



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	15
Список сокращений и условных обозначений .....	18
Введение .....	20
Становление и развитие физиологии .....	20
Объект и предмет изучения физиологии .....	34
Некоторые физиологические термины и понятия .....	35
Принципы работы целого организма .....	37
<b>ЧАСТЬ I. УНИВЕРСАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ .....</b>	<b>41</b>
<b>Глава 1. Возникновение биологической организации .....</b>	<b>43</b>
1.1. Уровни организации живой материи .....	45
1.1.1. Элементарные частицы и атомы .....	46
1.1.2. Межатомные и межмолекулярные взаимодействия .....	47
1.1.3. Простые и сложные молекулы .....	53
1.1.4. Переход от органических молекул к организованной клеточной структуре .....	54
1.2. Клетка и начало биологической эволюции .....	55
1.2.1. Прокариоты .....	55
1.2.2. Эукариоты .....	56
1.2.3. Многоклеточные .....	57
<b>Глава 2. Клетка .....</b>	<b>58</b>
2.1. Краткий исторический очерк .....	58
2.2. Виды клеток .....	59
2.3. Функции клеток .....	60
2.4. Химическая организация клетки .....	61
2.5. Строение клетки .....	65
2.5.1. Поверхностный комплекс .....	66
2.5.2. Цитоплазма .....	71
2.5.3. Ядро .....	76
2.6. Межклеточные взаимодействия .....	78
2.6.1. Простые контакты .....	79
2.6.2. Сложные контакты .....	79
2.7. Жизненный путь клетки .....	88
2.7.1. Клеточный цикл .....	89
<b>Глава 3. Биологическая мембрана и транспорт веществ .....</b>	<b>98</b>
3.1. Факторы, определяющие проницаемость биологической мембраны .....	98
3.2. Пассивный транспорт .....	99
3.2.1. Фильтрация .....	99
3.2.2. Диффузия .....	100
3.2.3. Осмос .....	101

3.3. Активный транспорт . . . . .	102
3.3.1. Первичный активный транспорт . . . . .	103
3.3.2. Вторичный активный транспорт . . . . .	105
3.3.3. Микровезикулярный транспорт . . . . .	106
<b>Глава 4. Возбуждение . . . . .</b>	<b>111</b>
4.1. Исторический очерк . . . . .	111
4.2. Раздражимость и раздражители . . . . .	113
4.2.1. Классификация раздражителей . . . . .	113
4.2. Возбудимость и порог возбуждения . . . . .	114
4.4. Электрогенез процесса возбуждения . . . . .	114
4.4.1. Одиночный цикл возбуждения . . . . .	116
4.5. Законы раздражения возбудимых тканей . . . . .	124
4.6. Паралич . . . . .	126
4.6.1. Функциональная подвижность (лабильность) . . . . .	127
4.7. Проведение возбуждения по нерву . . . . .	128
4.7.1. Исторический очерк . . . . .	128
4.7.2. Классификация и общие свойства нервных волокон . . . . .	129
4.7.3. Проведение возбуждения по отдельным нервным волокнам . . . . .	131
4.7.4. Проведение возбуждения по смешанному нерву . . . . .	133
<b>Глава 5. Рецепция . . . . .</b>	<b>138</b>
5.1. Исторический очерк . . . . .	138
5.2. Сенсорная рецепция . . . . .	139
5.2.1. Общие механизмы сенсорной рецепции . . . . .	141
5.2.2. Классификация и свойства сенсорных рецепторов . . . . .	142
5.2.3. Молекулярные механизмы сенсорной рецепции . . . . .	146
5.3. Молекулярная рецепция . . . . .	146
5.3.1. Классификация молекулярных рецепторов . . . . .	148
5.4. Сигнализация с участием поверхностных рецепторов . . . . .	149
5.4.1. Рецепторы, интегрированные в клеточную мембрану . . . . .	150
5.4.2. Системы вторых посредников . . . . .	155
<b>Глава 6. Синаптическая передача информации . . . . .</b>	<b>160</b>
6.1. Исторический очерк . . . . .	160
6.2. Классификация синапсов . . . . .	160
6.3. Медиаторы и молекулярные рецепторы химических синапсов . . . . .	163
6.3.1. Классификации медиаторов . . . . .	163
6.3.2. Классификация рецепторов постсинаптической мембраны . . . . .	164
6.3.3. Нервно-мышечный синапс . . . . .	169
6.3.4. Межнейронный синапс . . . . .	172
6.4. Этапы и механизмы синаптической передачи в химическом синапсе . . . . .	172
6.4.1. Синтез медиатора . . . . .	173
6.4.2. Упаковка медиатора . . . . .	173
6.4.3. Транспорт медиатора . . . . .	175
6.4.4. Секреция медиатора . . . . .	175

6.4.5. Взаимодействие медиатора с рецепторами постсинаптической мембраны . . . . .	180
6.4.6. Инактивирование медиатора . . . . .	184
6.5. Электрофизиологические явления в химическом синапсе . . . . .	186
6.5.1. Постсинаптические потенциалы . . . . .	186
6.5.2. Синаптическое торможение . . . . .	187
6.6. Физиологические свойства химических синапсов . . . . .	189
6.6.1. Пластичность . . . . .	189
6.6.2. Одностороннее проведение возбуждения . . . . .	191
6.6.3. Высокая утомляемость . . . . .	191
6.6.4. Низкая лабильность . . . . .	191
6.6.5. Высокая чувствительность синапса к химическим веществам . . . . .	192
6.6.6. Задержка проведения возбуждения . . . . .	192
6.6.7. Суммация возбуждений . . . . .	192
6.6.8. Трофическая функция синапса . . . . .	193
6.7. Принципиальные пути регулирования синаптической передачи . . . . .	193
6.8. Передача биоэлектрических сигналов в электрическом синапсе . . . . .	195
<b>Глава 7. Мышечное сокращение . . . . .</b>	<b>196</b>
7.1. Скелетные мышцы . . . . .	197
7.1.1. Работа и мощность скелетных мышц . . . . .	200
7.1.2. Структурно-физиологические основы сокращения . . . . .	203
7.1.3. Механизм мышечного сокращения . . . . .	205
7.1.4. Сопряжение возбуждения и сокращения . . . . .	208
7.1.5. Расслабление мышцы . . . . .	208
7.1.6. Физические и физиологические свойства скелетных мышц . . . . .	209
7.1.7. Виды мышечного сокращения . . . . .	209
7.2. Механизмы регуляции произвольных движений . . . . .	213
7.2.1. Рефлекторное кольцевое регулирование и программное управление движениями . . . . .	213
7.2.2. Механизм ориентационных движений регуляции и позы . . . . .	214
7.3. Гладкие мышцы . . . . .	214
7.3.1. Классификация гладких мышц . . . . .	215
7.3.2. Электрические явления в гладких мышцах . . . . .	216
7.3.3. Физиологические свойства гладких мышц . . . . .	216
7.3.4. Структурно-функциональные основы сокращения гладкой мышцы . . . . .	217
7.3.5. Механизм сокращения гладких мышц . . . . .	218
7.3.6. Сопряжение возбуждения и сокращения в гладких мышцах . . . . .	219
7.3.7. Гладкие мышцы как объект воздействия биологически активных веществ . . . . .	219
7.4. Физиология движений . . . . .	222
7.5. Системные механизмы организации двигательной активности . . . . .	223
<b>Глава 8. Секреция . . . . .</b>	<b>225</b>
8.1. Функции секреции . . . . .	225

8.2. Секреторный цикл . . . . .	227
8.2.1. Фазы секреторного цикла . . . . .	227
8.3. Типы секреции . . . . .	228
8.4. Виды секреции . . . . .	229
8.5. Биоэлектрические особенности секреторной клетки . . . . .	230
8.6. Регуляция секреции . . . . .	231
<b>ЧАСТЬ II. ЖИДКИЕ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА . . . . .</b>	<b>233</b>
<b>Глава 9. Вода и трансцеллюлярные жидкости . . . . .</b>	<b>235</b>
9.1. Вода . . . . .	235
9.1.1. Физические и химические свойства воды . . . . .	235
9.1.2. Вода — основа жидких сред организма и универсальный растворитель . . . . .	237
9.1.3. Биологические функции, источники и пути выведения воды . . . . .	238
9.1.4. Виды воды в организме . . . . .	239
9.1.5. Электролитный состав жидких сред . . . . .	241
9.2. Трансцеллюлярные жидкости . . . . .	245
9.2.1. Спинномозговая жидкость . . . . .	245
9.2.2. Синовиальная жидкость . . . . .	247
9.2.3. Жидкие среды глаза . . . . .	248
<b>Глава 10. Система крови . . . . .</b>	<b>250</b>
10.1. Функции системы крови . . . . .	250
10.2. Общие показатели системы крови . . . . .	251
10.3. Основные показатели плазмы крови . . . . .	254
10.3.1. Факторы, обеспечивающие жидкое состояние плазмы . . . . .	258
10.4. Форменные элементы крови . . . . .	258
10.4.1. Эритроциты . . . . .	260
10.4.2. Лейкоциты . . . . .	265
10.4.3. Тромбоциты . . . . .	272
10.5. Регуляция агрегатного состояния крови. Свертывающая, фибринолитическая и противосвертывающие системы крови . . . . .	273
10.5.1. Первичный гемостаз. Противосвертывающая активность эндотелия . . . . .	274
10.5.2. Клеточный гемостаз. Роль тромбоцитов в гемостазе . . . . .	274
10.6. Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз . . . . .	278
10.7. Коагуляционный гемостаз . . . . .	280
10.7.1. Свертывающие факторы плазмы . . . . .	280
10.7.2. Фибринолитическая система крови . . . . .	285
10.7.3. Противосвертывающие системы крови . . . . .	286
10.8. Регуляция гемостаза . . . . .	290
10.9. Иммунологические свойства крови. Группы крови . . . . .	292
10.9.1. Групповые антигены эритроцитов . . . . .	292
10.9.2. Антитела плазмы к эритроцитарным антигенам . . . . .	294
10.9.3. Группы крови системы АВ0 . . . . .	294
10.9.4. Группы крови системы резус . . . . .	295

10.9.5. Антигены других клеток и жидких сред . . . . .	297
10.9.6. Переливание цельной крови и компонентов крови . . . . .	298
10.9.7. Переливание плазмы крови . . . . .	299
10.9.8. Переливание кровезамещающих растворов . . . . .	299
10.9.9. Правила переливания крови . . . . .	300
<b>ЧАСТЬ III. ЗАЩИТНЫЕ И БАРЬЕРНЫЕ ФУНКЦИИ . . . . .</b>	<b>303</b>
<b>Глава 11. Клеточная защита . . . . .</b>	<b>305</b>
11.1. Местные и общие механизмы клеточной защиты . . . . .	305
11.2. Воспаление как неспецифический защитный механизм . . . . .	306
11.3. Защитные функции клеток соединительной ткани . . . . .	307
11.4. Свободнорадикальное окисление и антиоксидантная защита . . . . .	309
11.4.1. Физиологическая роль свободнорадикального окисления . . . . .	310
11.4.2. Повреждающая роль свободнорадикального окисления . . . . .	312
11.4.3. Антиоксидантная эндогенная защита . . . . .	313
11.4.4. Природные (экзогенные) антиоксиданты . . . . .	318
11.4.5. Искусственные антиоксиданты . . . . .	320
<b>Глава 12. Иммунная защита . . . . .</b>	<b>321</b>
12.1. Исторический очерк . . . . .	321
12.2. Органы иммунной системы . . . . .	322
12.2.1. Красный костный мозг . . . . .	322
12.2.2. Вилочковая железа (тимус) . . . . .	323
12.2.3. Лимфатические узлы . . . . .	324
12.2.4. Селезенка . . . . .	325
12.3. Факторы и механизмы иммунитета . . . . .	325
12.3.1. Виды и формы иммунитета . . . . .	326
12.3.2. Факторы неспецифической резистентности . . . . .	326
12.3.3. Иммунный ответ . . . . .	331
<b>Глава 13. Барьерные функции . . . . .</b>	<b>343</b>
13.1. Внешние и гистогематические барьеры . . . . .	343
13.1.1. Общие функции гистогематических барьеров . . . . .	344
13.1.2. Строение гистогематических барьеров . . . . .	346
13.1.3. Отдельные барьерные образования . . . . .	346
13.2. Общий покров тела. Кожа — как внешний барьер . . . . .	354
13.2.1. Строение кожи . . . . .	355
13.2.2. Функции кожи . . . . .	359
13.2.3. Физиологические основы коррекции функций кожи с помощью лекарственных средств . . . . .	362
<b>ЧАСТЬ IV. СИСТЕМНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ . . . . .</b>	<b>363</b>
<b>Глава 14. Общие механизмы гуморальной регуляции . . . . .</b>	<b>365</b>
14.1. Исторический очерк . . . . .	365
14.2. Общая характеристика гуморальных факторов регуляции . . . . .	368

14.3. Общие свойства и функции гормонов . . . . .	371
14.4. Классификация гормонов . . . . .	372
14.5. Источники гормонов . . . . .	374
14.5.1. Железы внутренней секреции (эндокринные железы) . . . . .	375
14.5.2. Диффузная нейроэндокринная система . . . . .	380
14.6. Жизненный цикл гормонов . . . . .	382
14.6.1. Синтез и секреция гормонов . . . . .	382
14.6.2. Транспорт гормонов . . . . .	384
14.6.3. Время жизни гормонов . . . . .	385
14.6.4. Взаимодействие гормонов с клетками-мишенями . . . . .	386
14.6.5. Внутриклеточное взаимодействие гормонов . . . . .	387
14.6.6. Взаимодействие гормонов с рецепторами . . . . .	388
14.7. Инактивирование и разрушение гормонов . . . . .	394
<b>Глава 15. Гормональная функция отдельных эндокринных желез и неэндокринных образований . . . . .</b>	<b>395</b>
15.1. Гипоталамус . . . . .	395
15.2. Гипофиз . . . . .	397
15.2.1. Эффекторные гормоны аденогипофиза . . . . .	397
15.2.2. Тропные гормоны аденогипофиза . . . . .	399
15.2.3. Гормоны нейрогипофиза . . . . .	400
15.3. Эпифиз . . . . .	401
15.4. Тимус (вилочковая железа) . . . . .	401
15.5. Щитовидная железа . . . . .	401
15.6. Паращитовидные (околощитовидные) железы . . . . .	403
15.7. Надпочечники . . . . .	405
15.7.1. Мозговое вещество . . . . .	405
15.7.2. Корковое вещество . . . . .	406
15.8. Эндокринная часть поджелудочной железы . . . . .	408
15.8.1. Инсулин . . . . .	409
15.8.2. Глюкагон . . . . .	410
15.9. Половые железы . . . . .	410
15.10. Гормональная функция плаценты . . . . .	412
15.11. Гормональная функция неэндокринных органов . . . . .	413
15.12. Гормональная функция неэндокринных клеток . . . . .	414
15.13. Центральные-периферические механизмы регуляции эндокринного гомеостаза . . . . .	415
15.13.1. Центральные гормональные механизмы . . . . .	415
15.13.2. Негормональные саморегуляторные механизмы . . . . .	418
15.13.3. Нервные рефлекторные механизмы регуляции . . . . .	418
15.14. Физиологические основы гормонотерапии . . . . .	419
<b>Глава 16. Нервные информационные взаимодействия . . . . .</b>	<b>422</b>
16.1. Исторический очерк . . . . .	422
16.2. Общая характеристика нервных взаимодействий . . . . .	427
16.3. Общие структурно-функциональные принципы организации нервной системы . . . . .	430

16.3.1. Нейрон . . . . .	431
16.3.2. Глия. . . . .	438
16.4. Нервные центры и их свойства. . . . .	442
16.4.1. Структурно-функциональная организация и классификация нервных центров. . . . .	442
16.4.2. Фундаментальные свойства и механизмы деятельности нервных центров. . . . .	443
16.4.3. Распространение возбуждения в нервных центрах . . . . .	446
16.4.4. Торможение в нервных центрах. . . . .	450
16.5. Принципы координационной деятельности центральной нервной системы . . . . .	456
<b>Глава 17. Частные механизмы нервной регуляции . . . . .</b>	<b>459</b>
17.1. Макро- и микроморфологическая организация спинного мозга. . . . .	459
17.1.1. Серое вещество . . . . .	461
17.1.2. Белое вещество . . . . .	461
17.2. Функции спинного мозга . . . . .	461
17.2.1. Рефлекторная функция спинного мозга . . . . .	462
17.2.2. Проводниковая функция спинного мозга . . . . .	467
17.3. Макро- и микроморфологическая организация головного мозга. . . . .	469
17.3.1. Продолговатый мозг и его функции . . . . .	470
17.3.2. Строение и функции моста. . . . .	475
17.3.3. Строение и функции мозжечка . . . . .	477
17.3.4. Строение и функции среднего мозга . . . . .	479
17.3.5. Строение и функции промежуточного мозга . . . . .	483
17.3.6. Структурно-функциональная организация коры большого мозга . . . . .	490
17.3.7. Межполушарные взаимодействия. . . . .	496
17.3.8. Структурно-функциональная организация лимбической системы . . . . .	498
17.3.9. Функции базальных ядер (подкорковые ядра головного мозга) . . . . .	500
17.3.10. Проводящие пути головного и спинного мозга . . . . .	503
17.3.11. Оболочки спинного и головного мозга . . . . .	504
17.3.12. Желудочки мозга и их функции. . . . .	507
17.4. Медиаторные системы мозга . . . . .	507
17.5. Методы исследования центральной нервной системы . . . . .	511
17.5.1. Электроэнцефалография . . . . .	511
17.5.2. Метод вызванных потенциалов . . . . .	515
17.6. Автономная (вегетативная) нервная система. . . . .	516
17.6.1. Общая характеристика автономной (вегетативной) нервной системы . . . . .	516
17.6.2. Симпатический отдел автономной (вегетативной) нервной системы . . . . .	519
17.6.3. Парасимпатический отдел автономной (вегетативной) нервной системы . . . . .	521



17.6.4. Микроганглионарный (метасимпатический) отдел автономной (вегетативной) нервной системы . . . . .	522
17.6.5. Медиаторы и рецепторы автономной (вегетативной) нервной системы . . . . .	524
17.6.6. Центральная регуляция вегетативных функций . . . . .	529
17.6.7. Исследование функционального состояния автономной (вегетативной) нервной системы. . . . .	530
17.7. Структурно-функциональная организация периферической нервной системы . . . . .	532
17.8. Физиологические основы коррекции функций центральной и периферической нервной системы . . . . .	533
<b>Глава 18. Взаимодействие гуморальной, иммунной и нервной регуляторных систем . . . . .</b>	<b>535</b>
18.1. Развитие нейроиммунофизиологии. . . . .	535
18.2. Нейрогуморальная регуляция и иммунитет . . . . .	537
Предметный указатель . . . . .	542

## Глава 1

# ВОЗНИКНОВЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Как, когда и где возникла жизнь? Это один из самых старых и фундаментальных вопросов, волнующих человека на протяжении всей истории развития общества.

«...Земля была безвидна и пуста, и была тьма, и Дух Божий носился над водой...» — Ветхий завет и шумерский эпос, древнеиндийские веды и скандинавские саги — всюду мы находим попытки понять, откуда мы взялись, зачем пришли в этот Мир и насколько наши представления о нем соответствуют его реальному устройству.

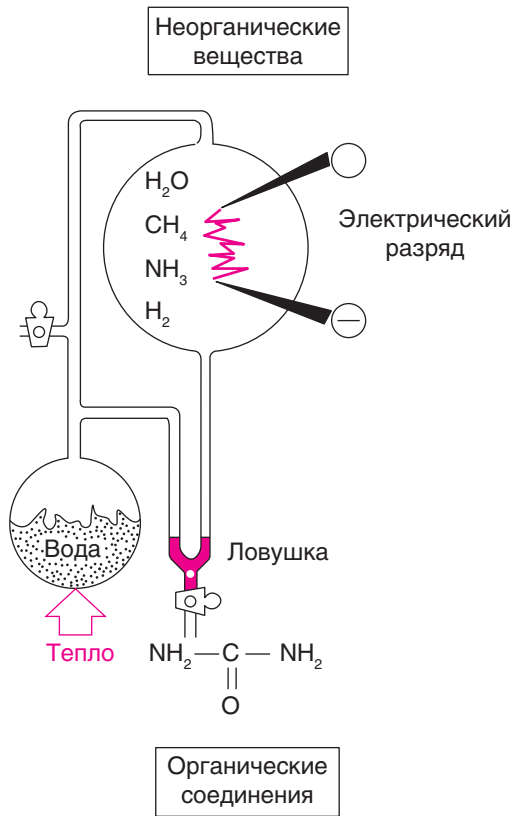
**Теория Опарина—Холдейна.** Основы современных научных представлений о возникновении жизни заложены в 20-х гг. XX в. российским биохимиком **А.И. Опариным** (1924) и английским ученым **Дж. Холдейном**. Их концепция базировалась на двух предположениях:

- ▶ *первое* — органические молекулы могли синтезироваться из первичной атмосферы Земли *абиогенным путем*, то есть без участия живых организмов, в ходе реакций, питаемых энергией Солнца и разрядами молний, в особых условиях, которых давно не существует;
- ▶ *второе* — в водах первичного океана с растворенными в них простыми органическими соединениями в течение миллионов лет, составляющих предбиологический период жизни Земли, образовывались многомолекулярные системы, обособленные от окружающей среды и способные к предбиологическому развитию до простейших живых систем (гипотеза о самоорганизации материи при переходе к живой форме).

В 1977 г. Международное общество по происхождению жизни учредило золотую медаль имени А.И. Опарина за достижения в этой области.

Американские ученые **С. Миллер** и **Г. Юри** доказали в начале 50-х гг. XX в., что некоторые малые *органические молекулы* — аминокислоты, простейшие сахара, пептиды, нуклеотиды, кислоты, мочевины и другие — образуются при продолжительном воздействии ультрафиолетового излучения и электрических разрядов, подобных молнии, на смесь газов, состоящую из неорганических простых соединений и молекул — метана, аммиака, воды и др. (рис. 1.1).

Именно эти элементы, как полагают, образовывали первичную атмосферу Земли приблизительно 4 млрд лет назад. Полагают, что решающим фактором эволюции простых органических молекул на предбиологическом этапе было *отсутствие молекулярного кислорода* в атмосфере Земли. Это обстоятельство «спасло» «новорожденные» органические молекулы от неизбежного окисления и позволило им развиваться в более сложные формы.



**Рис. 1.1.** Опыт Стенли Миллера, имитирующий образование простых органических веществ в первозданных условиях на Земле (абиогенный синтез)

*Гипотеза абиогенных синтезов.* Годы, прошедшие после этих классических экспериментов, называют *эпохой абиогенных синтезов*. В лабораториях удалось получить большинство соединений, из которых строятся важнейшие биологические молекулы — рибонуклеиновая кислота (РНК), дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), ферменты и др. В этот же период астрономы и астрофизики обнаружили в космосе простые органические соединения.

Появилась гипотеза о зарождении жизни в межзвездной среде и занесении жизни на Землю в составе метеоритного и кометного вещества (*теория панспермии*).

Существуют также предположения, что жизнь возникла на огромных глубинах, в кромешной тьме, а первые живые протоорганизмы были в буквальном смысле «экстремалами». Подобные им существа до сих пор обитают в раскаленных извержениях земных недр на дне океанов — так называемых *курильщиках*, в кратерах вулканов на поверхности Земли, горячих серных источниках, исключительно соленых водах и др.

*Гипотеза фазовых переходов* вследствие нарушения зеркальной симметрии в живой природе. Согласно *теории эволюции* процесс биопоэза шел по-

степенно в течение миллиардов лет. Альтернативные теории рассматривают возникновение жизни как своеобразный скачок — *фазовый переход «неживое — живое» вследствие спонтанного нарушения зеркальной симметрии* в неживой природе (Ф. Дайсон).

Сущность фазового перехода — разделение *рацемической*, то есть однородной, смеси предбиологических органических веществ, на *оптические лево-* (L) и *правовращающие (D) изомеры*.

Свойство зеркальной асимметрии, то есть нетождественности предмета и его зеркального изображения, получило название *киральности* (от греч. «рука»).

В биоорганическом мире все природные аминокислоты — это левые (L), а все природные сахара — правые (D) зеркальные изомеры (заметим, что аминокислоты — основа белков, а сахара входят в состав ДНК и РНК).

Оптимальные размеры структур (молекулярных агрегатов), из которых строились «островки» оптических изомеров, оказались близки к характерным для молекул биополимеров ( $10^{-7}$ – $10^{-6}$  см), а оптимальная энергия соответствовала величине водородной связи (не более 20 кал/моль) — связи, которая определяет структуру белков и нуклеиновых кислот!

Исследования американских, голландских и российских химиков по моделированию «предков» ДНК (полинуклеотидов) показали, что наиважнейшее свойство живого — *самовоспроизведение*, которое могло возникнуть и устойчиво поддерживаться только в кирально «чистом» «первородном бульоне».

Ряд ученых полагают, что возникновение жизни в безжизненной природе произошло благодаря процессу *самоорганизации*, или как своеобразный *фазовый переход*, или катастрофа, или качественный скачок. Примеры фазовых переходов хорошо известны: кристаллизация (вода–лед), конденсация (пар–жидкость) и др. Возникла новая область науки — *синергетика*, изучающая сложные взаимосвязи усиливающих друг друга процессов, приводящих к смене эволюционного развития системы скачкообразным изменением ее важнейших свойств и качеств, своеобразному «большому биологическому взрыву».

## 1.1. УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

Полагают, что процесс организации материи длился миллиарды лет. Из элементарных частиц строились атомы, из атомов — множество разных молекул, некоторые из которых приобрели способность к самовоспроизведению, ознаменовавшему *возникновение информации* и собственно *жизни* на Земле. Простые молекулы усложнялись; сложные определенным образом взаимодействовали, ориентировались, отделялись от окружающей среды и с помощью биологических мембран образовывали клетки. От предковых организмов до наших дней дошло огромное разнообразие архебактерий.

С появлением синезеленых водорослей состав первичной атмосферы Земли радикальным образом изменился — *в ней появился кислород*.

Приблизительно 1,5 млрд лет назад произошел переход от маленьких, относительно простых клеток — прокариот — к значительно более сложным и большим эукариотическим растительным и животным клеткам.

В результате специализации клеток и их взаимодействия образовались различные виды тканей, которые сформировали органы, а те, в свою очередь, — взаимодействующие системы органов. С течением времени эти системы приобрели способность избирательно вовлекаться и объединяться для выполнения определенной функции, конечная задача которой — *выживание и совершенствование организма*.

Таким образом, в процессе биопоза возникла *организационная иерархия*, в которой каждый следующий, более высокий уровень наделял всю систему все большей функциональной сложностью: от элементарных частиц и атомов к простым, а затем сложным органическим молекулам → прокариотам → эукариотам → многоклеточным → специализированным клеткам → тканям → органам → системам органов → функциональным системам → целостному организму → надорганизменному уровню.

### 1.1.1. Элементарные частицы и атомы

Органические вещества состоят в основном из четырех видов атомов — углерода (С), кислорода (О), водорода (Н) и азота (N). Эти атомы в целом составляют 99% живой материи, в которую входит и вода, состоящая из кислорода и водорода.

Атомы водорода, кислорода и углерода имеют незаполненные внешние (валентные) электронные оболочки, и именно это делает их особенно пригодными для создания химических основ жизни (рис. 1.2).



Рис. 1.2. Особенности атомарного строения водорода, кислорода и гелия

Наличие «свободных мест» на валентной орбите наделяет элементы *высокой реакционной способностью*. В отличие от инертных газов, например гелия, с полностью заполненной внешней орбитой (см. рис. 1.2) они могут свободно взаимодействовать с другими атомами, образуя множество молекулярных структур.

**Углерод (С).** Среди всех химических элементов углерод занимает ключевое место. Количество соединений углерода в живой ткани очень велико. Атомы углерода, образующие 4 простые или 2 двойные связи, способны формировать самые разные комбинации: линейные или разветвленные цепи и кольца, а в сочетании с другими атомами дают бесконечное многообразие молекулярных структур (рис. 1.3).

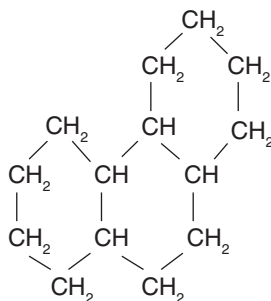
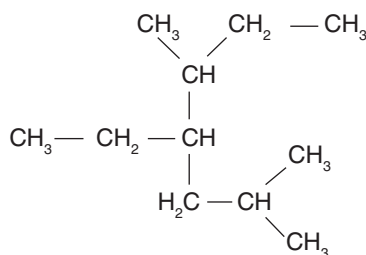
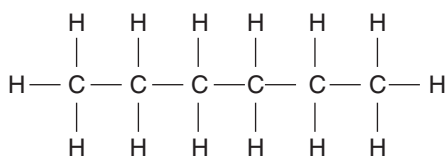
**Водород (Н)** образует соединения почти со всеми элементами, кроме благородных газов и металлов. Ядро атома водорода — протон — определяет кислотные свойства веществ. Молекула водорода двухатомна. Атом водорода,

соединенный в организме ковалентной связью с другими электроотрицательными элементами (С, N, O, S), образует так называемые водородные связи, играющие огромную роль в биологических процессах.

**Кислород (О)** обеспечивает дыхание всех аэробных организмов на Земле. В организме млекопитающих кислород ( $O_2$ ) образует непрочное соединение с гемоглобином ( $HbO_2$ ), обеспечивающим дыхательную функцию крови. Кислород также абсолютно необходим для окисления химических составных частей клеток и тканей в цикле Кребса, в процессе которого освобождается заключенная в химических связях питательных веществ *энергия*, необходимая для жизнедеятельности.

Кислород способен присоединять водород с образованием воды ( $H_2O$ ), окислять углерод до его двуокиси ( $CO_2$ ).

**Другие химические элементы.** *Макроэлементы* — сера, фосфор, хлор, натрий, калий, магний, кальций и железо, а также *микроэлементы* — цинк, медь, йод, фтор, марганец, селен, кобальт, молибден, стронций, никель, хром, ванадий и другие совершенно необходимы для нормальной жизнедеятельности.



**Рис. 1.3.** Примеры многообразия молекулярных структур, образующихся при участии атомов углерода и водорода (линейные, разветвленные, циклические цепи)

## 1.1.2. Межатомные и межмолекулярные взаимодействия

Два или более атома, связанные вместе, образуют молекулу. Атомы в молекулах удерживаются вместе благодаря химическим связям, возникающим при передаче электронов от одного атома к другому или при их распределении между двумя атомами.

В живой природе существует два основных типа химических связей: *ковалентные (сильные)* и *нековалентные (слабые)* — водородные, ван-дер-ваальсовы и др.

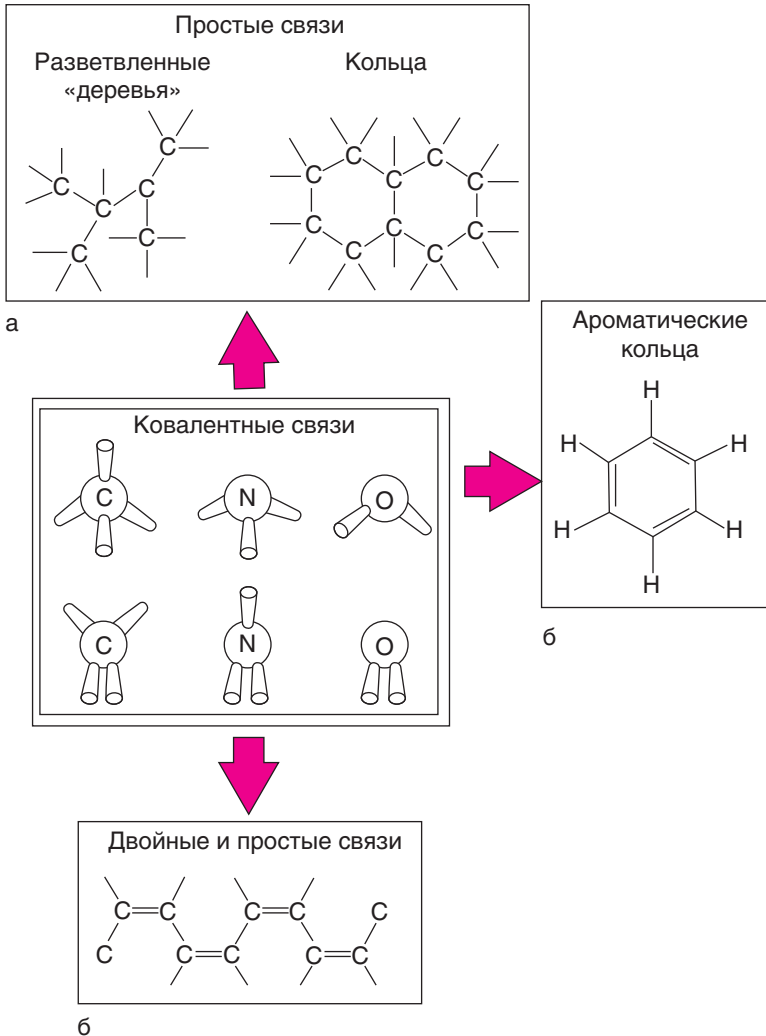
### Сильные взаимодействия

#### Ковалентные связи

Из всех элементов, присутствующих в земной коре и живом организме, только так называемые легкие атомы С, N, O, H имеют не более двух элек-

тронных оболочек и малую атомную массу, поэтому именно они образуют прочные, стабильные ковалентные связи с другими атомами, присоединяя электроны для полного заполнения внешних оболочек.

Атомы в биологических молекулах обычно соединены ковалентными связями, образованными поделенной парой электронов (рис. 1.4). Каждый атом может образовывать определенное количество таких связей с определенным пространственным расположением. Существуют и двойные связи, которые могут быть расположены по-разному относительно других связей.



**Рис. 1.4.** Межмолекулярные сильные (ковалентные) связи

В некоторых случаях две ковалентные связи (двойная связь) образуются между двумя атомами посредством общей электронной пары. Например,

диоксид углерода ( $\text{CO}_2$ ) — конечный продукт всех метаболических превращений в цикле окислительного фосфорилирования — содержит *две двойные связи*:  $\text{O}=\text{C}=\text{O}$ .

И, поскольку эти связи полностью насыщают реакционную способность всех трех атомов этой молекулы (2 у кислорода; 4 у углерода), молекула  $\text{CO}_2$  относительно инертна и свободно диффундирует из той среды, где она образовалась, вплоть до выведения во внешнюю среду легкими и почками.

*Три из четырех основных элементов жизни — O, N и C — образуют двойные и тройные ковалентные связи*, что позволяет им связываться одновременно с двумя или более атомами и значительно расширяет спектр молекулярных конфигураций, получающихся в результате реакций с этими элементами (см. рис. 1.4, а, б, в).

Например, уникальная роль углерода в клетке определяется его способностью образовывать сильные ковалентные связи с другими атомами углерода. В результате они соединяются друг с другом, образуя *цепи*, или разветвленные «деревья», или кольца (см. рис. 1.4, а).

Углеродная цепь может содержать и двойные связи. В случае чередования двойных и простых связей электроны, участвующие в их образовании, перемещаются по молекуле, стабилизируя ее структуру, — это явление называют *резонансом* (см. рис. 1.4, б).

При резонансе, охватывающем все циклическое соединение, образуется *ароматическое кольцо* (см. рис. 1.4, в).

Биологический смысл прочных связей очевиден — например, они обеспечивают стабильность структуры ДНК и других макромолекул, необходимую для существования организма в отведенные ему сроки и передачи наследственной информации.

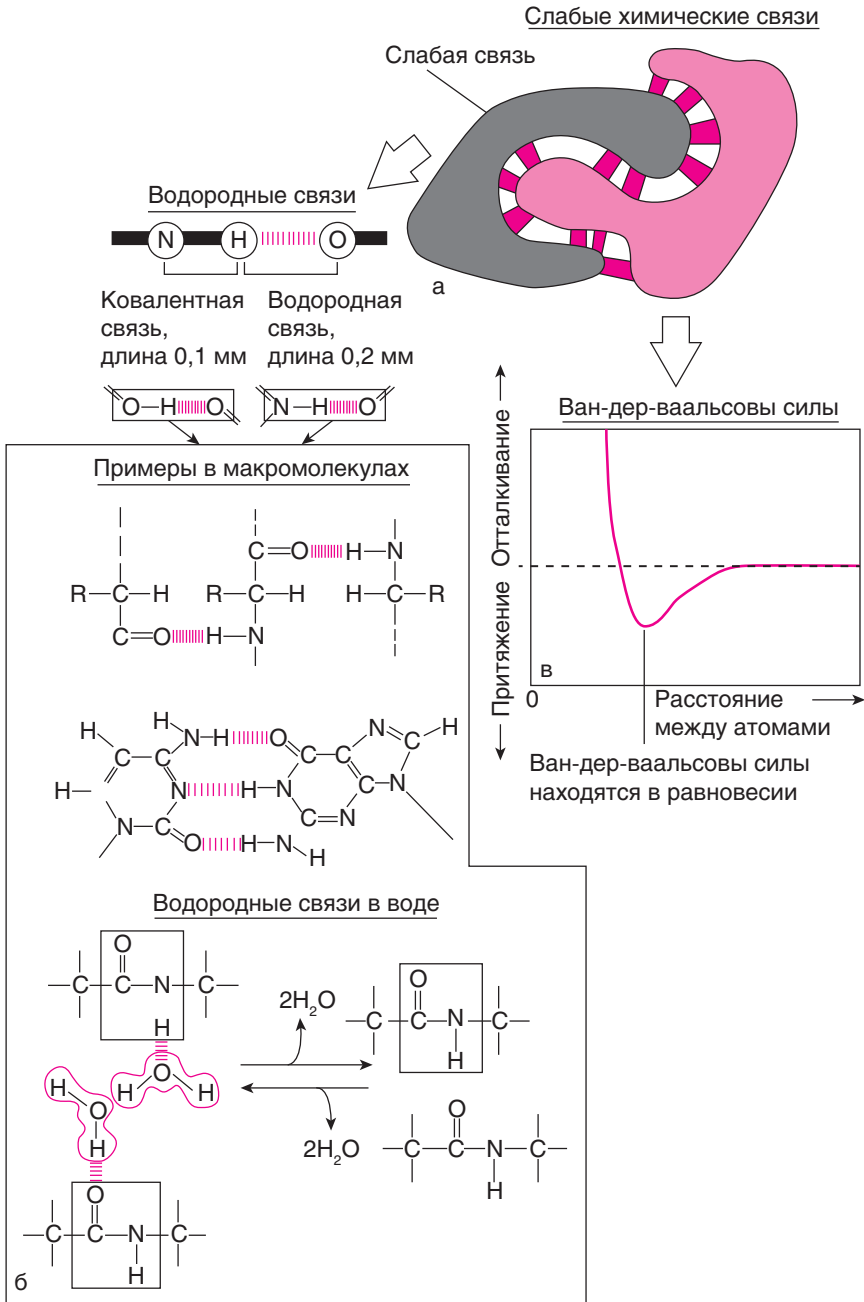
### **Слабые взаимодействия**

Итак, макромолекулярные цепи образуются с помощью ковалентных связей, которые настолько прочны, что поддерживают последовательность субъединиц макромолекулы в течение длительного времени. Однако заключенная в этой последовательности информация выражается с помощью значительно более *слабых нековалентных сил малого радиуса действия* (рис. 1.5). Такие слабые химические связи возникают между разными частями одной и той же макромолекулы и между разными макромолекулами. В совокупности эти связи определяют и пространственную структуру макромолекулярных цепей, и то, как они взаимодействуют.

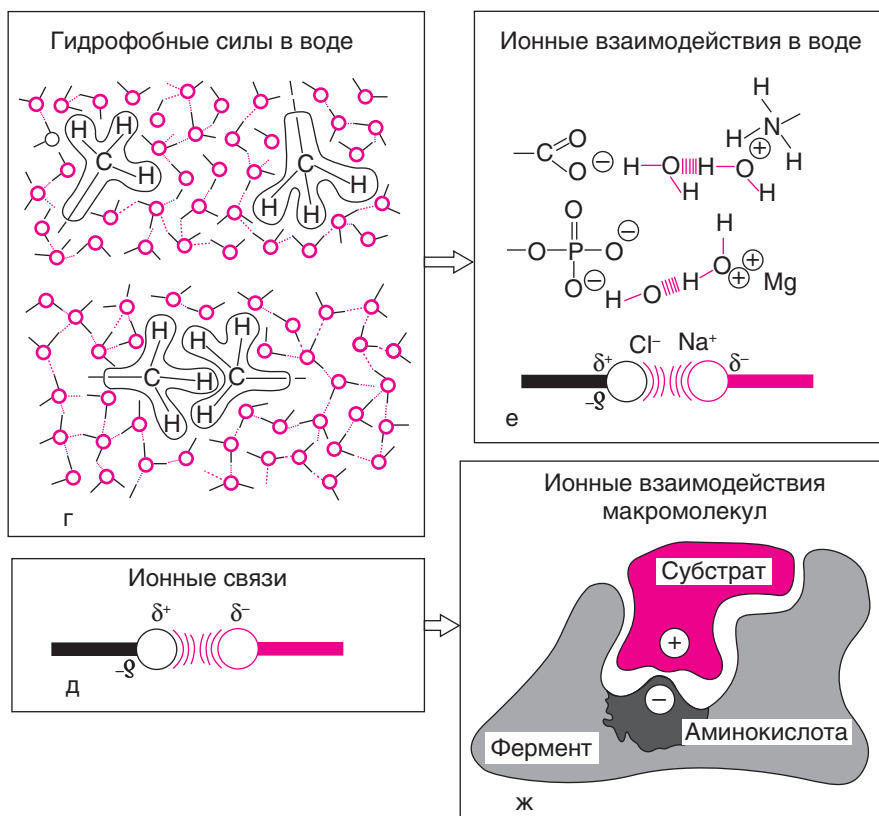
Энергия слабых связей составляет  $1/20$  энергии ковалентной связи, а прочное взаимодействие может быть обеспечено лишь одновременным образованием *множества нековалентных связей* (см. рис. 1.5, а).

Нековалентные связи в биологических молекулах обычно подразделяют на три типа: водородные связи, ван-дер-ваальсовы взаимодействия и ионные взаимодействия.





**Рис. 1.5.** Межмолекулярные слабые (нековалентные) связи. Органические молекулы взаимодействуют с другими молекулами (а) с помощью нековалентных сил малого радиуса действия. Энергия слабых химических связей обеспечена лишь одновременным образованием многих связей. Водородную связь (б) образует атом водорода, «поделенный» между двумя атомами (например, O и H). (в) Ван-дер-ваальсовы силы



**Рис. 1.5. Окончание.** Из-за флуктуаций электрического поля любые 2 атома на очень близких расстояниях притягиваются (ван-дер-ваальсово притяжение). Однако при очень тесном сближении атомы с силой отталкиваются друг от друга. Такое взаимодействие называют *ван-дер-ваальсовым отталкиванием*. Гидрофобные силы (г) нарушают структуру образования водородными связями сети молекул воды. Чтобы уменьшить этот эффект, вода стремится объединить гидрофобные группы и «вытолкнуть» их с помощью гидрофобных взаимодействий. Ионные связи (д) возникают между полностью заряженными группами или между частично заряженными группами. Ионные взаимодействия в воде (е). В результате взаимодействия с молекулами воды заряженные группы экранируются, поэтому в водном растворе ионные связи сравнительно слабы (их энергия равна приблизительно энергии водородных связей). Ионные связи становятся более слабыми в присутствии солей, атомы которых образуют ионы противоположного заряда. Ионные взаимодействия макромолекул (ж): фермент, связывающий положительно заряженный субстрат, имеет в «нужном» месте отрицательно заряженную аминокислоту

### Водородные связи

Способность атома водорода соединяться с атомом сильно электроотрицательного элемента (F, O, N) ведет к образованию водородной связи (см. рис. 1.5, б). В первом приближении образование этой связи можно объяснить действием электростатических сил. Энергия водородной связи значительно меньше энергии обычной ковалентной связи, однако и ее энергии