В чем сущность процесса?
5. Какие продукты образуются в ходе абсорбции и реабсорбции?
6. Где вырабатывается АДГ? Какой процесс в организме регулирует?
7. Назовите органы-мишени для АДГ.
8. От каких факторов зависит проявление классического эффекта АДГ?
9. В чем проявляются неклассические эффекты АДГ на метаболическом уровне?
10. В каком случае в организме АДГ не секретруется?
11. С какими причинами связаны гипофункция и гиперфункция?
12. Назовите способы искусственного очищения крови.
13. Что такое *хроническая почечная недостаточность*?
14. К каким изменениям в работе почек приводит недостаточное функционирование выделительной системы?
15. Объясните, в чем сущность перитонеального диализа и гемодиализа.
16. Что является обязательным элементом (условием) при проведении диализа?
17. В каком случае возникает необходимость трансплантации почки? В чем ее преимущества по сравнению с гемодиализом?
18. Установите соответствие между понятием и его определением:

№	Понятие	Определение
1	Клубочковая фильтрация	а) отдел нефрона, участвующий в фильтрации
2	Реабсорбция	б) название клубочкового фильтрата
3	Вазопрессин	в) процесс образования первичной мочи
4	Гипоталамус	г) обратное всасывание нужных веществ из фильтрата в кровь
5	Почечный клубочек	д) гормон регуляции водного баланса в организме
6	Первичная моча	е) гормон регуляции концентрации ионов натрия в крови
7	Почечные канальцы и собирательная трубка	ж) центр жажды
8	Альдостерон	з) отдел нефрона, участвующий в канальцевой секреции

19. Восстановите картину в организме человека, вставьте нужные пропущенные слова в тексте:

Если человек испытывает жажду, то осмотическое давление крови _____. Это приводит к раздражению _____, расположенных в кровеносных сосудах. Импульсы от них направляются в _____. Оттуда они достигают железы внутренней секреции _____, который _____ выработку _____. Этот гормон, поступая в _____, приносится к _____ и вызывает _____ обратного всасывания _____ в _____. Объем конечной мочи _____. В организме _____ вода и осмотическое давление крови.

20. Ответьте на вопросы и выполните задания:

1. Что такое выделение?
2. Какие органы выполняют выделительную функцию?
3. Что служит основным органом биологической фильтрации?
4. Мочевина в организме образуется при распаде...
5. Мочеточник соединяет почку с...
6. Первичная моча отличается от вторичной...
7. Количество выделяющейся мочи составляет в сутки около...
8. Естественным раздражителем мочеиспускательного рефлекса является...
9. Сколько мочи скапливается в мочевом пузыре?
10. Назовите функции почек.
11. Какие заболевания предшествуют заболеванию почек?
12. Из чего состоит структурная единица почки — нефрон?
13. Центр мочеиспускания расположен в...
14. Какова функция извитого канальца нефрона?
15. Почки в теле человека находятся в...
16. Конечные продукты обмена веществ, вредные для организма, удаляются из него через...
17. Основной структурной функциональной единицей почки является...
18. Что выходит в капсулу из клубочка капилляров?
19. Что возвращается в кровяное русло при образовании вторичной мочи?
20. В какой части почки находятся капсулы нефронов?
21. Чем не регулируется работа мочевыделительной системы?
22. Каково значение всей выделительной системы организма?
23. Из чего образуется моча?
24. Первичная моча отличается от плазмы крови тем, что в первичной моче...
25. В капиллярный почечный клубочек поступает кровь...
26. В сосуде, отходящем от капиллярного клубочка (выносящем сосуде), находится кровь...
27. Сколько мочи скапливается в мочевом пузыре?

ТОЛКОВЫЙ СЛОВАРЬ

Аденозиндифосфат — нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и двух остатков фосфорной кислоты.

Аденозинмонофосфат содержит фосфатную группу, сахар рибозу и азотистое основание аденин (А). АМФ играет важную роль во многих клеточных процессах обмена веществ. АМФ также компонент синтеза РНК.

Активатор — вещество, стимулирующее транскрипцию специфического гена или оперона.

Активный транспорт — это сопряженный с потреблением энергии перенос молекул или ионов через мембрану против градиента концентрации.

Актин и миозин — сократительные белки.

Альдостерон — основной минералокортикостероидный гормон коры надпочечников у человека.

Анаболизм — пластический обмен.

Анаэробное дыхание — это совокупность процессов, осуществляющих окисление органических веществ и получение энергии при отсутствии кислорода.

Антигены — вещества, воспринимающиеся организмом как чужеродные и вызывающие специфическую иммунную реакцию.

Антипорт — перенос другого вещества в противоположном направлении.

Антитела — глобулярные белки, специфически связывающиеся с чужеродными веществами (антителами) и обеспечивающие иммунитет.

Ароморфоз — возникновение в ходе эволюции признаков, которые существенно повышают сложность уровня организации живых организмов.

АТФ — нуклеозидтрифосфат, имеющий большое значение в обмене энергии и веществ в организмах. АТФ — универсальный источник энергии для всех биохимических процессов, протекающих в живых системах, в частности, для образования ферментов.

АТФ-синтетаза — группа ферментов, относящихся к классу гидролаз, синтезирующих аденозинтрифосфат (АТФ) из аденозиндифосфата (АДФ) и неорганических фосфатов.

Аутосомы — неполовые хромосомы, одинаковые у обоих полов.

Аэробное дыхание — совокупность процессов, осуществляющих окисление органических веществ и получение энергии с участием кислорода.

Биотехнология — дисциплина, изучающая возможности использования живых организмов, их систем или продуктов их жизнедеятельности для решения технологических задач, а также возможности создания живых организмов с необходимыми свойствами методом генной инженерии.

Биотический потенциал — это совокупность факторов, способствующих увеличению численности вида.

Вазопрессин, или антидиуретический гормон, — пептидный гормон гипоталамуса, найденный у большинства млекопитающих. В большинстве случаев он содержит аргинин, поэтому может называться вазопрессином аргинина или аргипрессином.

Вегетативное размножение — вид бесполого размножения; размножение с помощью отделения части тела взрослого организма (черенки, почкование) или с помощью видоизмененных частей организма (клубни, луковицы, корневища).

Гаплоидный — имеющий один набор хромосом (n).

Гемицеллюлоза и пектин — растительные гомо- и гетерополисахариды с меньшей, чем у целлюлозы, молекулярной массой (10 000—40 000), состоящие из остатков разных пентоз и гексоз.

Гемоглобин — железосодержащий белок — дыхательный пигмент.

Гемодиализ — метод внепочечного очищения крови при острой и хронической почечной недостаточности.

Гемодилюция — уменьшение количества эритроцитов в плазме, связанное с увеличением общего объема плазмы.

Гемосорбция — метод внепочечного очищения крови от токсических веществ путем адсорбции яда на поверхности сорбента.

Гемофильтрация — метод очищения крови посредством ее фильтрации через искусственные высокопроницаемые мембраны.

Ген — элементарная единица наследственности; участок ДНК, кодирующий одну полипептидную цепь или одну молекулу РНК.

Геном — совокупность молекул ДНК гаплоидного набора хромосом; полный набор генов определенного вида организмов.

Гетерополисахариды — образованы разными мономерными звеньями.

Гибрид — организм, полученный в результате объединения отличающихся друг от друга геномов.

Гипергликемия — это патологическое состояние, сопровождающее сахарный диабет 1-го и 2-го типов, которое характеризуется существенным повышением уровня глюкозы в сыворотке крови.

Гиперфункция — усиление деятельности (функции) какого-либо органа, ткани, системы.

Гипоталамус — небольшая область в промежуточном мозге, включающая в себя большое число групп клеток (свыше 30 ядер), которые регулируют нейроэндокринную деятельность мозга и гомеостаз организма.

Гипотоническая моча — моча, плотность которой ниже плотности плазмы крови.

Гипофункция — недостаточная интенсивность деятельности (функции) какого-либо органа, ткани, системы.

Гликоген — полисахарид, животный крахмал.

Гликолипиды — сложные липиды, образующиеся в результате соединения липидов с углеводами. У гликолипидов имеются полярные “головы” (углевод) и неполярные “хвосты” (остатки жирных кислот). Благодаря данному свойству, гликолипиды вместе с фосфолипидами входят в состав клеточных мембран.

Глобулярные белки — белки, представляющие собой клубочек.

Гомеостаз — способность биологических систем поддерживать постоянство своего состава и свойств.

Гомологичные хромосомы — пара хромосом диплоидной клетки, содержащих одинаковый набор генов и имеющих одинаковую морфологию.

Гомополисахариды состоят из одинаковых многократно повторяющихся звеньев моносахаридов.

Гормоны — биологически активные вещества, синтезируемые специализированными клетками и оказывающие целенаправленное действие на другие клетки и ткани.

Граны — это специализированные структуры в составе хлоропластов, имеющие вид монеток, собранных в стопочки (тилакоиды). Граны, как и тилакоиды, служат местом прохождения первой (световой) фазы фотосинтеза (цикл Кальвина).

Группа крови — это различия по составу определенных антигенов и антител.

Дегидрогеназы — группа ферментов из класса оксидоредуктаз, катализирующих перенос протонов от субстрата (органических веществ) и пары электронов к акцептору.

Денатурация белков — изменение уникальной природной структуры белка от третичной до первичной структуры.

Детоксикация — естественное и искусственное удаление токсинов из организма.

Диализ — очистка коллоидных растворов и субстанций высокомолекулярных веществ от растворенных в них низкомолекулярных соединений при помощи полупроницаемой мембраны.

Диализат — совокупность веществ, проходящих при диализе через диализирующую мембрану.

Диализатор — прибор для отделения диализом истинно растворенных веществ из коллоидальных растворов.

Динамическая работа выражается в перемещении тела или его частей. Такая работа совершается при поднятии тяжестей, ходьбе, беге.

Диплоидный — имеющий двойной набор хромосом ($2n$).

Дискретный — состоящий из отдельных частиц.

Диффузия — движение молекул или ионов из участка с высокой концентрацией в область с более низкой концентрацией, т. е. движение по градиенту концентрации; процесс взаимного проникновения молекул или атомов одного вещества между молекулами или атомами другого, приводящий к самопроизвольному выравниванию их концентраций по всему занимаемому объему.

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота, носитель наследственных задатков (признаков).

Дыхание — это совокупность реакций биологического окисления органических веществ с выделением энергии, необходимой для жизнедеятельности организма.

Ингибитор — общее название веществ, подавляющих или задерживающих течение физиологических и физико-химических (главным образом ферментативных) процессов.

Инулин — гормон поджелудочной железы, участвующий в регуляции углеводного обмена.

Интерфаза (от англ. *interphase*) — период клеточного цикла, подразделяющийся на G_1 -, S- и G_2 -фазы; стадия клеточного цикла между двумя делениями.

Инулин — сахар, содержащийся в растениях.

Искусственная почка — аппарат для временного замещения выделительной функции почек.

Капиллярные диализаторы — диализаторы, позволяющие очищать кровь от шлаков и избытка жидкостей, снижая или устраняя нагрузку на почки.

Катаболизм — энергетический обмен.

Катетер — медицинский инструмент в виде трубки, предназначенный для соединения естественных каналов, полостей тела, сосудов с внешней средой с целью их опорожнения, введения в них жидкостей, промывания либо проведения через них хирургических инструментов.

Клетка — элементарная структурная единица живой системы.

Клеточное дыхание — сложный процесс, в ходе которого происходит расщепление органических веществ (в конечном итоге — до простейших неорганических веществ). Дыхательная цепь переноса электронов — система структурно и функционально связанных трансмембранных белков и переносчиков электронов.

Клеточный цикл — промежуток жизни клетки от одного митотического деления до другого.

Клетчатка — полисахарид, представляющий собой волокна.

Кодон (или триплет) — последовательность трех нуклеотидов, кодирующая включение в синтезированный белок строго определенной аминокислоты.

Консервативная модель. При консервативном типе репликации исходная ДНК остается неизменной во время всего процесса репликации и дочерние ДНК полностью состоят из вновь синтезированной ДНК.

Креатинин — продукт энергетического обмена, происходящего в мышечной ткани. Его уровень повышается из-за высокой активности мышц, дисфункции почек, неправильного питания.

Критерий вида — это совокупность признаков, отличающих данный вид от другого.

Кутин — воскоподобное вещество, выделяемое клетками эпидермиса растений и откладывающееся (вместе с воском) в виде пленки-кутикулы на внешней поверхности клеточной оболочки.

Лейкопласты — бесцветные (беспигментные) пластиды сферической формы, которые содержатся в растительных клетках.

Лигнин — вещество, характеризующее одревесневшие стенки растительных клеток; сложное полимерное соединение, содержащееся в клетках сосудистых растений и некоторых водорослях.

Липиды — жиры и жироподобные вещества, входящие в состав биологических мембран.

Макроэргические связи — высокоэнергетические, отличающиеся большим запасом свободной энергии химические связи, имеющиеся в соединениях, которые входят в состав живых организмов.

Матрица — однонитчатая ДНК, которая комплементарна синтезируемой цепи ДНК или РНК. Матрица определяет последовательность нуклеотидов.

Мейоз — деление (размножение) половых клеток.

Метаболизм — обмен веществ.

Микротрубочки — белковые внутриклеточные структуры, входящие в состав цитоскелета. Микротрубочки представляют собой полые цилиндры диаметром 25 нм. Длина их может быть от нескольких микрометров до, вероятно, нескольких миллиметров в аксонах нервных клеток.

Микрофибриллы — микроволоконца или подобная волокну структура тонких нитей с эластичной структурой, которые состоят из гликопротеинов и целлюлозы. Сердцевина эластичной нити состоит из эластина.

Микрофиламенты — нити, состоящие из молекул глобулярного белка актина и присутствующие в цитоплазме всех эукариотических клеток. В мышечных клетках их также называют “тонкие филаменты” (толстые филаменты мышечных клеток состоят из белка миозина).

Мимикрия — раздражительное сходство незащищенного организма с защищенным (ядовитым, несъедобным), один из типов покровительственной окраски и формы.

Митоз — непрямое деление эукариотических клеток.

Модификация — ненаследственное изменение.

Муреин — важнейший компонент клеточной стенки бактерий.

Наследственность — это общее свойство всех организмов сохранять и передавать особенности строения и функций организмов от родителей к потомкам.

Насыщенные жирные кислоты. Особенным свойством таких жиров является то, что они не теряют свою твердую форму при комнатной температуре. Насыщенные жиры наполняют организм человека энергией и активно участвуют в процессе строения клеток.

Нейроглия — совокупность клеточных элементов нервной ткани, образованная специализированными клетками разной формы и обеспечивающая нейронам механическую прочность, питание и дыхание.

Нейрон — это нервная клетка.

Ненасыщенные жирные кислоты — одноосновные соединения, которые имеют одну (мононенасыщенные), две или более (полиненасыщенные) двойных связей между атомами углерода. Их молекулы не полностью насыщены водородом. Они содержатся во всех жирах.

Нервный импульс — это слабый биоэлектрический ток, распространяющийся по нервным волокнам со скоростью 0,5—120 м/сек.

Нередуцирующие сахара — это углеводы-полисахариды. Самая распространенная — сахароза. Она имеет закрытую (замкнутую) химическую структуру. У нее несколько химических колец (три), где открытые атомы используются для связывания структуры в целом и, следовательно, не имеют свободных электронов для отдачи связующей молекуле. Из-за этого нет окисления во время реакции. Чтобы вызвать разложение, понадобится гораздо больше времени. У нередуцирующего сахара нет реакционной способности, нет альдегидной группы, поэтому тест Бенедикта дает отрицательный результат.

Несахарный диабет — это синдром, вызванный дефицитом в организме вазопрессина; синдром, провоцируемый нехваткой антидиуретического гормона в организме и протекающий в комплексе с нарушением водного обмена.

Нефрон — почечное тельце.

Нуклеотид — мономер молекул ДНК и РНК. Состоит из остатков трех веществ: азотистого основания, пятиуглеродного сахара и фосфорного остатка.

Олигосахариды. Углеводы данной группы состоят из двух (диозы) или трех (триозы) молекул моносахаридов в составе.

Организаторы — определенные участки эмбриона, оказывающие влияние на соседние участки и направляющие их развитие в определенном направлении.

Органоиды — постоянные клеточные структуры, обеспечивающие выполнение специфических функций в процессе жизнедеятельности клеток. Мембранные органоиды — плазматическая мембрана, ядерная оболочка, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды. Немембранные органоиды — хромосомы, рибосомы, центриоли, цитоскелет, реснички, жгутики.

Органы-мишени — это органы, которые воспринимают информацию, закодированную в химической структуре гормона.

Осморецептор — рецептор, воспринимающий изменения осмотической концентрации окружающей жидкости.

Осмоз — процесс односторонней диффузии через полупроницаемую мембрану молекул растворителя в сторону большей концентрации растворенного вещества из объема с меньшей концентрацией растворенного вещества.

Осмотическое давление — избыточное гидростатическое давление на раствор, отделенный от чистого растворителя полупроницаемой мембраной, при котором прекращается диффузия растворителя через мембрану (осмос).

Пассивный транспорт — перенос веществ из области высокой концентрации в область низкой без затрат энергии.

Пектиновые вещества — это полисахариды, содержащиеся в яблочных и цитрусовых выжимках, жоме сахарной свеклы, в моркови, абрикосах, корзинках подсолнечника, а также в других не менее популярных растениях.

Перекрест — обмен идентичными участками гомологичных хромосом во время профазы мейоза.

Перитонеальный диализ. Очищение крови происходит с помощью брюшины в брюшной полости. В брюшную полость через установленный катетер (гибкую трубочку) заливается специальный раствор, в который из крови поступают токсичные вещества и лишняя жидкость.

Пиримидиновые основания — производные пиримидина — цитозин и тимин в ДНК.

Плазмаферез — процедура забора крови, очистка и возвращение ее или какой-то и части обратно в кровоток.

Плазмиды — внехромосомные молекулы ДНК, не являющиеся жизненно необходимыми для клетки.

Полисахариды — высокомолекулярные углеводы, полимеры, мономерами которых являются простые сахара; очень объемные, гигантские молекулы, состоящие из сотен мономерных звеньев, “сшитых” между собой гликозидными химическими связями.

Полуконсервативная модель — тип репликации ДНК, при котором молекула делится продольно, каждая половина сохраняется и служит матрицей для образующейся новой нити.

Популяция — совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, длительное время существующая в определенной части ареала, относительно обособленная от других совокупностей этого же вида.

Правило Чаргаффа — число пуриновых оснований в ДНК всегда равно числу пиримидиновых, количество аденина равно количеству тимина, а гуанина — количеству цитозина.

Превращение — преобразование организма в процессе постэмбрионального развития, в результате которого личинка превращается во взрослый орган.

Природные ресурсы (естественные ресурсы) — компоненты природы, используемые человеком. Главные виды П. Р. — минеральные, земельные, климатические, водные, биологические.

Проба Реберга — Тареева — высокоинформативный метод диагностики почечных патологий.

Промежуточные филаменты — класс цитоскелетных нитей диаметром около 10 нм, составленный 5 типами структурных белков, каждый из которых тканеспецифичен.

Пуриновые основания — производные пурина. Из них в состав нуклеиновых кислот входят аденин и гуанин.

Редуцирующие сахара обозначают группу сахаров, которые в химической реакции оказывают восстанавливающее действие на соответствующие реагенты. Моносахариды и большинство дисахаридов обладают редуцирующей способностью, все они обязаны (альдегидной) карбоксильной группе, которую они имеют в своей же молекуле.

Рекомбинация — перераспределение родительского генетического материала в потомстве в результате перекреста и расхождения гомологичных хромосом в мейозе.

Ренатурация белков — восстановление белковой молекулы от первичной до третичной структуры.

Репарация — особая функция клеток, заключающаяся в способности исправлять химические повреждения и разрывы в молекулах ДНК, поврежденной при нормальном биосинтезе ДНК в клетке или в результате воздействия физических или химических агентов. Осуществляется специальными ферментными системами клетки.

Рецептор — периферическая специализированная часть анализатора, посредством которой только определенный вид энергии трансформируется в процесс нервного возбуждения.

Рецессивный признак — внешне подавленный, но сохранившийся в генотипе, обозначается малой буквой латинского алфавита.

РНК — рибонуклеиновая кислота. РНК-информационная, РНК-транспортная, РНК-рибосомальная.

Симпорт — парный транспорт двух различных органических молекул или ионов через мембрану клетки благодаря активному транспорту, осуществляемому специфическими белками, расположенными внутри мембраны. Такие белки называются котранспортерами.

Синдром Пархона (синдром неадекватной секреции антидиуретического гормона, синдром неадекватной продукции вазопрессина, СНПВ, синдром гиперсекреции АДГ, гипергидропексический синдром, несахарный антидиабет) — гиперфункция гипоталамуса и задней доли гипофиза с повышенной продукцией вазопрессина.

Синтетическая (S) (2n4c) — происходит удвоение генетического материала путем репликации ДНК.

Сперматозоид — мужская половая клетка — гамета.

Споры — специализированные клетки некоторых растений и грибов, служащие для бесполого размножения.

Статическая работа — удерживание частей тела в определенном положении, удерживание груза, стояние, сохранение позы.

Строма — пространство между мембраной хлоропласта и тилакоидами. В строме содержатся хлоропластные молекулы РНК, пластидная ДНК, рибосомы.

Суберин и воски — вещество покровной ткани в коре некоторых растений.

Токсины — ядовитые вещества.

Транслоказа — фермент, обеспечивающий перемещение молекулы мРНК вдоль рибосомы в процессе трансляции.

Транспирация — испарение воды с поверхности растения через устьица листьев, кутикулу, чечевички.

Трансформизм — система представлений об изменчивости видов.

УЗИ — это современный не инвазивный метод диагностики. УЗИ не наносит вреда человеку. С помощью УЗИ можно выявить самые различные патологии органов и систем.

Унипорт — один из способов транспорта молекулы иона как пассивно, так и активно, относящийся к процессу облегченной диффузии.

Уравнение Фика позволяет рассчитать скорость переноса веществ через полупроницаемую мембрану вследствие различных значений их коэффициентов диффузии.

Фермент — белок, катализирующий биохимическую реакцию в клетке, в организме.

Фибриллярные белки — нитевидные белки.

Фосфолипиды — сложные липиды, включающие фосфор.

Фосфорилирование — процесс переноса остатка фосфорной кислоты от фосфорилирующего агента-донора к субстрату, как правило, катализируемый ферментами и ведущий к образованию сложных эфиров фосфорной кислоты.

Хитин — опорный полисахарид беспозвоночных и грибов; является структурным компонентом покровов членистоногих и клеточных стенок грибов.

Хлоропласты — зеленые пластиды, которые встречаются в клетках фотосинтезирующих эукариот.

Хлорофилл — зеленый пигмент растений, с помощью которого они улавливают энергию солнечного света.

Холестерол — органическое соединение, природный полициклический липофильный спирт, содержащийся в клеточных мембранах всех животных и человека.

Хроматида — половина хромосомы после удвоения ДНК; одна хроматида содержит одну молекулу ДНК.

Хромопласты — органоиды растительных клеток; содержат пигменты, преимущественно каротиноиды, придающие красную, желтую или оранжевую окраску осенним листьям, многим сочным плодам, корням моркови, свеклы и др.

Хромосомы — немембранные органоиды клеточного ядра, состоящие из ДНК и упаковочных белков и являющиеся носителями генетической информации.

Целлюлоза (или клетчатка) — основной опорный полисахарид клеточных стенок растений, один из самых распространенных природных полимеров.

Центромера — участок хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена во время митоза и мейоза.

Цитоплазма — внутреннее содержимое клетки, включающее различные органоиды.

Цитохромы — это крупные мембранные белки (за исключением наиболее распространенного цитохрома *c*, который является маленьким глобулярным белком), которые содержат ковалентно связанный гем, расположенный во внутреннем кармане, образованном аминокислотными остатками.

Эволюция — историческое изменение формы, организации и поведения живых существ в ряду поколений.

Эритроцит — клетка крови, обеспечивающая транспорт кислорода.

Ядро — важная составляющая эукариотической клетки.

Яйцеклетка — женская половая клетка — гамета.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биология: Большой справочник для школьников и поступающих в вузы. — М.: Дрофа, 1998.
2. Дмитриева Т. А., Кучменко В. С. и др. Биология: Сборник тестов, задач и заданий. 9—11 кл. — М.: Мнемозина, 1999.
3. Драгомиллов В. Н., Маш Р. Д. Биология. VIII класс. Человек. — М.: Вентана-Граф, 1997.
4. Захаров В. Б., Сонин Н. И. Биология. Многообразие живых организмов. 7 класс. — М.: Дрофа, 1998.
5. Захаров В. Б., Мамонтов С. Г., Сонин Н. И. Общая биология. 10—11 кл. — М.: Дрофа, 2001.
6. Каменский А. А., Криксунов Е. А., Пасечник В. В. Введение в общую биологию и экологию. 9 класс. — М.: Дрофа, 2000.
7. Каменский А. А., Криксунов Е. А., Пасечник В. В. Общая биология. 10—11 классы. — М.: Дрофа, 2006.
8. Колесов Д. В. и др. Биология. Человек. 8 класс. — М.: Дрофа, 1997.
9. Латюшин В. В., Шапкин В. А. Животные. 7 класс. — М.: Дрофа, 2000.
10. Общая биология. 10—11 кл. / Д. К. Беляев, Н. Н. Воронцов, Г. М. Дымшиц и др. / Под ред. Д. К. Беляева. — М.: Просвещение, 1998—2002.
11. Общая биология. 10—11 кл. для шк. с углуб. изуч. биол./Под ред. А. О. Рувинского. — М.: Просвещение, 1997—2001.
12. Пасечник В. В. Биология. Бактерии. Грибы. Растения. 6 класс. — М.: Дрофа, 1997.
13. Пономарева И. Н. и др. Биология. 6 класс. Растения. Бактерии. Грибы. Лишайники. — М.: Вентана-Граф, 1999.
14. Пономарева И. Н., Корнилова О. А., Чернова Н. М. Основы общей биологии. 9 класс. — М.: Вентана-Граф, 2000.
15. Сонин Н. И. Биология. Живой организм. 6 класс. — М.: Дрофа, 1997.
16. Сонин Н. И., Сапин М. Р. Биология. Человек. 8 класс. — М.: Дрофа, 2000.
17. Хрипкова А. Г., Колесов Д. В. Биология. Человек и его здоровье. 9 класс. — М.: Просвещение, 1997.
18. Пасечник В. В., Калинова Г. С., Суматохин С. В. Биология. 6 класс. Учебник для общеобразовательных учреждений. — М.: Просвещение, 2008.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
1. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ	
§ 1. Значение воды для жизни на Земле.....	5
§ 2. Классификация углеводов: моносахариды, дисахариды, полисахариды. Химическая структура	11
§ 3. Свойства и функции углеводов.....	15
§ 4. Редуцирующие и нередуцирующие сахара.....	21
Лабораторная работа № 1. Исследование восстановительной способности редуцирующих и нередуцирующих сахаров.....	22
§ 5. Структурные компоненты липидов	24
§ 6. Свойства и функции жиров.....	29
§ 7. Классификация белков по составу (простые, сложные) и по функциям	33
§ 8. Строение и уровни структурной организации белков	39
§ 9. Денатурация и ренатурация белков.....	45
§ 10. Влияние различных условий (температура, рН) на структуру белков	49
Лабораторная работа № 2. Влияние различных условий (температура, рН) на структуру белков.....	49
§ 11. Содержание белков в биологических объектах	51
Лабораторная работа № 3. Определение содержания белков в биологических объектах	53
§ 12. Строение молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты. Структура дезоксирибонуклеиновой кислоты (первичная и вторичная цепи) ...	54
§ 13. Функции молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты	60
§ 14. Механизм репликации дезоксирибонуклеиновой кислоты	63
§ 15. Эксперименты Мезелсона и Сталя. Правила Чаргаффа	66
§ 16. Строение и функции молекул рибонуклеиновых кислот.....	70
§ 17. Сходства и различия в строении молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты и рибонуклеиновых кислот.....	73
Вопросы и задания для обобщения и систематизации знаний по разделу.....	77
2. КЛЕТочНАЯ БИОЛОГИЯ	
§ 18. Особенности строения и функций органоидов в клетке (общий обзор)	79
§ 19. Клеточная стенка и ее функции	83
§ 20. Плазматическая мембрана	86
§ 21. Цитоплазма и ее немембранные органоиды	91
§ 22. Одномембранные органоиды цитоплазмы	96
§ 23. Двумембранные органоиды цитоплазмы.....	102
§ 24. Ядро.....	108
§ 25. Основные функции компонентов клетки	112
§ 26. Взаимосвязь между структурой, свойствами и функциями клеточной мембраны	116
§ 27. Функции мембранных белков, фосфолипидов, гликопротеинов, гликолипидов, холестерина.....	119
§ 28. Влияние различных факторов на мембрану клеток.....	123
Лабораторная работа № 4. Влияние различных факторов на мембрану клеток.....	124
§ 29. Особенности структуры и функции клеток бактерий, грибов	126
§ 30. Особенности строения и функций клеток растений и животных	130
Вопросы и задания для обобщения и систематизации знаний по разделу.....	138

3. ПИТАНИЕ

§ 31. Факторы и условия, влияющие на активность ферментов: рН, температура, концентрация субстрата, фермента, ингибитора и активатора	139
Лабораторная работа № 5. Влияние различных условий на активность ферментов ...	143

4. ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ

§ 32. Строение и функции гемоглобина и миоглобина человека	145
§ 33. Кривые диссоциации кислорода для гемоглобина и миоглобина у человека ...	148
§ 34. Влияние соотношения площади поверхности к объему на скорость диффузии.....	152
§ 35. Значение отношения величины поверхности клеток эритроцитов к объему ...	155
§ 36. Определение отношения величины поверхности к объему клетки	158
Лабораторная работа № 6. Определение отношения величины поверхности к объему клетки	—
§ 37. Механизм пассивного транспорта. Облегченная диффузия. Простой транспорт	159
§ 38. Диффузия через мембранные каналы	163
§ 39. Облегченная диффузия	165
Вопросы и задания для обобщения и систематизации знаний по разделу.....	169

5. ДЫХАНИЕ

§ 40. Строение и функции аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).....	170
§ 41. Синтез аденозинтрифосфорной кислоты. Этап анаэробного распада глюкозы....	172
§ 42. Синтез аденозинтрифосфорной кислоты: аэробный этап распада глюкозы....	177
§ 43. Виды метаболизма	180
§ 44. Этапы энергетического обмена	183
§ 45. Структурные компоненты митохондрий и их функции	186
§ 46. Взаимосвязь структуры митохондрий и процессов клеточного дыхания.....	190
§ 47. Цикл Кребса. Основные и промежуточные соединения цикла и продукты реакции	193
§ 48. Электронно-транспортная цепь.....	195
§ 49. Значение электронно-транспортной цепи для биологических систем	198
Вопросы и задания для обобщения и систематизации знаний по разделу.....	200

6. ВЫДЕЛЕНИЕ

§ 50. Абсорбция и реабсорбция. Образование мочи.....	202
§ 51. Регуляция обмена воды	206
§ 52. Органы-мишени.....	210
§ 53. Эффект действия	212
§ 54. Гипофункция. Гиперфункция	215
§ 55. Искусственное очищение крови и других жидкостей человеческого тела	218
§ 56. Принцип действия диализа.....	221
§ 57. Методы диализа: перитонеальный, гемодиализ	224
§ 58. Хроническая почечная недостаточность	227
§ 59. Трансплантация почек и диализ.....	230
§ 60. Преимущества и недостатки трансплантации почек	233
Вопросы и задания для обобщения и систематизации знаний по разделу.....	236
Толковый словарь.....	238
Литература	245



Учебное издание

**Очкур Елена Афанасьевна
Курмангалиева Жамал Жандосовна
Нуртаева Макпал Алпысбайкызы**

БИОЛОГИЯ

Часть 1

Учебник для 10 классов естественно-математического направления
общеобразовательных школ

Редактор *А. Сапаргалиева*
Спецредактор *Е. Швецова*
Художественный редактор *Л. Уралбаева*
Технический редактор *И. Тарапунец*
Корректоры *С. Крафт, Е. Дремкова*
Компьютерная верстка *Н. Сейдахметовой*

Государственная лицензия № 0000001 выдана издательству
Министерством образования и науки Республики Казахстан 7 июля 2003 г.

ИБ № 5988

Подписано в печать 17.06.19. Формат 70x100^{1/16}.
Бумага офсетная. Гарнитура "SchoolBook Kza". Печать офсетная.
Усл. печ. л. 19,99. Усл. кр.-отт. 80,61. Уч.-изд. л. 14,0.
Тираж 60 000 экз. Заказ №

Издательство "Мектеп", 050009, г. Алматы, пр. Абая, 143
Факс: 8(727) 394-37-58, 394-42-30
Тел.: 8(727) 394-41-76, 394-42-34
E-mail: mektep@mail.ru
Web-site: www.mektep.kz

