

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет»

Т.В. Карпюк

БИОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЦИТОЛОГИИ

Рекомендовано учебно-методическим советом федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Красноярский государственный аграрный университет» для внутривузовского использования в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению подготовки 35.03.03 «Агрохимия и агропочвоведение»

Электронное издание

Красноярск 2018

ББК 28.0
К26

Рецензенты:

*И.С. Вышегородцева, канд. биол. наук, доц. каф. биологии и экологии
ФГБОУ ВО «Красноярский государственный медицинский
университет им. проф. В.Ф. Войно-Ясенецкого»*

*С.Р. Кузьмин, канд. с.-х. наук, науч. сотр. лаборатории лесной
генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН –
обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН*

К26 Карпюк, Т.В.

Биология с основами цитологии: учеб. пособие [Электронный ресурс] / Т.В. Карпюк; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2018. – 282 с.

Приведены основные сведения об особенностях организации живой материи, рассмотрены органические соединения, из которых состоит живой организм, строение клетки, обмен веществ и энергии между организмом и окружающей средой, процессы размножения, наследственность и изменчивость, механизмы реализации генетической информации, генетический код, эволюция.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлению подготовки 35.03.03 «Агрохимия и агропочвоведение».

ББК 28.0

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1. ЖИЗНЬ, ЕЕ СВОЙСТВА, УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И МНОГООБРАЗИЕ.....	7
1.1. Предмет, задачи и методы биологии.....	7
1.2. Признаки (свойства) живой материи.....	9
1.3. Уровни организации живой природы.....	10
1.4. Систематика живых организмов	13
Контрольные вопросы и задания.....	15
ГЛАВА 2. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ.....	16
2.1. Элементный состав.....	16
2.2. Молекулярный состав.....	19
2.2.1. Неорганические вещества.....	19
2.2.1.1. Вода.....	19
2.2.1.2. Минеральные соли.....	20
2.2.2. Органические вещества.....	22
2.2.2.1. Углеводы.....	22
2.2.2.2. Липиды.....	27
2.2.2.3. Белки.....	29
2.2.2.4. Нуклеиновые кислоты.....	37
2.2.2.5. Витамины.....	47
Контрольные вопросы и задания.....	59
ГЛАВА 3. СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ.....	60
3.1. Клеточная теория.....	60
3.2. Типы клеточной организации.....	61
3.3. Строение эукариотической клетки.....	67
3.3.1. Клеточная оболочка.....	68
3.3.2. Цитоплазма.....	71
3.3.3. Ядро.....	81
3.4. Неклеточные формы жизни – вирусы.....	95
Контрольные вопросы и задания.....	101
ГЛАВА 4. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ.....	102
4.1. Типы питания живых организмов.....	102
4.2. Понятие о метаболизме.....	103
4.3. АТФ и ее роль в метаболизме.....	104
4.4. Энергетический обмен.....	105
4.5. Пластический обмен.....	111
4.5.1. Фотосинтез.....	111
4.5.2. Хемосинтез.....	118
Контрольные вопросы и задания.....	120
ГЛАВА 5. РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОР- ГАНИЗМОВ.....	121
5.1. Воспроизведение клеток.....	121
5.1.1. Хромосомный набор.....	121

5.1.2. Клеточный цикл.....	121
5.1.3. Деление эукариотических клеток.....	122
5.1.3.1. Митоз.....	122
5.1.3.2. Мейоз.....	124
5.1.4. Деление прокариотических клеток.....	128
5.2. Размножение организмов.....	129
5.2.1. Бесполое размножение.....	130
5.2.2. Половое размножение.....	133
5.2.2.1. Половые клетки.....	134
5.2.2.2. Образование половых клеток.....	136
5.2.2.3. Оплодотворение.....	138
5.2.3. Типы редукции числа хромосом.....	139
5.3. Индивидуальное развитие организмов.....	141
5.3.1. Типы онтогенеза.....	141
5.3.2. Эмбриональное развитие.....	143
5.3.3. Постэмбриональное развитие.....	145
Контрольные вопросы и задания.....	146
ГЛАВА 6. ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ.....	147
6.1. Наследственность.....	147
6.1.1. Основные понятия.....	147
6.1.2. Законы Г. Менделя.....	149
6.1.3. Сцепленное наследование. Нарушение сцепления.....	154
6.1.4. Генетика пола.....	155
6.1.5. Взаимодействие генов.....	161
6.1.6. Хромосомная теория наследственности. Нехромосомное наследование.....	166
6.1.7. Основные методы генетики.....	167
6.2. Механизмы реализации генетической информации.....	167
6.2.1. Репликация ДНК.....	168
6.2.2. Биосинтез белка.....	172
6.2.3. Молекулярная организация генома и строение гена у про- и эукариот.....	178
6.3. Изменчивость.....	185
6.3.1. Ненаследственная (модификационная) изменчивость.....	186
6.3.2. Наследственная (генотипическая) изменчивость.....	187
6.3.3. Мутагенные факторы.....	191
6.4. Селекция.....	191
6.4.1. Основные методы селекции.....	192
6.4.2. Селекция растений, животных и микроорганизмов.....	195
6.4.2.1. Селекция растений.....	195
6.4.2.2. Селекция животных.....	198
6.4.2.3. Селекция микроорганизмов.....	201
Контрольные вопросы и задания.....	201
ГЛАВА 7. ЭВОЛЮЦИЯ.....	203
7.1. Эволюционное учение.....	203

7.1.1. Развитие эволюционных идей.....	203
7.1.2. Микроэволюция.....	207
7.1.2.1. Вид и популяции.....	207
7.1.2.2. Генетика популяций.....	208
7.1.2.3. Факторы эволюции.....	209
7.1.2.4. Видообразование.....	213
7.1.3. Макроэволюция.....	215
7.1.3.1. Дивергенция и конвергенция.....	215
7.1.3.2. Главные направления эволюции.....	217
7.1.3.3. Главные пути эволюции.....	218
7.2. Развитие органического мира	220
7.2.1. Доказательства эволюции органического мира.....	220
7.2.2. Происхождение жизни.....	223
7.2.3. Краткая история развития органического мира.....	228
7.3. Происхождение и эволюция человека.....	235
7.3.1. Происхождение человека.....	235
7.3.2. Этапы эволюции человека.....	238
7.3.3. Факторы антропогенеза.....	241
7.3.4. Расы современного человека.....	243
Контрольные вопросы и задания.....	245
ПЕРЕЧЕНЬ ЭКЗАМЕНАЦИОННЫХ ВОПРОСОВ.....	246
СПИСОК ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ.....	249
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	280
ЛИТЕРАТУРА.....	281

ВВЕДЕНИЕ

Биология – одна из старейших естественных наук. Общая биология изучает основные закономерности жизненных явлений, протекающих на различных уровнях организации живого. Предметом ее изучения являются живые организмы, их строение, функции, развитие, взаимоотношение со средой и происхождение. Биология – одна из самых сложных естественных наук. Сложность любой биологической системы, способной к самостоятельному существованию, намного превосходит сложность объектов неживой природы или технических устройств.

Курс биологии в подготовке специалиста занимает особое место. Издание составлено в соответствии с компетентностным подходом и основными требованиями ФГОС ВО по направлению подготовки 35.03.03 «Агрохимия и агропочвоведение». Дисциплина «Биология с основами цитологии» входит в образовательную программу подготовки бакалавров по направлению 35.03.03 «Агрохимия и агропочвоведение» и представляет собой составную часть подготовки наряду с другими дисциплинами. Цель изучения данной дисциплины состоит в выработке общебиологического мировоззрения и общебиологического подхода к оценке явлений жизни.

Основные задачи при освоении дисциплины заключаются в том, чтобы изучить общие биологические признаки у живых организмов; подвести итоги основным положениям общей биологии во всем их разнообразном и широком диапазоне уровней – от понятия о жизни и живой материи до представления о единстве живого мира и окружающей среды; устанавливать причинно-следственные связи в строении и функционировании живых систем разного уровня; выработать умение анализировать и обобщать общебиологические явления.

Особенностью дисциплины является изучение биологии как фундаментальной основы сельского хозяйства, медицины, экологии, биотехнологии и других естественных наук. Фундамент биологических знаний обеспечивает необходимую преемственность для последующих и параллельных биологических дисциплин.

ГЛАВА 1

ЖИЗНЬ, ЕЕ СВОЙСТВА, УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И МНОГООБРАЗИЕ

1.1. Предмет, задачи и методы биологии

Биология (от греч. *bios* – жизнь и *logos* – слово, понятие, учение) – наука о живой природе. Задача общей биологии – выявить и объяснить общие свойства и многообразие живых организмов. Термин «биология» был предложен в 1802 г. Ж.Б. Ламарком и Г.Р. Тревиранусом независимо друг от друга.

Многообразие живой природы настолько велико, что современная биология представляет собой комплекс биологических наук, значительно отличающихся одна от другой. При этом каждая имеет собственный предмет изучения, методы, цели и задачи.

Система биологических наук. Биологические науки можно подразделить по направлениям исследований.

1. Науки, изучающие систематические группы живых организмов: *вирусология* – наука о вирусах; *микробиология* – наука о микроорганизмах; *микология* – наука о грибах; *ботаника (фитология)* – наука о растениях; *зоология* – наука о животных; *антропология* – наука о человеке.

2. Науки, изучающие разные уровни организации всего живого: *молекулярная биология* – наука о свойствах и проявлении жизни на молекулярном уровне; *цитология* – наука о клетках; *гистология* – наука о тканях.

3. Науки, изучающие структуру, свойства и проявления жизни отдельных организмов: *анатомия* – наука о внутреннем строении; *морфология* – наука о внешнем строении; *физиология* – наука о жизнедеятельности целостного организма и его частей; *генетика* – наука о наследственности и изменчивости организмов.

4. Науки, изучающие структуру, свойства и проявления коллективной жизни и сообществ живых организмов: *экология* – наука об отношениях живых организмов между собой и окружающей их средой; *биогеография* – наука о закономерностях географического распространения живых организмов.

5. Науки о развитии живой материи: *биология индивидуального развития* – наука о развитии живого организма от момента его зарождения до смерти; *эволюционное учение* – наука об историческом

развитии живой природы; *палеонтология* – наука о развитии жизни в прошлые геологические времена.

6. Науки, использующие различные методы исследований: *биохимия* (на стыке биологии и химии) – наука о химических веществах и процессах в живых организмах; *биофизика* (на стыке биологии и физики) – наука о физических и физико-химических явлениях в живых организмах.

7. Прикладные науки: *биотехнология* – совокупность методов получения полезных для человека продуктов и явлений с помощью живых организмов; *бионика* – разработка технических устройств по подобию живых систем, *растениеводство*, *животноводство*, *ветеринария* и др.

Задачи биологии. Состоят в изучении закономерностей проявления жизни (строения и функции живых организмов и их сообществ, распространение, происхождение и развитие, связи друг с другом и неживой природой); раскрытия сущности жизни; систематизации многообразия живых организмов.

Методы биологических исследований. Современная биология располагает широким набором методов исследования.

Основные методы биологических исследований:

1) *метод наблюдения и описания* – заключается в сборе и описании фактов;

2) *метод измерений* – использует измерения характеристик объектов;

3) *сравнительный метод* – основан на анализе сходства и различий изучаемых объектов;

4) *исторический метод* – изучает ход развития исследуемого объекта;

5) *метод эксперимента* – дает возможность изучать явления природы в заданных условиях;

б) *метод моделирования* – позволяет описывать сложные природные явления с помощью относительно простых моделей.

Связь биологии с другими науками. Биология тесно связана с фундаментальными науками (математикой, физикой, химией), естественными (геологией, географией, почвоведением), общественными (психологией, социологией), прикладными (биотехнологией, бионикой, растениеводством, охраной природы) и входит в комплекс естественных наук, т.е. наук о природе.

Значение биологии. Биология является теоретической основой таких наук, как медицина, психология, социология. Биологические знания используются в пищевой промышленности, фармакологии, сельском, лесном и промысловом хозяйстве. Достижения биологии используются при решении глобальных проблем современности: взаимоотношения общества с окружающей средой, рационального природопользования и охраны природы, продовольственного обеспечения.

1.2. Признаки (свойства) живой материи

Одно из первых определений жизни дал Ф. Энгельс: «Жизнь – это способ существования белковых тел». Отечественным ученым М.В. Волькенштейном (1965) с учетом современных достижений науки предложено следующее определение: «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров – белков и нуклеиновых кислот». По данным современной философии, жизнь – особая форма движения материи, качественно отличная от форм неорганического мира.

Однако до сих пор общепризнанного определения понятия «жизнь» не существует. Но можно выделить **признаки (свойства) живой материи**, отличающие ее от неживой.

1. *Определенный химический состав* – живые организмы состоят из тех же химических элементов, что и объекты неживой природы, однако соотношение этих элементов различно. Основными элементами живых существ являются С, О, N и H.

2. *Клеточное строение* – все живые организмы, кроме вирусов, имеют клеточное строение. Вне клетки жизни нет.

3. *Обмен веществ и энергозависимость* – живые организмы являются открытыми системами, они зависят от поступления в них из внешней среды веществ и энергии.

4. *Саморегуляция (гомеостаз)* – живые организмы обладают способностью поддерживать гомеостаз – постоянство своего химического состава и интенсивность обменных процессов.

5. *Раздражимость* – живые организмы проявляют раздражимость, т.е. способность отвечать на определенные внешние воздействия специфическими реакциями.

6. *Наследственность* – живые организмы способны передавать признаки и свойства из поколения в поколение с помощью носителей информации – молекул ДНК и РНК.

7. *Изменчивость* – живые организмы способны приобретать новые признаки и свойства.

8. *Самовоспроизведение (размножение)* – живые организмы способны размножаться – воспроизводить себе подобных.

9. *Индивидуальное развитие (онтогенез)* – каждой особи свойствен онтогенез – индивидуальное развитие организма от зарождения до конца жизни (смерти или нового деления). Развитие сопровождается ростом.

10. *Эволюционное развитие (филогенез)* – живой материи в целом свойствен филогенез – историческое развитие жизни на Земле с момента ее появления до настоящего времени.

11. *Адаптация* – живые организмы способны адаптироваться, т.е. приспосабливаться к условиям окружающей среды.

12. *Ритмичность* – живые организмы проявляют ритмичность жизнедеятельности (суточную, сезонную и др.).

13. *Целостность и дискретность* – с одной стороны, вся живая материя целостна, определенным образом организована и подчиняется общим законам, с другой стороны, любая биологическая система состоит из обособленных, хотя и взаимосвязанных элементов.

14. *Иерархичность* – все живое, начиная с биополимеров (белков и нуклеиновых кислот) и кончая биосферой в целом, находится в определенной соподчиненности. Функционирование биологических систем на менее сложном уровне делает возможным существование более сложного уровня.

С давних пор есть две противоположные точки зрения в оценке явления жизни: механицизм и витализм. Представители механицизма считают, что биологические явления подчиняются физико-химическим законам. Виталисты считают, что живым организмам присуща особая «жизненная сила».

1.3. Уровни организации живой природы

Жизнь на Земле представлена отдельными особями. Они имеют определенное строение. Живые организмы образуют сообщества. Индивидуумы и сообщества сложным образом организованы во времени и пространстве. Они обладают структурной и функциональной сложностью и имеют много уровней организации.

Уровень организации живой материи – функциональное место биологической структуры определенной степени сложности в общей иерархии живого. Каждый уровень требует своих методов исследования с определенной разрешающей способностью.

Выделяют следующие уровни организации живой материи

Молекулярный (молекулярно-генетический) уровень. На этом уровне живая материя организуется в сложные высокомолекулярные органические соединения (белки, нуклеиновые кислоты и др.). Объекты изучения – молекулы (размеры менее 1 нм), методы исследований – физико-химические.

Субклеточный (надмолекулярный) уровень. На этом уровне живая материя организуется в *органойды* (хромосомы, клеточную мембрану, эндоплазматическую сеть, митохондрии, аппарат Гольджи, лизосомы, рибосомы и другие субклеточные структуры). Изучаются клеточные компоненты, мембраны, органеллы (размеры от 1 до 200 нм) с помощью электронного микроскопа.

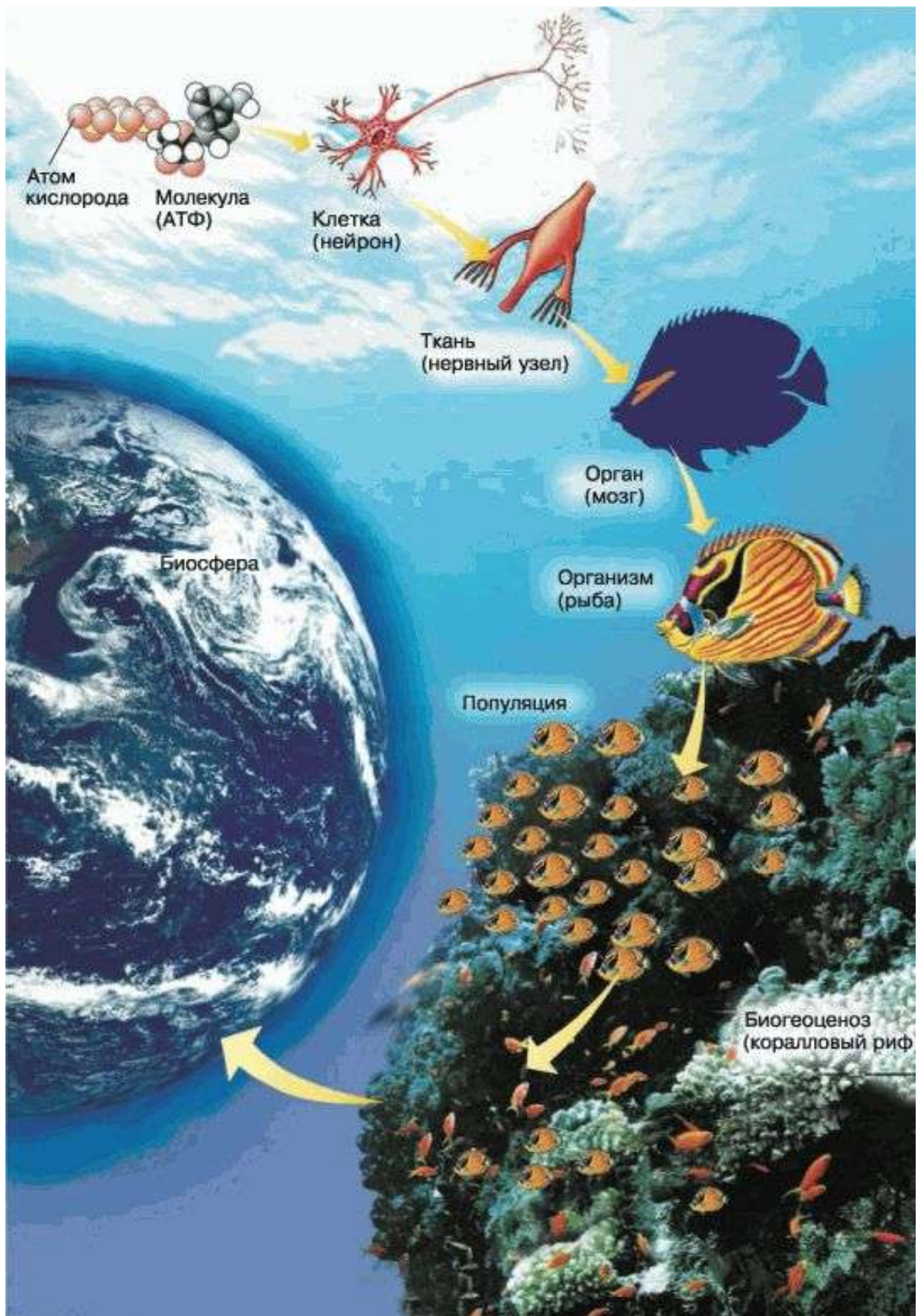
Клеточный уровень. На этом уровне живая материя представлена клетками. *Клетка* – элементарная структурная и функциональная единица живого. Изучаются клетки (размер от 200 нм до 20 мкм); методы изучения – цитологические (используется световой микроскоп).

Тканевый уровень. Изучаются ткани (размеры 10-100 мкм); методы изучения – гистологические, с помощью светового микроскопа). *Ткань* – совокупность клеток, сходных по строению и функциям, а также связанных с ними межклеточных веществ.

Органный уровень. Изучаются органы, особенности их строения и функционирования (размеры 0,1 мм и более). *Орган* – часть многоклеточного организма, выполняющая определенную функцию или функции. Далее изучаются системы органов.

Организменный (онтогенетический) уровень. На этом уровне живая материя представлена организмами. Изучаются целые особи, их строение и процессы, проходящие в них. *Организм* (особь, индивид) – неделимая единица жизни, ее реальный носитель, характеризующийся всеми ее признаками.

Популяционно-видовой уровень. На этом уровне живая материя организуется в популяции. Изучаются факторы, влияющие на численность популяций и видов.



Уровни организации живой материи

Популяция – совокупность особей одного вида, образующих обособленную генетическую систему, которая длительно существует

в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида. *Вид* – совокупность особей (популяций особей), способных к скрещиванию с образованием плодового потомства и занимающих в природе определенную область (*ареал*).

Биоценотический уровень. На этом уровне живая материя образует биоценозы. *Биоценоз* – совокупность популяций разных видов, обитающих на определенной территории.

Биогеоценотический уровень. На этом уровне живая материя формирует биогеоценозы. *Биогеоценоз* – совокупность биоценоза и абиотических факторов среды обитания (климат, почва).

На этих уровнях решаются проблемы взаимоотношений организмов в сообществах.

Биосферный уровень. На этом уровне живая материя формирует биосферу. Решаются глобальные проблемы изучения всей биосферы. *Биосфера* – оболочка Земли, преобразованная деятельностью живых организмов.

1.4. Систематика живых организмов

В настоящее время на Земле описано более 2,5 млн видов живых организмов. Однако реальное число видов на Земле в несколько раз больше, так как не учтены многие виды микроорганизмов, насекомых и др. Кроме того, считается, что современный видовой состав – лишь около 5% от видового разнообразия жизни за период ее существования на Земле.

Для упорядочения такого многообразия живых организмов служат систематика, классификация и таксономия. **Систематика** – раздел биологии, занимающийся описанием, обозначением и классификацией существующих и вымерших организмов по таксонам. **Классификация** – распределение всего множества живых организмов по определенной системе иерархически соподчиненных **групп-таксонов**. **Таксономия** – раздел систематики, разрабатывающий теоретические основы классификации. **Таксон** – искусственно выделенная человеком группа организмов, связанных той или иной степенью родства и в то же время достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определенную таксономическую категорию того или иного ранга.

В современной классификации существует следующая иерархия таксонов: царство, отдел (тип в систематике животных), класс, порядок (отряд в систематике животных), семейство, род, вид. Кроме того, выделяют промежуточные таксоны: над- и подцарства, над- и подотделы, над- и подклассы и т.д. **К. Линнеем** была введена **бинарная номенклатура**. Каждый организм имеет два латинских названия: **родовое** – пишется с заглавной буквы, и **видовое** – с маленькой (например, *Homo sapiens*).

Систематика живых организмов постоянно изменяется и обновляется. В настоящее время она имеет следующий вид:

I. Неклеточные формы. Царство Вирусы.

II. Клеточные формы.

1. Надцарство Прокариоты (*Procariota*)^{*}:

1) царство Бактерии (*Bacteria, Bacteriobionta*);

2) царство Архебактерии (*Archaeobacteria, Archaeobacteriobionta*);

3) царство Прокариотические водоросли:

– отдел Синезеленые водоросли, или Цианеи (*Cyanobionta*);

– отдел Прохлорофитовые водоросли, или Прохлорофиты (*Prochlororhyta*).

2. Надцарство Эукариоты (*Eucariota*):

1) царство Растения (*Vegetabilia, Phitobiota* или *Plantae*):

– подцарство Багрянки (*Rhodobionta*);

– подцарство Настоящие водоросли (*Phycobionta*);

– подцарство Высшие растения (*Embryobionta*);

2) царство Грибы (*Fungi, Mycobionta, Mycetalia* или *Mycota*):

– подцарство Низшие грибы (одноклеточные) (*Muxobionta*);

– подцарство Высшие грибы (многоклеточные) (*Mycobionta*);

3) царство Животные (*Animalia, Zoobionta*):

– подцарство Простейшие, или Одноклеточные (*Protozoa, Protozoobionta*);

– подцарство Многоклеточные (*Metazoa, Metazoobionta*).

^{*} Ряд ученых выделяет в надцарстве Прокариоты одно царство Дробянки, которое включает три подцарства: Бактерии, Архебактерии и Цианобактерии.

Контрольные вопросы и задания

1. Что является предметом изучения биологии?
2. Как классифицируют биологические науки?
3. Каковы задачи биологии?
4. Охарактеризуйте методы биологии.
5. С какими науками связана биология?
6. Почему биология относится к естественным наукам?
7. Где используют достижения биологии?
8. Что такое жизнь? Какие признаки (свойства) отличают живую материю от неживой?
9. Назовите и охарактеризуйте уровни организации живой материи.
10. Что такое систематика, классификация и таксономия живых организмов? Систематизируйте существующие на Земле организмы.

ГЛАВА 2

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Химический состав живых организмов можно выразить в двух видах: атомном и молекулярном. *Атомный (элементный) состав* характеризует соотношение атомов элементов, входящих в живые организмы. *Молекулярный (вещественный) состав* отражает соотношение молекул веществ.

2.1. Элементный состав

В состав живых организмов входит около 70 химических элементов системы Менделеева. По относительному содержанию элементы, входящие в состав живых организмов, делят на три группы: макроэлементы, микроэлементы, ультрамикроэлементы.

1. *Макроэлементы* – O, C, H, N (в сумме около 98-99%, их еще называют *основные*, или *органогены*), Ca, K, Si, Mg, P, S, Na, Cl, Fe (в сумме около 1-2%). Макроэлементы составляют основную массу процентного состава живых организмов (табл. 2.1).

2. *Микроэлементы* – Mn, Co, Zn, Cu, B, I, F, Mo и др. Их суммарное содержание в клетке составляет порядка 0,1%.

3. *Ультрамикроэлементы* – Se, U, Hg, Ra, Au, Ag и др. Их содержание в клетке очень незначительно (менее 0,01%), а физиологическая роль большинства из них не раскрыта.

Таблица 2.1

Содержание некоторых химических элементов

Элемент	В живых организмах, % от сырой массы	В земной коре, %	В морской воде, %
1	2	3	4
Кислород	65-75	49,2	85,8
Углерод	15-18	0,4	0,0035
Водород	8-10	1,0	10,67
Азот	1,5-3,0	0,04	0,37
Фосфор	0,20-1,0	0,1	0,003
Сера	0,15-0,2	0,15	0,09
Калий	0,15-0,4	2,35	0,04
Хлор	0,05-0,1	0,2	0,06
Кальций	0,04-2,0	3,25	0,05
Магний	0,02-0,03	2,35	0,14
Натрий	0,02-0,03	2,4	1,14

1	2	3	4
Железо	0,01-0,015	4,2	0,00015
Цинк	0,0003	< 0,01	0,00015
Медь	0,0002	< 0,01	< 0,00001
Йод	0,0001	< 0,01	0,000015
Фтор	0,0001	0,1	2,07

Химические элементы, которые входят в состав живых организмов и при этом выполняют биологические функции, называют *био-генными*. Даже те из них, которые содержатся в клетках в ничтожно малых количествах, ничем не могут быть заменены и совершенно необходимы для жизни (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Роль биогенных элементов в живых организмах

Элемент	Символ элемента	Роль в живых организмах
1	2	3
Углерод	C	Входит в состав органических веществ, в форме карбонатов входит в состав раковин моллюсков, коралловых полипов, покровов тела простейших, бикарбонатной буферной системы (HCO_3^- , H_2CO_3)
Кислород	O	Входит в состав воды и органических веществ
Водород	H	То же
Азот	N	Входит в состав всех аминокислот, нуклеиновых кислот, АТФ, НАД, НАДФ, ФАД
Фосфор	P	Входит в состав нуклеиновых кислот, АТФ, НАД, НАДФ, ФАД, фосфолипидов, костной ткани, эмали зубов, фосфатной буферной системы (HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-)
Сера	S	Входит в состав серосодержащих аминокислот (цистина, цистеина, метионина), инсулина, витамина В ₁ , кофермента А, многих ферментов, участвует в формировании третичной структуры белка (образование дисульфидных связей), в бактериальном фотосинтезе (сера входит в состав бактериохлорофилла, H_2S являются источником водорода), окислении соединений серы – источник энергии в хемосинтезе

Окончание табл. 2.2

1	2	3
Хлор	Cl	Преобладающий отрицательный ион в организме, участвует в создании мембранных потенциалов клеток, осмотического давления для поглощения растениями воды из почвы и тургорного давления для поддержания формы клетки, процессах возбуждения и торможения в нервных клетках; входит в состав соляной кислоты желудочного сока
Натрий	Na	Главный внеклеточный положительный ион, участвует в создании мембранных потенциалов клеток (в результате работы натрий-калиевого насоса), осмотического давления для поглощения растениями воды из почвы и тургорного давления для поддержания формы клетки, в поддержании сердечного ритма (вместе с ионами K^+ и Ca^{2+})
Калий	K	Преобладающий положительный ион внутри клетки, участвует в создании мембранных потенциалов клеток (в результате работы натрий-калиевого насоса), поддержании сердечного ритма (вместе с ионами Na^+ и Ca^{2+}); активирует ферменты, участвующие в синтезе белка
Кальций	Ca	Входит в состав костей, зубов, раковин; участвует в регуляции избирательной проницаемости клеточной мембраны, процессах свертывания крови, поддержании сердечного ритма (вместе с ионами K^+ и Na^{2+}), образовании желчи; активирует ферменты при сокращении поперечно-полосатых мышечных волокон
Магний	Mg	Входит в состав хлорофилла, многих ферментов
Железо	Fe	Входит в состав гемоглобина, миоглобина, некоторых ферментов
Медь	Cu	Входит в состав некоторых ферментов
Цинк	Zn	То же
Марганец	Mn	То же
Молибден	Mo	То же
Кобальт	Co	Входит в состав витамина B_{12}
Фтор	F	Входит в состав эмали зубов, костей
Йод	I	Входит в состав гормона щитовидной железы – тироксина
Бром	Br	Входит в состав витамина B_1
Бор	B	Влияет на рост растений

2.2. Молекулярный состав

Химические элементы входят в состав клеток в виде ионов и молекул неорганических и органических веществ. Важнейшие неорганические вещества клетки – вода и минеральные соли; важнейшие органические вещества – углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

Содержание химических веществ в клетке

<i>Вещество</i>	<i>Содержание, % от сырой массы</i>
Вода.....	75-85
Белки.....	10-15
Жиры.....	1-5
Углеводы.....	0,2-2,0
Нуклеиновые кислоты.....	1-2
Низкомолекулярные органические соединения.....	0,1-0,5
Неорганические соединения.....	1,0-1,5

2.2.1. Неорганические вещества

2.2.1.1. Вода

Вода – преобладающее вещество всех живых организмов. Среднее содержание воды в клетках большинства живых организмов составляет около 70%. Она имеет уникальные свойства благодаря особенностям строения: молекулы воды имеют форму диполя и между ними образуются водородные связи (рис. 2.1).

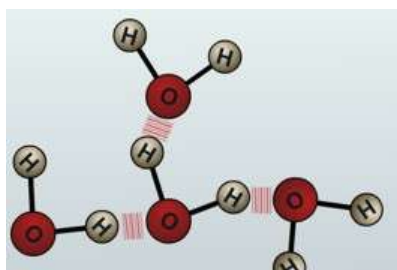


Рис. 2.1. Образование водородной связи между молекулами воды

Вода в клетке присутствует в двух формах: *свободной* (95% всей воды клетки) и *связанной* (4-5% связаны с белками). В организме она выполняет разные функции.

Вода как растворитель. Вода считается лучшим из известных растворителей: в ней растворяется больше веществ, чем в любой другой жидкости. Многие химические реакции в клетке являются ионными, поэтому протекают только в водной среде. Молекулы воды полярны, поэтому вещества, молекулы которых также полярны, хорошо растворяются в воде, а вещества, молекулы которых не полярны, не растворяются (плохо растворяются) в воде. Вещества, растворяющиеся в воде, называются *гидрофильными* (спирты, сахара, альдегиды, аминокислоты), не растворяющиеся – *гидрофобными* (жирные кислоты, целлюлоза).

Вода как реагент. Вода участвует во многих химических реакциях: реакциях гидролиза, полимеризации, в процессе фотосинтеза и т.д.

Транспортная функция. Заключается в передвижении по организму вместе с водой растворенных в ней веществ к различным его частям и выведении ненужных продуктов из организма.

Вода как термостабилизатор и терморегулятор. Эта функция обусловлена такими свойствами воды, как *высокая теплоемкость* (благодаря наличию водородных связей) – смягчает влияние на организм значительных перепадов температуры в окружающей среде; *высокая теплопроводность* (вследствие небольших размеров молекул) – позволяет организму поддерживать одинаковую температуру во всем его объеме; *высокая теплота испарения* (благодаря наличию водородных связей) – используется для охлаждения организма при пототделении у млекопитающих и транспирации у растений.

Структурная функция. Цитоплазма клеток содержит обычно от 60 до 95% воды, и именно она придает клеткам их нормальную форму. У растений вода поддерживает тургор (упругость эндоплазматической мембраны), у некоторых животных служит гидростатическим скелетом (медузы, круглые черви). Это возможно благодаря такому свойству воды, как полная несжимаемость.

2.2.1.2. Минеральные соли

Минеральные соли в водном растворе клетки диссоциируют на катионы и анионы. Наиболее важные *катионы* – K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , NH_4^+ , анионы – Cl^- , SO_4^{2-} , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- , NO_3^- . Существенным является не только концентрация, но и соотношение отдельных ионов в клетке.

Минеральные соли выполняют в организме определенные функции.

Поддержание кислотно-щелочного равновесия. Наиболее важные буферные системы млекопитающих – фосфатная и бикарбонатная. *Фосфатная буферная система* (HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-) поддерживает рН внутриклеточной жидкости в пределах 6,9-7,4. *Бикарбонатная буферная система* (HCO_3^- , H_2CO_3) сохраняет рН внеклеточной среды (плазмы крови) на уровне 7,4.

Участие в создании мембранных потенциалов клеток. В составе наружной клеточной мембраны клетки имеются так называемые *ионные насосы*. Один из них – натрий-калиевый насос – белок, пронизывающий плазматическую мембрану, накачивает ионы калия внутрь клетки и выкачивает из нее ионы натрия. При этом на каждые два поглощенных иона калия выводится три иона натрия. В результате образуется разность зарядов (потенциалов) внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки: внутренняя сторона заряжена отрицательно, наружная – положительно. Разность потенциалов необходима для передачи возбуждения по нерву или мышце.

Активация ферментов. Ионы Ca, Mg, Fe, Zn, Cu, Mn, Co и других металлов являются компонентами многих ферментов, гормонов и витаминов.

Создание осмотического давления в клетке. Более высокая концентрация ионов солей внутри клетки обеспечивает поступление в нее воды и создание тургорного давления.

Строительная (структурная) функция. Соединения азота, фосфора, серы и другие неорганические вещества служат источником строительного материала для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.) и входят в состав ряда опорных структур клетки и организма. Соли кальция и фосфора входят в состав костной ткани животных.

Кроме вышесказанного, соляная кислота входит в состав желудочного сока животных и человека, ускоряя процесс переваривания белков пищи. Остатки серной кислоты способствуют выведению чужеродных веществ из организма. Натриевые и калиевые соли азотистой и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты служат важными компонентами минерального питания растений, их вносят в почву в качестве удобрений и т.д.

2.2.2. Органические вещества

Полимер – многозвеньевая цепь, в которой звеном является какое-либо относительно простое вещество – *мономер*. Полимеры делят на *линейные* и *разветвленные*, *гомополимеры* (все мономеров одинаковые – остатки глюкозы в крахмале) или *гетерополимеры* (мономеров разные – остатки аминокислот в белках), *регулярные* (группа мономеров в полимере периодически повторяется) и *нерегулярные* (в молекулах нет видимой повторяемости мономерных звеньев).

Биологические полимеры – полимеры, входящие в состав клеток живых организмов и продуктов их жизнедеятельности. Биополимерами являются белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды. Свойства биополимеров зависят от числа, состава и порядка расположения составляющих их мономеров. Изменение состава и последовательности мономеров в структуре полимера приводит к значительному числу вариантов биологических макромолекул.

2.2.2.1. Углеводы

Углеводы представляют собой обширную группу органических веществ, входящих в состав клеток. Содержание углеводов в животных клетках составляет 1-5%, а в некоторых клетках растений достигает 70%. Молекулы углеводов состоят из атомов углерода, водорода, кислорода и имеют общую формулу $C_n(H_2O)_m$. Выделяют три группы углеводов: *моносахариды* (или простые сахара), *олигосахариды* (состоят из 2-10 молекул простых сахаров), *полисахариды* (состоят более чем из 10 молекул сахаров).

Моносахариды. Моносахариды – бесцветные, твердые кристаллические вещества, легко растворимые в воде, имеющие, как правило, сладкий вкус. Их химическая формула $C_n(H_2O)_n$, где $n=3\div 9$.

В зависимости от числа атомов углерода моносахариды относят к *триозам* ($n=3$), *тетрозам* ($n=4$), *пентозам* ($n=5$), *гексозам* ($n=6$), *гептозам* ($n=7$) и т.д.

К наиболее распространенным и важным по биологическому значению моносахаридам относятся пентозы (дезоксирибоза и рибоза) и гексозы (глюкоза, фруктоза, галактоза и манноза) (рис. 2.2).

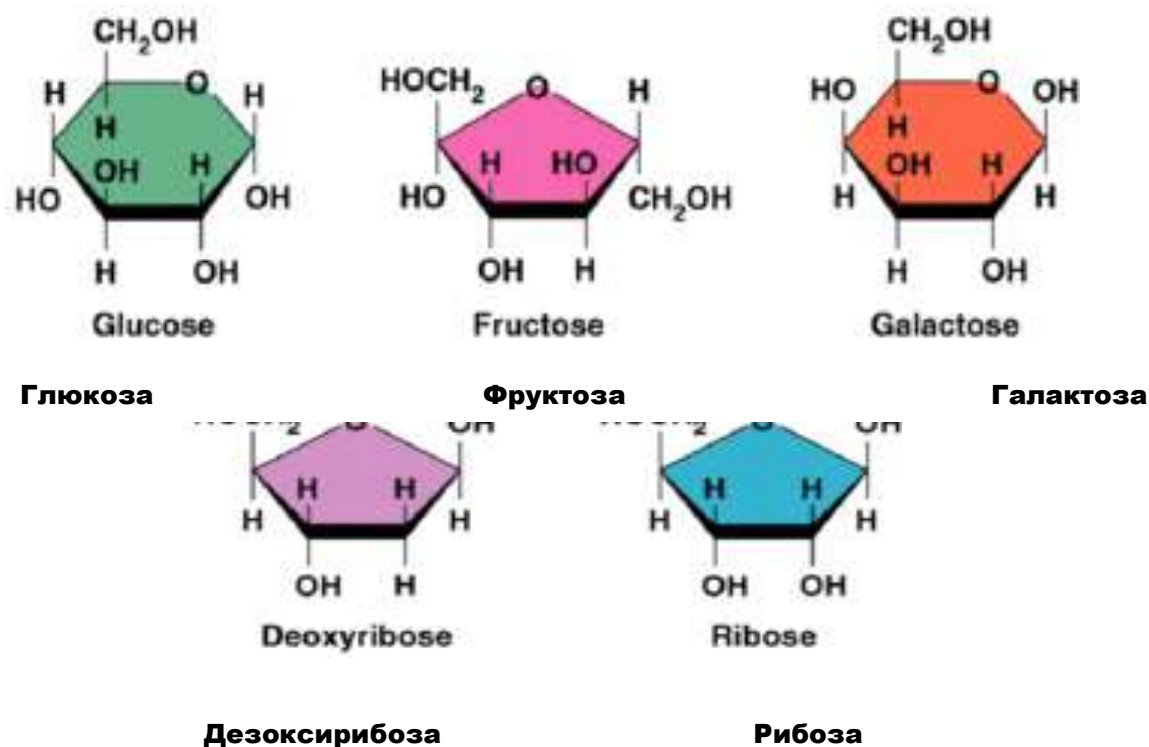


Рис. 2.2. Структурные формулы некоторых моносахаридов

Рибоза входит в состав РНК, АТФ, акцепторов водорода – ФАД, НАД, НАДФ и ряда других биологически активных соединений. *Дезоксирибоза* – в состав ДНК и дезоксирибонуклеотидов.

Глюкоза – наиболее распространенный источник энергии в процессах клеточного дыхания. Входит в состав клетчатки и резервных полисахаридов (гликогена, крахмала). Глюкоза – главное питательное вещество клеток мозга. Ее содержание в крови – около 0,12%. Снижение этого количества вдвое приводит к смерти через несколько минут.

Фруктоза в виде фосфорных эфиров участвует в превращениях крахмала и гликогена в процессах дыхания и фотосинтеза; входит в состав дисахарида сахарозы.

Галактоза входит в состав *лактозы* содержащегося в молоке и многих полисахаридов агар-агара, слизей и др.

Моносахариды подразделяются на *альдозы* и *кетозы* в зависимости от наличия альдегидной или кетогруппы. *Альдозы* имеют в составе альдегидную группу (глюкоза, рибоза, дезоксирибоза); *кетозы* – кетонную группу (фруктоза) (рис. 2.3). Кроме того, в молекулах углеводов имеется несколько гидроксильных групп. Эти три группы определяют химические свойства углеводов. Альдегидная группа характеризует окислительные свойства, кетогруппа характеризует восстановительные свойства.

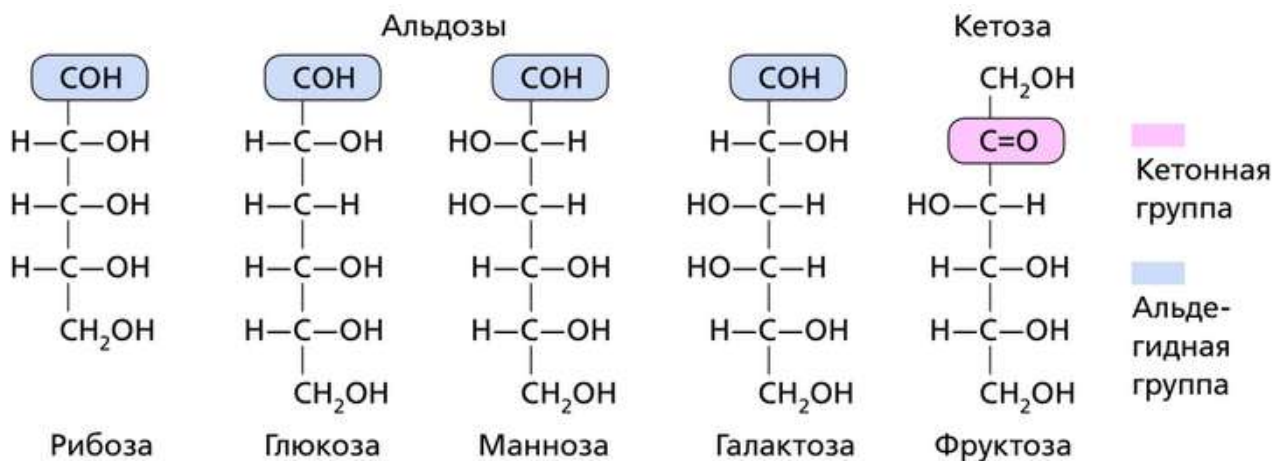


Рис. 2.3. Примеры структурных формул альдоз и кетоз

Важной особенностью моносахаридов является структурная и пространственная изомерия. Моносахариды с $n \geq 4$ могут образовывать циклические формы, которые в водном растворе находятся в равновесии с линейными формами. Например, в водных растворах глюкоза, как и большинство других моносахаридов, образует циклические формы. При этом возникают изомеры, отличающиеся расположением гидроксильной группы первого углеродного атома относительно плоскости кольца (рис. 2.4).

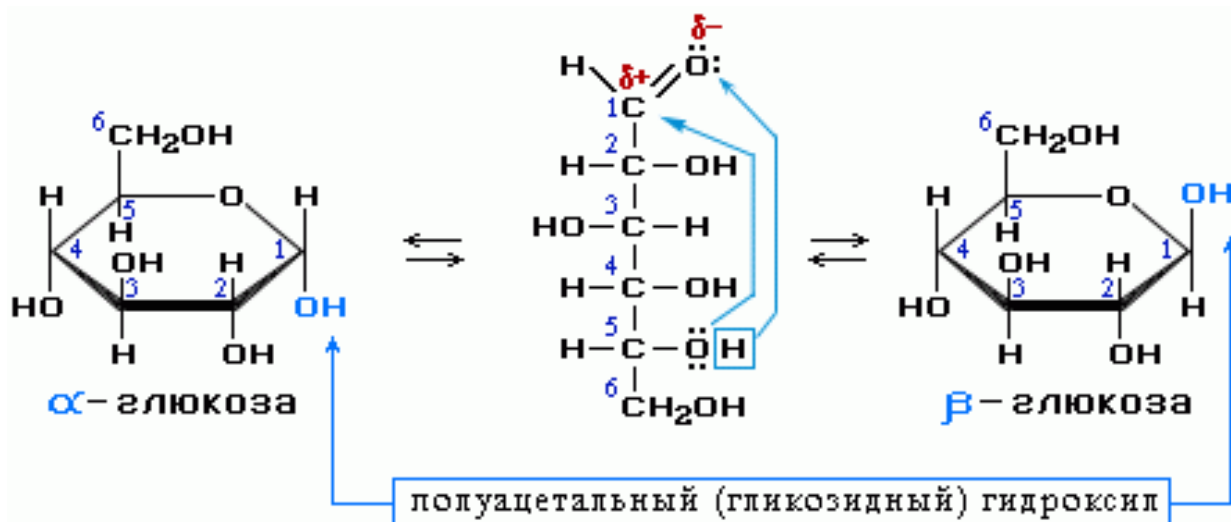


Рис. 2.4. Линейная форма глюкозы и циклические изомеры

Олигосахариды – вещества, образованные несколькими моносахаридами (до 10), соединенными между собой *гликозидными связями*. Дисахариды, как и моносахариды, растворимы в воде и обладают сладким вкусом.

Наибольшее биологическое значение имеют олигосахариды, состоящие из двух остатков моносахаридов (рис. 2.5). Важнейшие дисахариды – *сахароза, лактоза, мальтоза*.

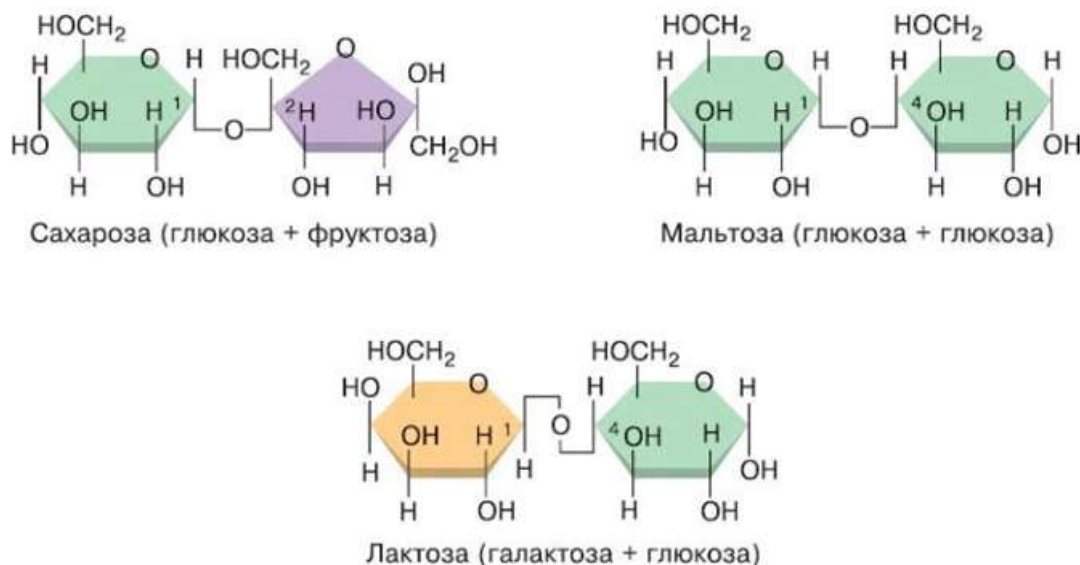


Рис. 2.5. Структурные формулы олигосахаридов

Сахароза – тростниковый или свекловичный пищевой сахар. В ее состав входят остатки (без атома водорода) двух простых сахаров – *глюкозы* и *фруктозы*. Сахароза является транспортной формой углеводов в растениях: в виде сахарозы углеводы, образовавшиеся в листьях при фотосинтезе, перемещаются в корни и клубни, где запасаются в виде крахмала. Пищевой сахар на 99% состоит из сахарозы.

Лактоза (молочный сахар) – главный источник энергии для детенышей млекопитающих. Лактоза включает остатки *галактозы* и *глюкозы*. Молоко содержит около 5% лактозы. За расщепление лактозы на простые сахара отвечает фермент лактаза. В норме у взрослых людей этот фермент не синтезируется. По причине нарушения в гене, отвечающем за синтез лактазы, синтез этого фермента не прекращается в организмах большинства европейских народов. Так, более 90% взрослых шведов и датчан способны усваивать молоко, но среди коренного населения Сибири и Дальнего Востока 60-80% людей не могут переваривать молоко.

Мальтоза (солодовый сахар) – основной источник энергии в прорастающих семенных и клубненосных растениях. Молекула *мальтозы* образована двумя остатками *глюкозы*.

Полисахариды – биополимеры, состоящие из большого числа моносахаридных остатков (до 5×10^5), соединенных гликозидными

связями (рис. 2.6). Кроме простых сахаров, в состав полисахаридов могут входить сахарные спирты и сахарные кислоты, в результате образуются мукополисахариды.

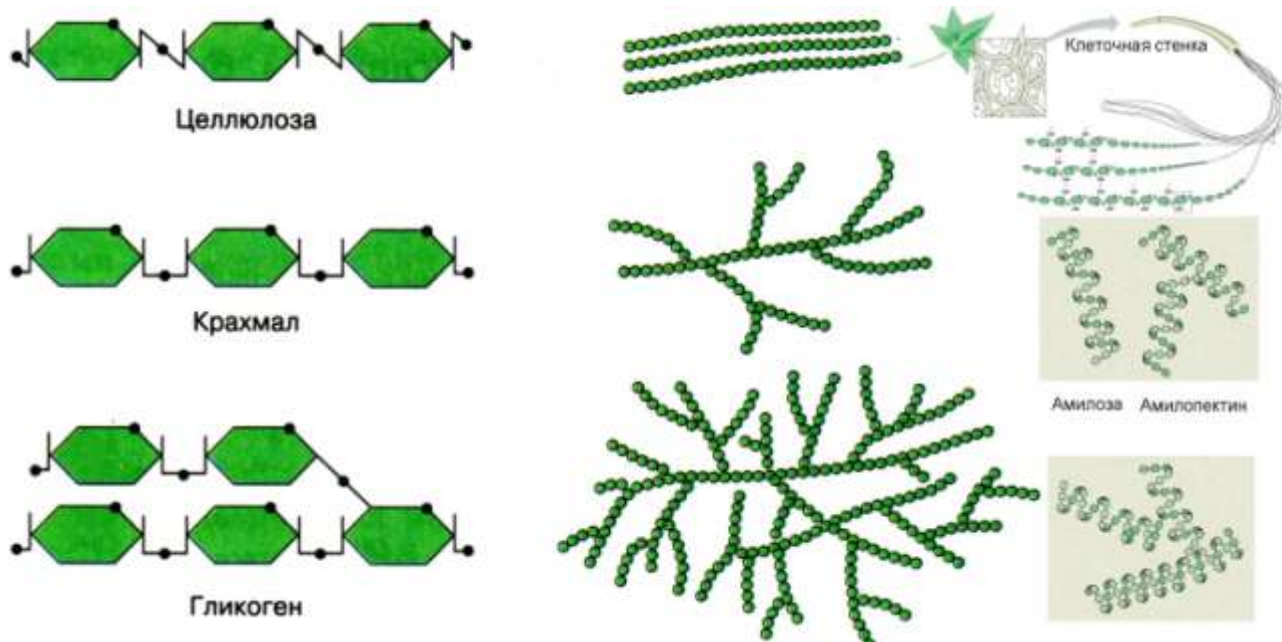


Рис. 2.6. Схема строения полисахаридов

Полисахариды не кристаллизуются, несладкие на вкус и не растворимы или плохо растворимы в воде. В функциональном отношении различают полисахариды резервного и структурного назначения. Типичные резервные полисахариды – крахмал и гликоген. К структурным полисахаридам относятся целлюлоза и хитин.

Крахмал содержит 2 формы полисахаридов – амилозу и амилопектин. Амилоза состоит из остатков глюкозы, соединенных в линейную цепь, свернутую в спираль с каналом внутри. Амилопектин построен из разветвленных цепей, включающих остатки молекулы глюкозы. Амилопектин, в отличие от амилозы, не растворим в воде. Крахмал служит резервным полисахаридом в клетках растений. Содержание крахмала в клубнях картофеля и семенах – до 90% сухой массы.

Гликоген по своему строению близок к амилопектину, однако его цепи ветвятся еще более сильно. Крупные, почти нерастворимые молекулы гликогена служат для накопления глюкозы в клетках животных и грибов.

Целлюлоза – линейный полисахарид, состоящий из остатков молекул глюкозы, соединенных 1,4-связями в длинные цепи, содержащие до 10000 остатков β -изомера глюкозы. Она выступает

главным компонентом клеточной стенки растений. Целлюлоза не растворима в воде и обладает большой прочностью. У жвачных животных целлюлозу расщепляют ферменты бактерий, постоянно обитающих в специальном отделе желудка.

Хитин образует наружный скелет (панцирь) у насекомых и ракообразных, является основным компонентом клеточной стенки грибов.

Полисахариды способны образовывать комплексы с липидами и белками, формируя сложные соединения типа *гликолипидов* или *гликопротеинов*.

В организме углеводы выполняют разные функции.

Энергетическая функция. При окислении простых сахаров (в первую очередь, *глюкозы*) организм получает основную часть необходимой ему энергии. При полном расщеплении 1 г глюкозы высвобождается 17,6 кДж энергии.

Запасающая функция. *Крахмал* (у растений) и *гликоген* (у животных, грибов и бактерий) играют роль источника глюкозы, высвобождая ее по мере необходимости.

Строительная (структурная) функция. *Целлюлоза* (у растений) и *хитин* (у грибов) придают прочность клеточным стенкам. *Рибоза* и *дезоксирибоза* входят в состав нуклеиновых кислот. *Рибоза* также входит в состав АТФ, ФАД, НАД, НАДФ.

Рецепторная функция. Узнавания клетками друг друга обеспечивается гликопротеинами, входящими в состав клеточных мембран. Утрата способности узнавать друг друга характерна для клеток злокачественных опухолей.

Защитная функция. *Хитин* образует покровы (наружный скелет) тела членистоногих.

2.2.2.2. Липиды

Липиды – жиры и жироподобные органические соединения, практически не растворимые в воде, но хорошо растворимые в органических растворителях (эфире, хлороформе, бензоле и др.). Их содержание в разных клетках сильно варьирует: от 2-3 до 50-90% в клетках семян растений и жировой ткани животных. Как правило, в химическом отношении липиды – сложные эфиры жирных кислот и ряда спиртов (рис. 2.7). В состав большинства липидов входят жирные кислоты, молекулы которых содержат гидрофобный длинноце-

почечный углеводородный «хвост» и гидрофильную карбоксильную группу.

Липиды делятся на две большие группы: *простые* и *сложные*. **Простые липиды**, в свою очередь, делятся на несколько подгрупп: а) *жиры (глицериды)* – сложные эфиры глицерина с жирными кислотами, содержащими 16 или 18 атомов углерода (пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой и др.); б) *воски* – сложные эфиры высших длинноцепочечных спиртов и высших монокарбоновых кислот (выполняют защитные функции); в) *стероиды* – сложные эфиры циклических спиртов и высших жирных кислот (встречаются в комплексе с белками, участвуют в регуляции процессов жизнедеятельности); г) *терпены* – входят в состав эфирных масел, регуляторов роста, хлорофилла.

Сложные липиды также делятся на несколько подгрупп: а) *фосфолипиды* – сложные эфиры, содержат в качестве добавочных групп остатки фосфорной кислоты и азотистых оснований (много в нервной ткани и семенах растений); б) *гликолипиды* – содержат углеводный компонент – галактозу или ее производные (входят в состав головного мозга и клеточных мембран); в) *липопротеиды* – комплексы липидов с белками.

Функции липидов в организме различны.

Строительная (структурная) функция. Фосфолипиды вместе с белками являются основой биологических мембран. Стероид *холестерин* – важный компонент клеточных мембран у животных. Липопротеины и гликолипиды входят в состав мембран клеток некоторых тканей. Воск входит в состав пчелиных сот.

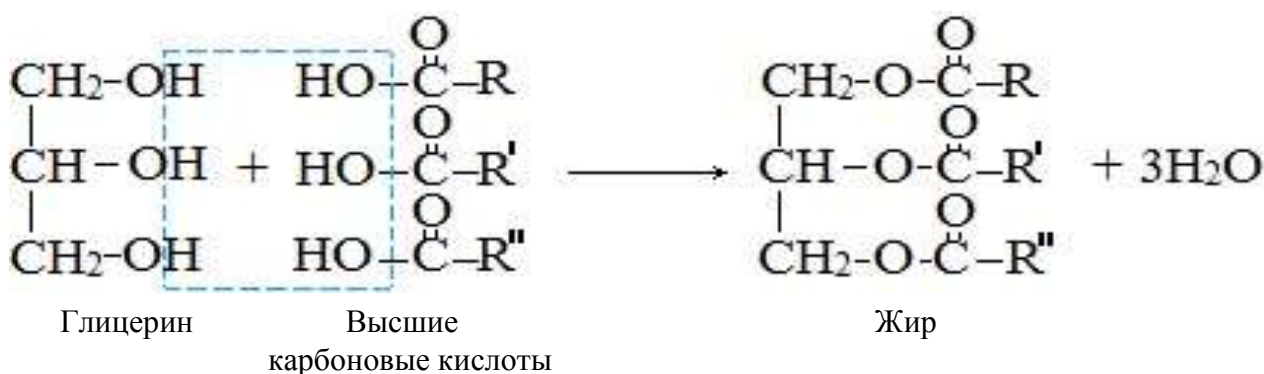


Рис. 2.7. Реакция образования жиров

Гормональная (регуляторная) функция. Многие гормоны по химической природе являются стероидами. Например, *тестостерон*

стимулирует развитие полового аппарата и вторичных половых признаков, характерных для мужчин; *прогестерон* (гормон беременности) способствует имплантации яйцеклетки в матке, задерживает созревание и овуляцию фолликулов, стимулирует рост молочных желез; *кортизон* и *кортикостерон* влияют на обмен углеводов, белков, жиров, обеспечивая адаптацию организма к большим мышечным нагрузкам.

Энергетическая функция. При окислении 1 г жирных кислот высвобождается 38,9 кДж энергии и синтезируется в 2 раза больше АТФ, чем при расщеплении такого же количества глюкозы. У позвоночных половина энергии, потребляемой в состоянии покоя, образуется за счет окисления жирных кислот.

Запасающая функция. В виде жиров хранится значительная часть энергетических запасов организма: твердые жиры у животных, жидкие жиры (масла) у растений, например, у подсолнечника, сои, клещевины. Кроме того, жиры служат в качестве источника воды (при сгорании 1 г жира образуется 1,1 г воды). Это особенно ценно для пустынных и арктических животных, испытывающих дефицит свободной воды.

Защитная функция. У млекопитающих подкожный жир выступает в качестве термоизолятора (защита от охлаждения) и амортизатора (защита от механических воздействий). Воск покрывает эпидермис растений, кожу, перья, шерсть, волосы животных, предохраняя от смачивания.

2.2.2.3. Белки

Белки представляют собой самый многочисленный и наиболее разнообразный класс органических соединений клетки. Это биологические гетерополимеры, мономерами которых являются аминокислоты.

По химическому составу *аминокислоты* – соединения, содержащие одну карбоксильную группу ($-\text{COOH}$) и одну аминную ($-\text{NH}_2$), связанные с одним атомом углерода, к которому присоединена боковая цепь – какой-либо радикал R (рис. 2.8). Именно радикал придает аминокислоте ее неповторимые свойства. Карбоксильные группы имеют кислые свойства, аминогруппы – основные. Поэтому аминокислоты и белки проявляют свойства амфотерности.

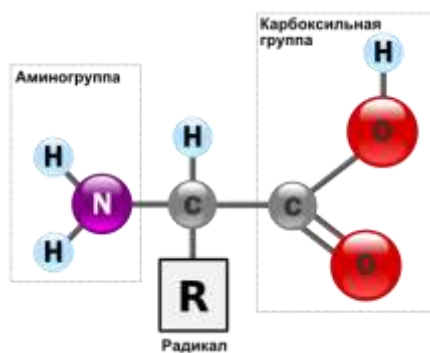


Рис. 2.8. Общая формула аминокислот

В образовании белков участвует только 20 аминокислот (рис. 2.9). Они называются *фундаментальными, или основными*: аланин, метионин, валин, пролин, лейцин, изолейцин, триптофан, фенилаланин, аспарагин, глутамин, серин, глицин, тирозин, треонин, цистеин, аргинин, гистидин, лизин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты.

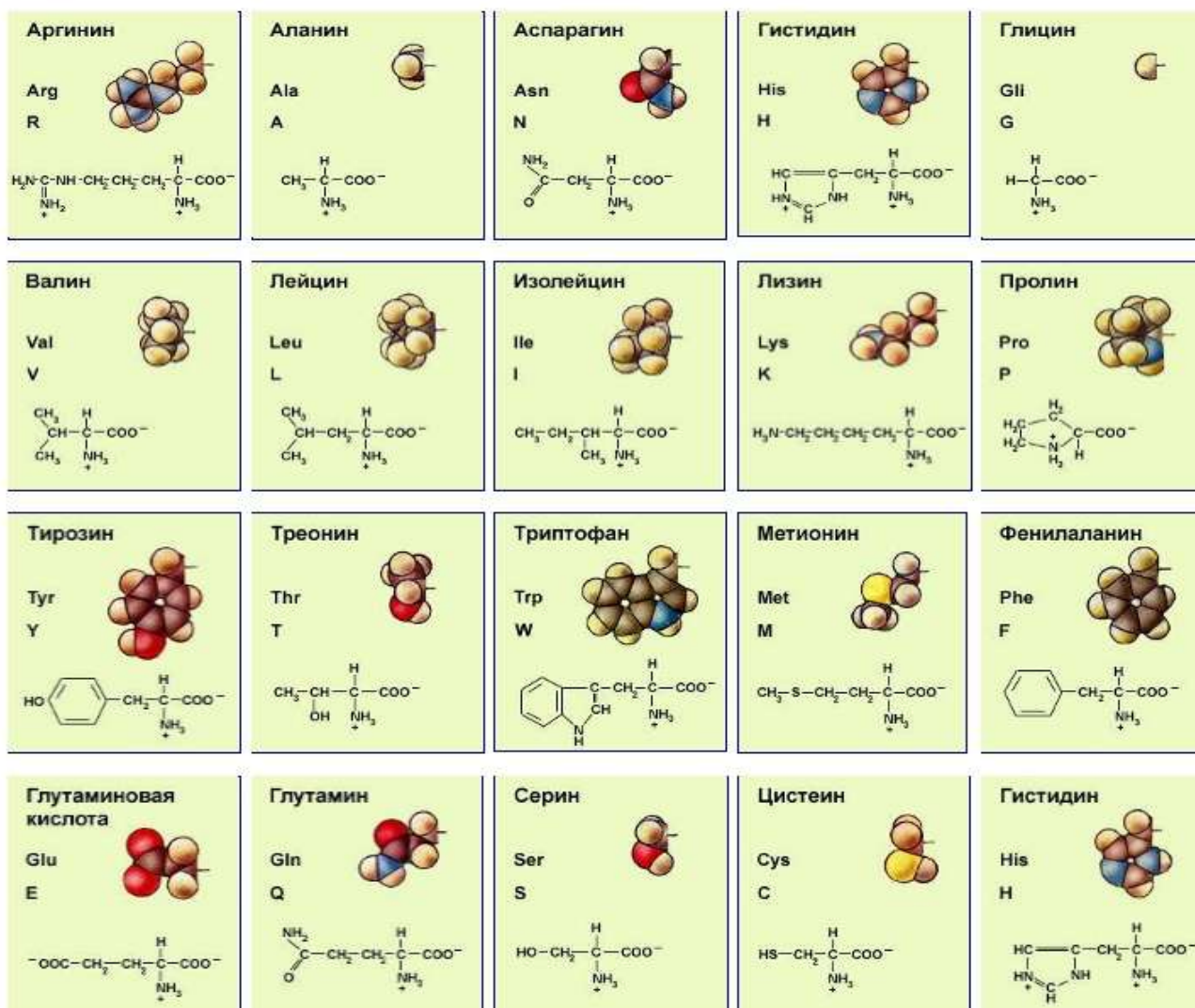


Рис. 2.9. Химические формулы аминокислот

Некоторые из аминокислот не синтезируются в организмах животных и человека и должны поступать с растительной пищей. Они называются *незаменимыми* (аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин).

Аминокислоты, соединяясь друг с другом ковалентными пептидными связями, образуют различной длины пептиды (рис. 2.10). *Пептидной (амидной)* называется ковалентная связь, образованная карбоксильной группой одной аминокислоты и аминной группой другой. Белки представляют собой высокомолекулярные полипептиды, в состав которых входят от ста до нескольких тысяч аминокислот.

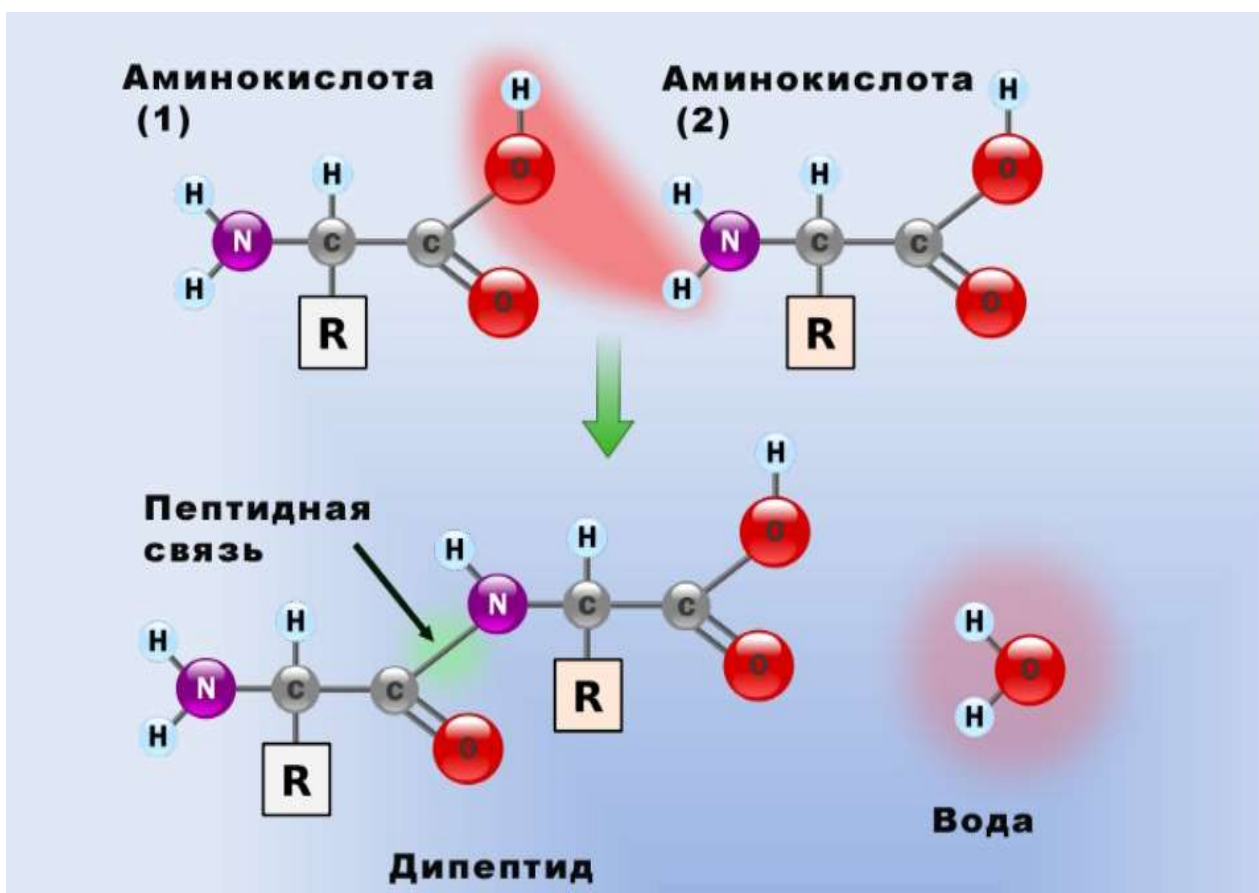


Рис. 2.10. Реакция образования пептидов

По структуре белки делятся на три группы: 1. **Фибриллярные (нерастворимые)**. К ним относятся опорные белки соединительной ткани, коллаген, миозин, кератин и др. 2. **Глобулярные (растворимые)**. Это ферменты, антитела, некоторые гормоны. 3. **Промежуточные** (растворимый фибриноген превращается в нерастворимый фибрин при свертывании крови). Преобладают глобулярные белки шарообразной формы.

Выделяют четыре уровня организации белков (рис. 2.11).

Первичная структура (последовательность аминокислот в полипептидной цепи). Образуется за счет ковалентных пептидных связей между аминокислотными остатками. Первичная структура определяется последовательностью нуклеотидов в участке молекулы ДНК, кодирующем данный белок. Первичная структура любого белка уникальна и определяет его форму, свойства и функции. Молекулы белков могут принимать различные *пространственные формы* (*конформации*). Существуют вторичная, третичная и четвертичная пространственные структуры белковой молекулы.

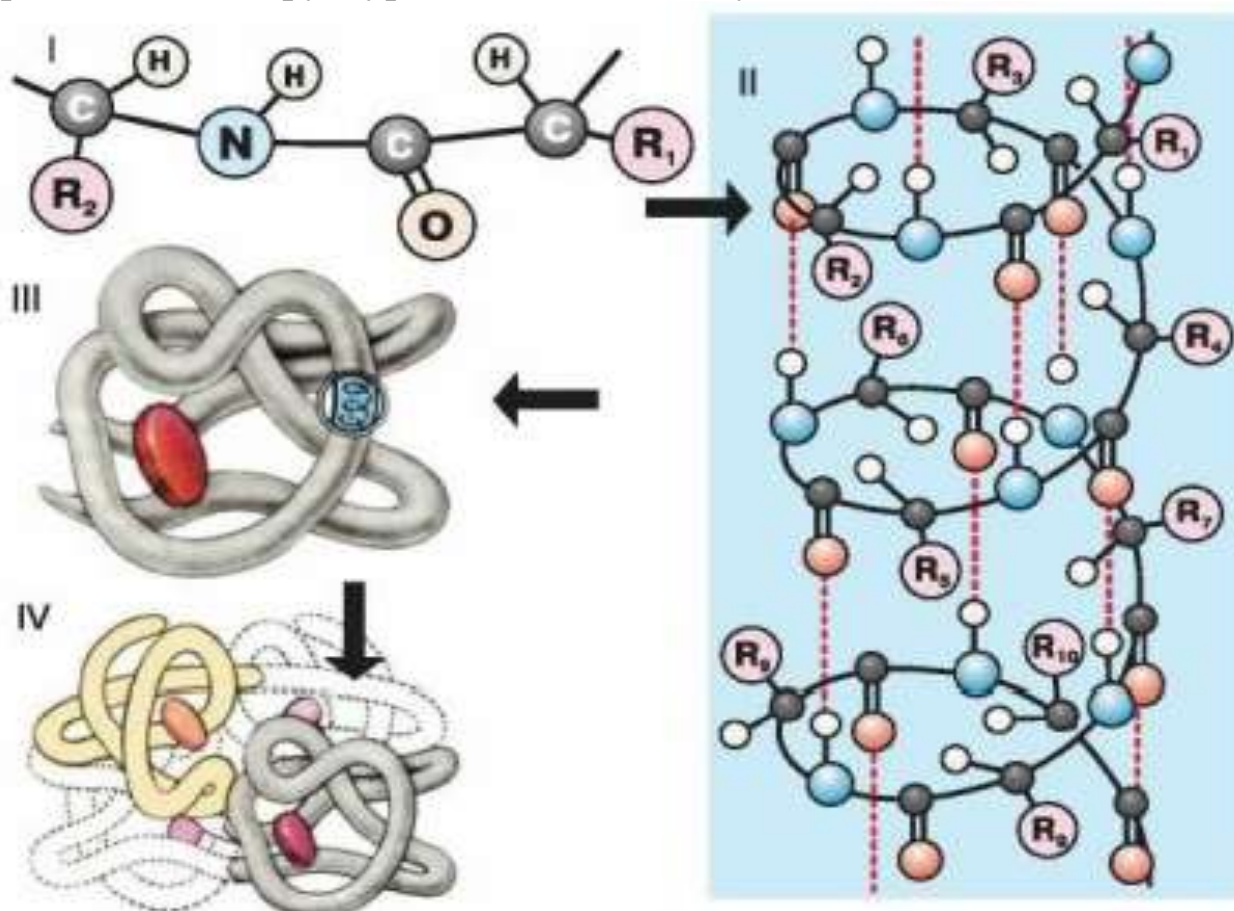


Рис. 2.11. Строение белковой молекулы (глобулярный белок):

I, II, III, IV – первичная, вторичная, третичная, четвертичная структуры

Вторичная структура. Образуется укладкой полипептидных цепей в α -спираль или β -структуру. Она поддерживается за счет водородных связей между атомами водорода групп NH– и атомами кислорода групп CO–. α -Спираль формируется в результате скручивания полипептидной цепи в спираль с одинаковыми расстояниями между витками. Она характерна для глобулярных белков, имеющих сферическую форму глобулы. β -Структура представляет собой про-

дольную укладку трех полипептидных цепей. Она характерна для *фибриллярных белков*, имеющих вытянутую форму фибриллы.

Третичная структура. Образуется при сворачивании спирали в клубок (глобулу, домен). *Домены* – глобулоподобные образования с гидрофобной сердцевиной и гидрофильным наружным слоем. Третичная структура формируется за счет связей, образующихся между радикалами (R) аминокислот, за счет ионных, гидрофобных и дисперсионных взаимодействий, а также за счет образования дисульфидных (S–S) связей между радикалами цистеина.

Четвертичная структура. Характерна для сложных белков, состоящих из двух и более полипептидных цепей (глобул), не связанных ковалентными связями, а также для белков, содержащих небелковые компоненты (ионы металлов, коферменты). Четвертичная структура поддерживается в основном силами межмолекулярного притяжения и в меньшей степени – водородными и ионными связями.

Конфигурация белка зависит от последовательности аминокислот, но на нее могут влиять и конкретные условия, в которых находится белок. Утрата белковой молекулой своей структурной организации называется *денатурацией* (рис. 2.12). Денатурация может быть обратимой и необратимой. При обратимой денатурации разрушаются четвертичная, третичная и вторичная структуры, но благодаря сохранению первичной структуры при возвращении нормальных условий возможна *ренатурация* белка – восстановление нормальной (нативной) конформации. При необратимой денатурации происходит разрушение первичной структуры белка. Денатурация может быть вызвана высокой температурой (выше 45°C), обезвоживанием, жестким излучением и другими факторами. Изменение конформации (пространственной структуры) белковой молекулы лежит в основе ряда функций белков (сигнальные, антигенные свойства и др.).

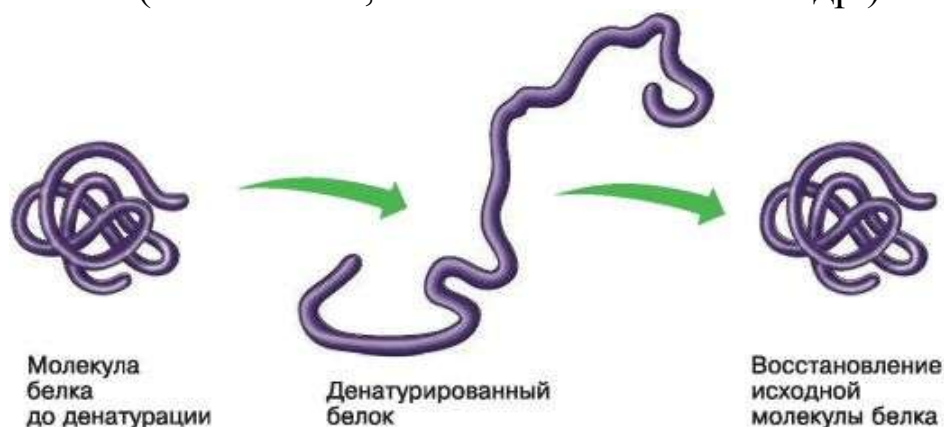


Рис. 2.12. Денатурация белка

По химическому составу различают простые и сложные белки. **Простые белки** состоят только из аминокислот (фибрилярные белки, антитела – иммуноглобулины). **Сложные белки** содержат белковую часть и небелковую – *простетические группы*. Различают *липопротеины* (содержат липиды), *гликопротеины* (углеводы), *фосфопротеины* (одну или несколько фосфатных групп), *металлопротеины* (различные металлы), *нуклеопротеины* (нуклеиновые кислоты). Простетические группы обычно играют важную роль при выполнении белком его биологической функции.

Функции белков различны.

Каталитическая (ферментативная) функция. Все ферменты являются белками. Белки-ферменты катализируют протекание в организме химических реакций. Например, *каталаза* разлагает перекись водорода, *амилаза* гидролизует крахмал, *липаза* – жиры, *трипсин* – белки, *нуклеаза* – нуклеиновые кислоты, *ДНК-полимераза* катализирует удвоение ДНК.

Строительная (структурная) функция. Ее осуществляют фибриллярные белки. Например, *кератин* содержится в ногтях, волосах, шерсти, перьях, рогах, копытах; *коллаген* – в костях, хрящах, сухожилиях; *эластин* – в связках, стенках кровеносных сосудов.

Транспортная функция. Ряд белков способен присоединять и переносить различные вещества. Например, *гемоглобин* переносит кислород и углекислый газ, белки-переносчики осуществляют облегченную диффузию через плазматическую мембрану клетки.

Гормональная (регуляторная) функция. Многие гормоны являются белками, пептидами, гликопептидами. Например, *соматотропин* регулирует рост; *инсулин* и *глюкагон* – уровень глюкозы в крови: инсулин повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы, что усиливает ее расщепление в тканях, отложение гликогена в печени, глюкагон способствует превращению гликогена печени в глюкозу.

Защитная функция. Например, *иммуноглобулины* крови являются антителами; *интерфероны* – универсальные противовирусные белки; *фибрин* и *тромбин* участвуют в свертывании крови.

Сократительная (двигательная) функция. Например, *актин* и *миозин* образуют микрофиламенты и осуществляют сокращение мышц, *тубулин* образует микротрубочки и обеспечивает работу веретена деления.

Рецепторная (сигнальная) функция. Например, гликопротеины входят в состав гликокаликса и воспринимают информацию из окружающей среды; *опсин* – составная часть светочувствительных пигментов родопсина и йодопсина, находящихся в клетках сетчатки глаза.

Энергетическая функция. При расщеплении 1 г белков высвобождается 17,6 кДж энергии, необходимой для жизнедеятельности организма.

Запасающая функция. Например, *альбумин* запасает воду в яичном желтке, *миоглобин* содержит запас кислорода в позвоночных мышцах, белки семян бобовых растений являются хранилищем запаса питательных веществ для зародыша.

Ферменты, или энзимы, – особый класс белков, являющихся биологическими катализаторами. Благодаря ферментам биохимические реакции протекают с огромной скоростью. Скорость ферментативных реакций в десятки тысяч раз (а иногда и в миллионы) выше скорости реакций, идущих с участием неорганических катализаторов. Вещество, на которое оказывает свое действие фермент, называют *субстратом*.

Ферменты – глобулярные белки, по особенностям строения ферменты можно разделить на две группы: *простые* и *сложные*. *Простые ферменты* являются простыми белками, т.е. состоят только из аминокислот. *Сложные ферменты* являются сложными белками, т.е. в их состав помимо белковой части входит группа небелковой природы – *кофактор*. У некоторых ферментов в качестве кофакторов выступают витамины.

В молекуле фермента выделяют особую часть, называемую активным центром. *Активный центр* – небольшой участок фермента (от трех до двенадцати аминокислотных остатков), где и происходит связывание субстрата или субстратов с образованием фермент-субстратного комплекса. По завершении реакции фермент-субстратный комплекс распадается на фермент и продукт (продукты) реакции. Некоторые ферменты имеют (кроме активного) *аллостерические центры* – участки, к которым присоединяются регуляторы скорости работы фермента (*аллостерические ферменты*).

Для реакций ферментативного катализа характерны: 1) высокая эффективность; 2) строгая избирательность и направленность действия; 3) субстратная специфичность; 4) тонкая и точная регуляция. Субстратную и реакционную специфичность реакций ферментатив-

ного катализа объясняют гипотезы Э. Фишера (1890) и Д. Кошланда (1959) (рис. 2.13).

Э. Фишер (гипотеза «ключ-замок») предположил, что пространственные конфигурации активного центра фермента и субстрата должны точно соответствовать друг другу. Субстрат сравнивается с «ключом», фермент – с «замком».

Д. Кошланд (гипотеза «рука-перчатка») предположил, что пространственное соответствие структуры субстрата и активного центра фермента создается лишь в момент их взаимодействия друг с другом. Эту гипотезу еще называют *гипотезой индуцированного соответствия*.

Скорость ферментативных реакций зависит: 1) от температуры; 2) концентрации фермента; 3) концентрации субстрата; 4) pH. Следует подчеркнуть, что поскольку ферменты являются белками, то их активность наиболее высока при физиологически нормальных условиях.

Большинство ферментов может работать только при температуре от 0 до 40°C. В этих пределах скорость реакции увеличивается примерно в 2 раза при повышении температуры на каждые 10°C. При температуре выше 40°C белок подвергается денатурации, и активность фермента падает. При температуре, близкой к точке замерзания, ферменты инактивируются.

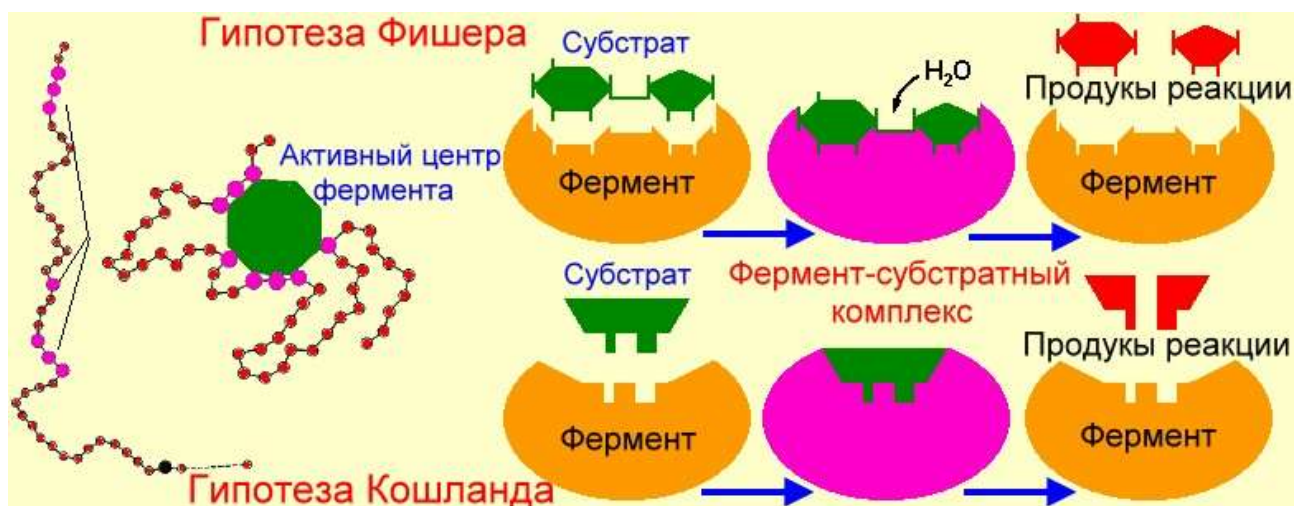


Рис. 2.13. Соответствие фермента и субстрата

При увеличении количества субстрата скорость ферментативной реакции растет до тех пор, пока количество молекул субстрата не станет равным количеству молекул фермента. При дальнейшем увеличении количества субстрата скорость увеличиваться не будет, так как происходит насыщение активных центров фермента. Увеличение

концентрации фермента приводит к усилению каталитической активности, так как в единицу времени преобразованиям подвергается большее количество молекул субстрата.

Для каждого фермента существует оптимальное значение рН, при котором он проявляет максимальную активность (пепсин – 2,0, амилаза слюны – 6,8, липаза поджелудочной железы – 9,0). При более высоких или низких значениях рН активность фермента снижается. При резких сдвигах рН фермент денатурирует.

Скорость работы аллостерических ферментов регулируется веществами, присоединяющимися к аллостерическим центрам. Если эти вещества ускоряют реакцию, они называются *активаторами*, если тормозят – *ингибиторами*.

По типу катализируемых химических превращений ферменты разделены на 6 классов:

1. **Оксиредуктазы** (перенос атомов водорода, кислорода или электронов от одного вещества к другому – дегидрогеназа).

2. **Трансферазы** (перенос метильной, ацильной, фосфатной или аминокетильной группы от одного вещества к другому – трансминаза).

3. **Гидролазы** (реакции гидролиза, при которых из субстрата образуется два продукта – амилаза, липаза).

4. **Лиазы** (негидролитическое присоединение к субстрату или отщепление от него группы атомов, при этом могут разрываться связи с–с, с–п, с–о, с–s – декарбоксилаза).

5. **Изомеразы** (внутримолекулярная перестройка – изомераза).

6. **Лигазы** (соединение двух молекул в результате образования связей С–С, С–N, С–O, С–S – синтетаза).

Классы подразделены на подклассы и подподклассы. В действующей международной классификации каждый фермент имеет определенный шифр, состоящий из четырех чисел, разделенных точками. Первое число – класс, второе – подкласс, третье – подподкласс, четвертое – порядковый номер фермента в данном подподклассе, например, шифр аргиназы – 3.5.3.1.

2.2.2.4. Нуклеиновые кислоты

Мононуклеотиды. Мононуклеотид состоит из одного азотистого основания – *пуринового* (аденин – А, гуанин – Г) или *пиримидинового* (цитозин – Ц, тимин – Т, урацил – У), сахара-пентозы (рибоза или дезоксирибоза) и 1-3 остатков фосфорной кислоты.

В зависимости от числа фосфатных групп различают моно-, ди- и трифосфаты нуклеотидов, например, аденозинмонофосфат – АМФ, гуанозиндифосфат – ГДФ, уридинтрифосфат – УТФ, тимидинтрифосфат – ТТФ и т.д.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) – универсальный источник и основной аккумулятор энергии в живых клетках. АТФ содержится во всех клетках растений и животных. Количество АТФ в среднем составляет 0,04% (от сырой массы клетки), наибольшее количество АТФ (0,2-0,5%) содержится в скелетных мышцах.

АТФ состоит из остатков: 1) азотистого основания (аденина); 2) моносахарида (рибозы); 3) трех фосфорных кислот. Поскольку АТФ содержит не один, а три остатка фосфорной кислоты, она относится к рибонуклеозидтрифосфатам.

Для большинства видов работ, происходящих в клетках, используется энергия гидролиза АТФ. При этом при отщеплении концевого остатка фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорную кислоту), при отщеплении второго остатка фосфорной кислоты – в АМФ (аденозинмонофосфорную кислоту) (рис. 2.14).

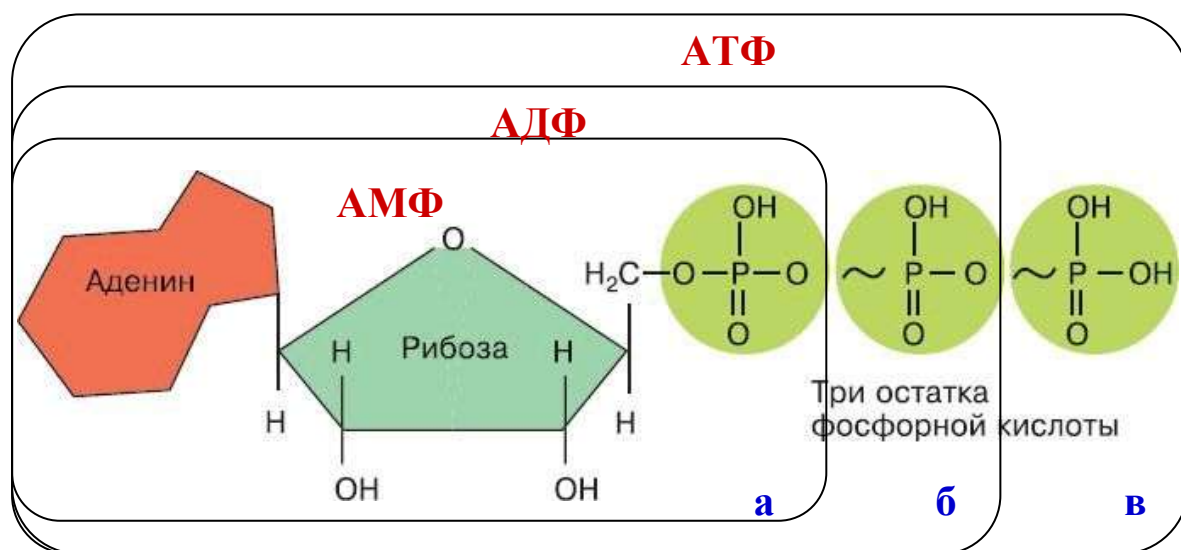


Рис. 2.14. Химическое строение аденозинмонофосфата (а), аденозиндифосфата (б), аденозинтрифосфата (в)

Выход свободной энергии при отщеплении как концевого, так и второго остатков фосфорной кислоты составляет по 30,6 кДж. Отщепление третьей фосфатной группы сопровождается выделением только 13,8 кДж. Связи между конечным и вторым, вторым и первым ос-

татками фосфорной кислоты называются макроэргическими (высокоэнергетическими).

Запасы АТФ постоянно пополняются. В клетках всех организмов синтез АТФ происходит в процессе фосфорилирования, т.е. присоединения фосфорной кислоты к АДФ. Фосфорилирование происходит с разной интенсивностью при дыхании (митохондрии), гликолизе (цитоплазма), фотосинтезе (хлоропласты).

АТФ является основным связующим звеном между процессами, сопровождающимися выделением и накоплением энергии, и процессами, протекающими с затратами энергии. Кроме этого, АТФ наряду с другими рибонуклеозидтрифосфатами (ГТФ, ЦТФ, УТФ) является субстратом для синтеза РНК.

Функции мононуклеотидов

1. Строительная (структурная) – наиболее важная роль нуклеотидов состоит в том, что они служат строительными блоками для сборки полинуклеотидов: ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) и РНК (рибонуклеиновой кислоты).

2. Энергетическая – АТФ является универсальным переносчиком и хранителем энергии в клетке, участвует как источник энергии почти во всех внутриклеточных реакциях.

3. Транспортная – производные нуклеотидов служат переносчиками некоторых химических групп, например, НАД (никотинамидадениндинуклеотида) и ФАД (флавинадениндинуклеотид) – переносчики атомов водорода.

Полинуклеотиды (нуклеиновые кислоты). Нуклеиновые кислоты – сложные высокомолекулярные соединения, имеющиеся во всех клетках живых организмов. Они являются материальными носителями наследственной информации. Нуклеиновые кислоты играют ведущую роль не только в хранении, но и в передаче наследственной информации потомкам. Нуклеиновые кислоты были открыты в середине 60-х гг. XIX в. швейцарским ученым Ф. Мишером. Нуклеиновые кислоты – самые большие молекулы в клетках живых организмов.

К **нуклеиновым кислотам** относят высокополимерные соединения, распадающиеся при гидролизе на пуриновые и пиримидиновые основания, пентозу и фосфорную кислоту. Нуклеиновые кислоты содержат углерод, водород, фосфор, кислород и азот. Различают два класса нуклеиновых кислот: **рибонуклеиновые кислоты (РНК)** и **дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК)**.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Модель пространственного строения молекулы ДНК в виде двойной спирали была предложена в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком. ДНК – полимер, мономерами которого являются дезоксирибонуклеотиды. Молекула ДНК образована двумя полинуклеотидными цепями, спирально закрученными друг около друга и вместе вокруг воображаемой оси (рис. 2.15). Она представляет собой двойную спираль (исключение – некоторые ДНК-содержащие вирусы с одноцепочечной ДНК).

Диаметр двойной спирали ДНК – 2 нм, расстояние между соседними нуклеотидами – 0,34 нм, на один оборот спирали приходится 10 пар нуклеотидов. Длина молекулы может достигать нескольких сантиметров. Молекулярный вес – десятки и сотни миллионов дальтон. Суммарная длина ДНК ядра клетки человека – около 2 м. В эукариотических клетках ДНК образует комплексы с белками и имеет специфическую пространственную конформацию.

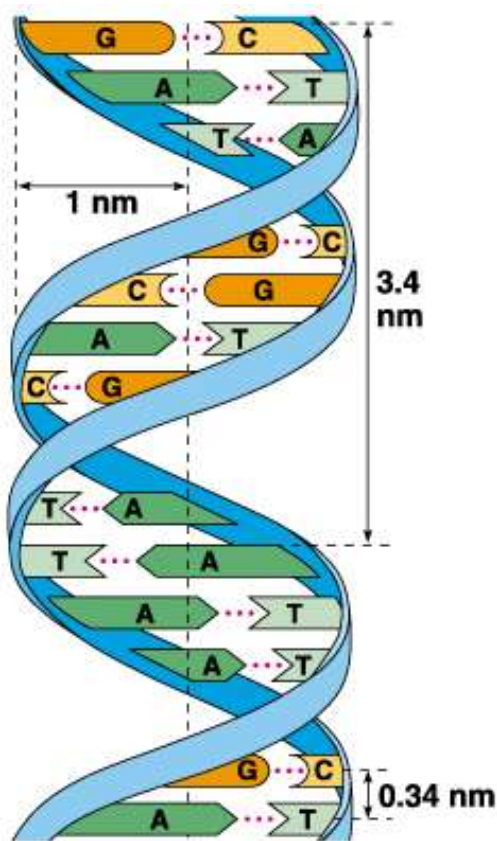


Рис. 2.15. Схема строения молекулы ДНК (по Уотсону Д. и Крику Ф.)

Мономер ДНК – нуклеотид (дезоксирибонуклеотид) – состоит из остатков трех веществ: 1) азотистого основания; 2) пятиуглеродного моносахарида (пентозы); 3) фосфорной кислоты (рис. 2.16). Азотистые основания нуклеиновых кислот относятся к классам пиримидинов и пуринов.

Пиримидиновые основания ДНК (имеют в составе своей молекулы одно кольцо) – тимин, цитозин. **Пуриновые основания** (имеют два кольца) – аденин и гуанин. Моносахарид нуклеотида ДНК представлен дезоксирибозой. Название нуклеотида является производным от названия соответствующего основания. Нуклеотиды и азотистые основания обозначаются заглавными буквами (А, Г, Т, Ц).

Полинуклеотидная цепь образуется в результате реакций конденсации нуклеотидов. При этом между 3'-углеродом остатка дезоксирибозы одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого возникает **фосфоэфирная связь** (относится к категории прочных ковалентных связей). Один конец полинуклеотидной цепи заканчивается 5'-углеродом (его называют 5'-концом), другой – 3'-углеродом (3'-концом).

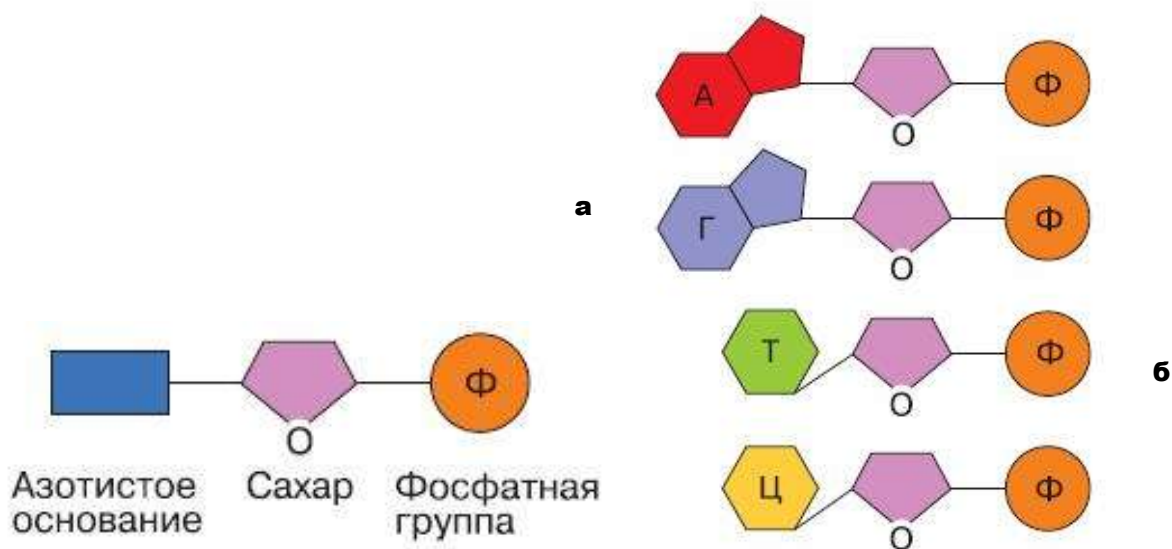


Рис. 2.16. Общая формула нуклеотида (а) и четыре типа нуклеотидов ДНК (б)

Против одной цепи нуклеотидов располагается вторая цепь (рис. 2.17). Расположение нуклеотидов в этих двух цепях не случайное, а строго определенное: против аденина одной цепи в другой цепи всегда располагается тимин, а против гуанина – всегда цитозин, между аденином и тимином возникает две водородные связи, между гуанином и цитозином – три водородные связи. Закономерность, согласно которой нуклеотиды разных цепей ДНК строго упорядоченно располагаются (аденин – тимин, гуанин – цитозин) и избирательно соединяются друг с другом, называется **принципом комплементарности**.

Биохимик Эрвин Чаргафф в 1949-1951 гг. сформулировал систему правил, описывающих количественные соотношения между различными типами азотистых оснований в ДНК:

1. Количество *аденина* равно количеству *тимина*, а *гуанина* – *цитозину*: $A=T$, $G=C$.

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

3. Количество оснований с аминогруппами в положении 6 равно количеству оснований с кетогруппами в положении 6: $A+C=G+T$.

Вместе с тем, соотношение $(A+T):(G+C)$ может быть различным у ДНК разных видов. У одних преобладают пары АТ, в других – ГЦ.

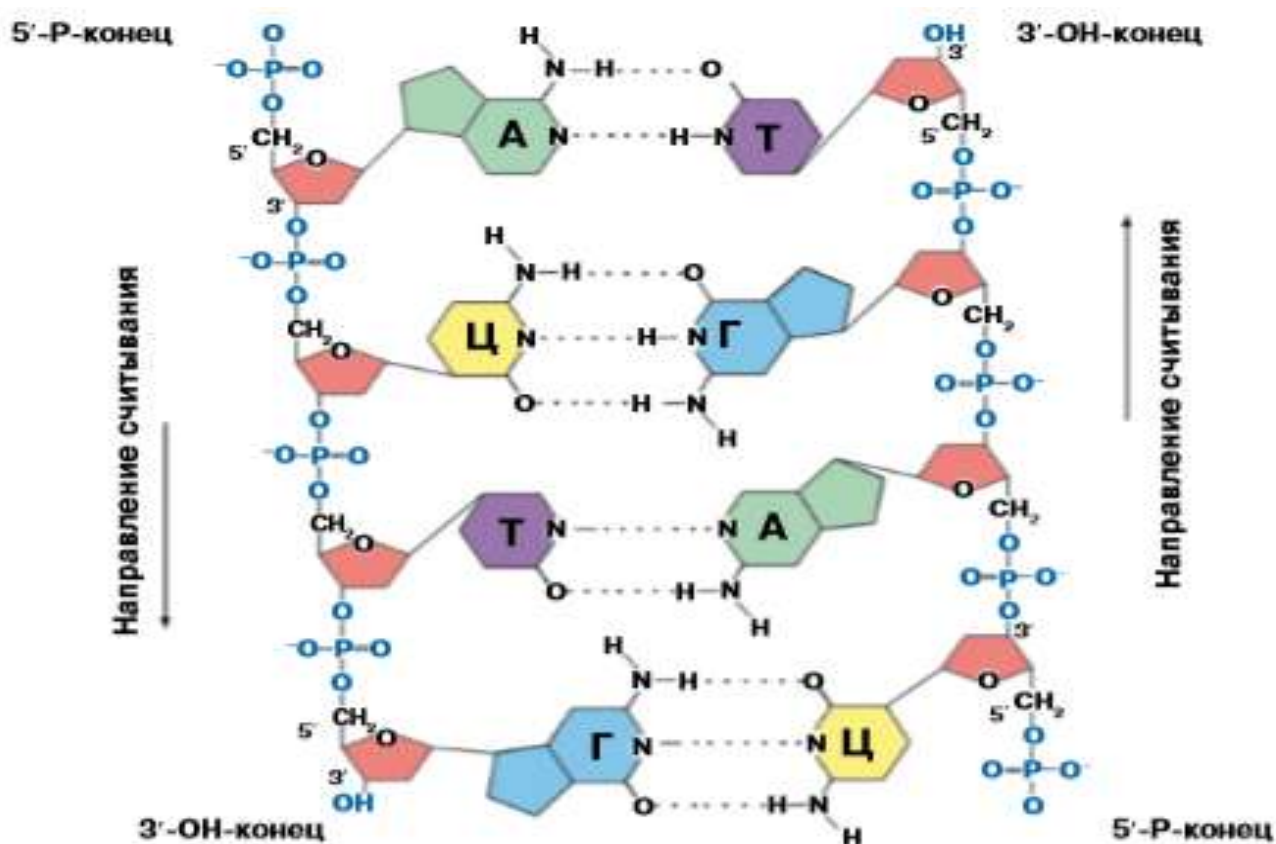


Рис. 2.17. Участок двойной спирали молекулы ДНК

Из принципа комплементарности следует, что последовательность нуклеотидов одной цепи определяет последовательность нуклеотидов другой. Цепи ДНК антипараллельны (разнонаправлены), т.е. нуклеотиды разных цепей располагаются в противоположных направлениях, напротив 3'-конца одной цепи находится 5'-конец другой. Молекулу ДНК иногда сравнивают с винтовой лестницей. «Перила» этой лестницы – сахарофосфатный остов (чередующиеся остатки де-

зоксирибозы и фосфорной кислоты); «ступени» – комплементарные азотистые основания.

Чаще всего двойные спирали являются правозакрученными (А- и В-формы) – при движении вверх вдоль оси спирали цепи поворачиваются вправо (рис. 2.18). Большинство молекул ДНК в растворе находится в правозакрученной – В-форме (В-ДНК). Однако встречаются также левозакрученные формы (Z-ДНК). Какое количество этой ДНК присутствует в клетках и ее биологическое значение, пока не установлено.

В структурной организации молекулы ДНК можно выделить *первичную структуру* – полинуклеотидную цепь, *вторичную структуру* – две комплементарные друг другу и антипараллельные полинуклеотидные цепи, соединенные водородными связями, и *третичную структуру* – трехмерную спираль с приведенными выше пространственными характеристиками.

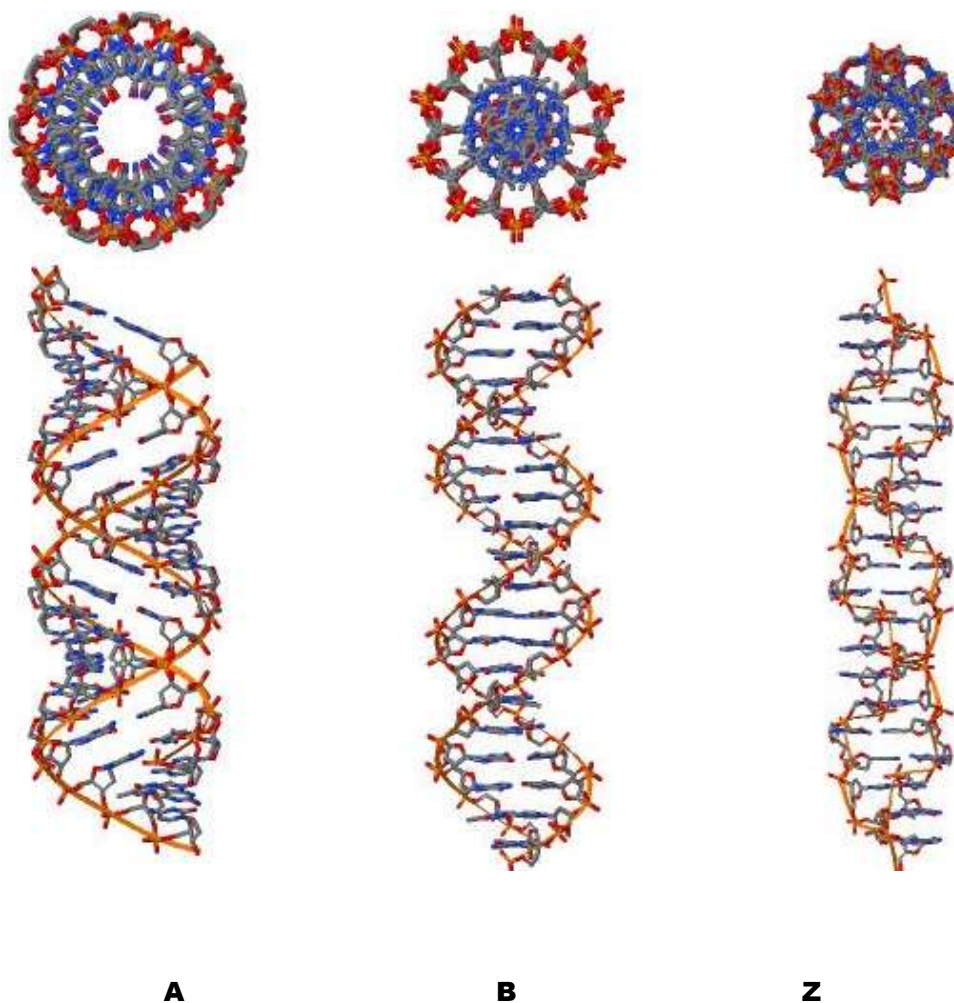


Рис. 2.18. А-, В- и Z-форма спирали ДНК (вид с торца и вид сбоку)

ДНК эукариот неоднородна по функциональной значимости и может быть подразделена на 3 класса:

1. Повторяющиеся последовательности (не транскрибируются) встречаются в геноме до 1 млн раз.

2. Умеренно повторяющиеся последовательности (встречаются в геноме 10^2 - 10^3 раз). Это гены тРНК и белков, входящих в состав рибосом, хроматина и рРНК.

3. Уникальные участки с неповторяющимися сочетаниями нуклеотидов. У человека уникальные участки ДНК составляют не более 10-15% от общей длины молекулы ДНК. Уникальные участки ДНК являются структурной основой большинства генов человека, в которых закодирована информация о первичной структуре полипептида. Отсюда следует, что жизнедеятельность организма обусловлена в основном функциональной активностью уникальных участков, т.е. генов.

Связываясь с белками, молекула ДНК образует хромосому. *Хромосома* – комплекс одной молекулы ДНК с белками. Молекулы ДНК эукариотических организмов (грибов, растений и животных) линейны, незамкнуты, связаны с белками, образуют хромосомы. У прокариот (бактерий) ДНК замкнута в кольцо, не связана с белками, не образует линейную хромосому.

Функции ДНК – хранение и передача наследственной информации.

Рибонуклеиновая кислота (РНК) – полимер, мономерами которой являются **рибонуклеотиды**. РНК образована одной полинуклеотидной цепочкой, исключение составляют некоторые РНК-содержащие вирусы, которые имеют двухцепочечную РНК (рис. 2.19). Нуклеотиды РНК способны образовывать водородные связи между собой. Цепи РНК значительно короче цепей ДНК.

Мономер РНК – нуклеотид (рибонуклеотид) – состоит из остатков трех веществ: 1) азотистого основания; 2) пятиуглеродного моносахарида (пентозы); 3) фосфорной кислоты. Азотистые основания РНК также относятся к классам пиримидинов и пуринов. Пиримидиновые основания РНК – урацил, цитозин, пуриновые основания – аденин и гуанин. Моносахарид нуклеотида РНК представлен рибозой.

В клетках прокариот и эукариот присутствует около 10 видов РНК.

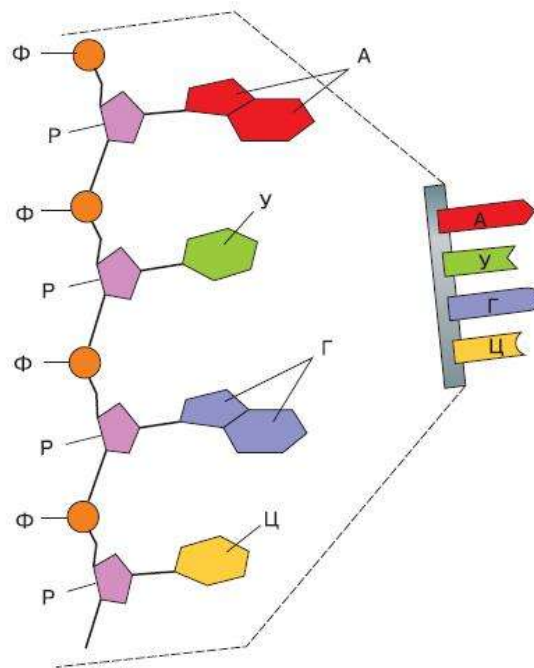


Рис. 2.19. Структура РНК:

Р – рибоза; *Ф* – фосфатная группа; *А, У, Г, Ц* – азотистые основания

1. **Рибосомная РНК (рРНК)** составляет 85% от всей РНК в клетке. Это самые крупные молекулы РНК, в их состав входит 3-5 тыс. нуклеотидов, молекулярная масса достигает 1,0-1,5 млн дальтон, рРНК синтезируется на специальных генах в ядрышке (ядрышковый организатор) и в комплексе с белками формирует субъединицы рибосом. На рибосомах идет синтез белка. Рибосомная РНК, входящая в состав цитоплазматических рибосом эукариот, больше по размерам, чем рРНК рибосом прокариот, митохондрий и пластид. Функции рРНК заключаются прежде всего в формировании активного центра рибосомы и обеспечении взаимодействия рибосомы и тРНК.

2. **Информационная РНК (иРНК), или матричная РНК (мРНК)** составляет 5% от всей РНК в клетке, количество зависит от стадии клеточного цикла. Так, при интенсивном синтезе белков количество иРНК повышается. Размеры иРНК различны и зависят от объема копируемой информации. Молекулы мРНК состоят из 300-3000 нуклеотидов. Синтезируются иРНК в ядре в процессе транскрипции (у прокариот), а также процессинга и сплайсинга (у эукариот), иРНК участвует в переносе генетической информации о структуре белка от ДНК к месту синтеза белка на рибосомы.

3. **Гетерогенная ядерная РНК (гяРНК)** – смесь транскриптов многих ядерных генов; локализована в ядре. Некоторые из них являются первичными транскриптами и имеют такую же длину, как и гены, с которых они скопированы, другие – частично подверглись процессингу и сплайсингу и утратили ряд интронов, превратившись в зрелые мРНК.

4. **Малые ядерные РНК (мяРНК, snRNA)** – короткие стабильные молекулы РНК размером около 400 нуклеотидов, большинство которых в составе нуклеопротеидных частиц присутствует в ядре. Они обнаружены в составе сплайсосом млекопитающих. Это структуры, где идет процесс сплайсинга. Эти РНК называют U-РНК из-за необычайно большого содержания урацила и его модифицированных форм. Нуклеотидные последовательности всех U-РНК позвоночных совпадают на 95%.

5. **Транспортная РНК (тРНК)** (рис. 2.20) содержит обычно 76 (от 75 до 95) нуклеотидов; молекулярная масса – 25000-30000. На долю тРНК приходится около 10% от общего содержания РНК в клетке. **Функции тРНК:** 1) транспорт аминокислот к месту синтеза белка, к рибосомам; 2) трансляционный посредник.

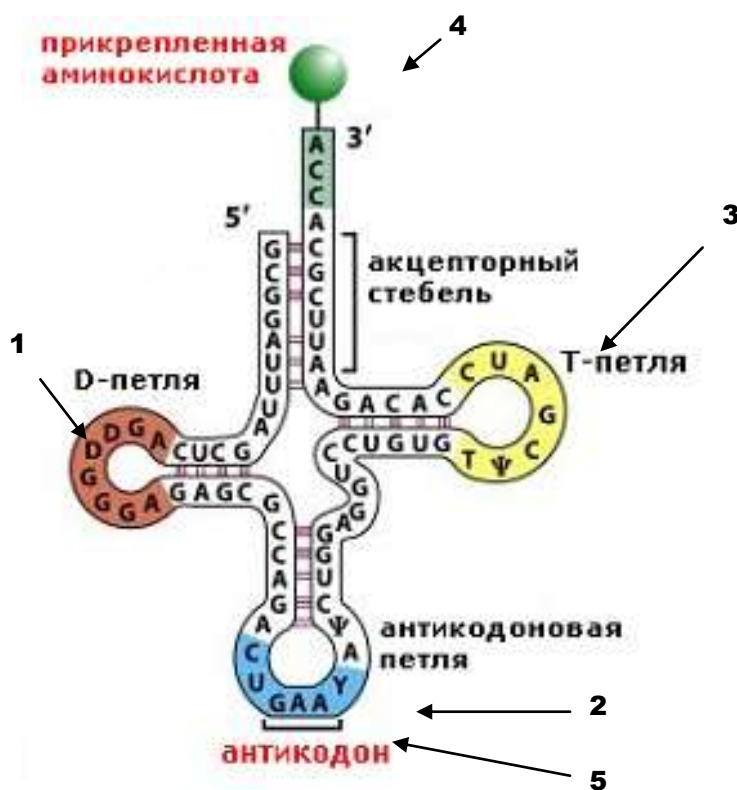


Рис. 2.20. Структура тРНК:
 1 – петля 1; 2 – петля 2; 3 – петля 3; 4 – акцепторный конец;
 5 – антикодон

В клетке встречается около 40 видов тРНК, каждый из них имеет характерную только для него последовательность нуклеотидов. Однако у всех тРНК имеется несколько внутримолекулярных комплементарных участков, из-за которых тРНК приобретает конформацию, напоминающую по форме лист клевера. У любой тРНК есть петля для контакта с рибосомой (1), антикодоновая петля (2), петля для контакта с ферментом (3), акцепторный стебель (4), антикодон (5). Аминокислота присоединяется к 3'-концу акцепторного стебля.

Антикодон – три нуклеотида, «опознающие» кодон иРНК. Конкретная тРНК может транспортировать строго определенную аминокислоту, соответствующую ее антикодону. Специфичность соединения аминокислоты и тРНК достигается благодаря свойствам фермента аминоацил-тРНК-синтетаза.

6. **МикроРНК (мкРНК, miRNA)**, размер которых составляет 21-22 нуклеотида – эндогенные самокомплементарные одноцепочечные РНК, которые ингибируют трансляцию или удаляют поли(А)-хвосты.

7. **Малые интерферирующие РНК (миРН, siRNA)** – двухцепочечные РНК размером 20-25 н., подавляющие активность генов во время и после транскрипции.

8. **Малые ядрышковые РНК (мякРНК, snoRNA)** принимают участие в химической модификации рРНК, тРНК, мяРНК.

9. **Рибозимы (каталитические РНК, сRNA)** обладают каталитическим действием, расщепляя все виды РНК.

В отличие от ДНК, содержание которой в клетках относительно постоянно, содержание РНК колеблется. Оно повышается в клетках во время биосинтеза белка. Все виды РНК представляют собой неразветвленные полинуклеотиды, имеют специфическую пространственную конформацию и принимают участие в процессах синтеза белка. Информация о строении всех видов РНК хранится в ДНК. Процесс синтеза РНК на матрице ДНК называется **транскрипцией**.

Сравнительная характеристика ДНК и РНК приведена в таблице 2.3.

2.2.2.5. Витамины

Витамины (от лат. *vita* – «жизнь») – группа низкомолекулярных органических соединений относительно простого строения и разнообразной химической природы, необходимых для нормальной жизнедеятельности организмов.

Сравнительная характеристика ДНК и РНК

Признак	ДНК	РНК
Местонахождение в клетке	Ядро, митохондрии, пластыды. Цитоплазма у прокариот	Ядро, митохондрии, рибосомы, цитоплазма, хлоропласты
Местонахождение в ядре	Хромосомы	Кариоплазма, ядрышко (рРНК)
Строение макромолекулы	Двуцепочечный (как правило) линейный полинуклеотид, свернутый правозакрученной спиралью, с водородными связями между двумя цепями	Одноцепочечный (как правило) полинуклеотид. Некоторые вирусы имеют двуцепочечную РНК
Мономеры	Дезоксирибонуклеотиды	Рибонуклеотиды
Состав нуклеотида	Азотистое основание (пуриновое – аденин, гуанин, пиримидиновое – тимин, цитозин); углевод (дезоксирибоза); остаток фосфорной кислоты	Азотистое основание (пуриновое – аденин, гуанин, пиримидиновое – урацил, цитозин); углевод (рибоза); остаток фосфорной кислоты
Типы нуклеотидов	Адениловый (А), гуаниловый (Г), тимидиловый (Т), цитидиловый (Ц)	Адениловый (А), гуаниловый (Г), уридилловый (У), цитидиловый (Ц)
Свойства	Способна к самоудвоению (репликации) по принципу комплементарности: А=Т, Т=А, Г≡Ц, Ц≡Г. Стабильна	Не способна к самоудвоению. Лабильна. Генетическая РНК вирусов способна к репликации
Функции	Химическая основа хромосомного генетического материала (гена); синтез ДНК, синтез РНК, информация о структуре белков	<i>Информационная (иРНК)</i> переносит информацию о структуре белка с молекулы ДНК к рибосомам в цитоплазму; <i>транспортная (тРНК)</i> переносит аминокислоты к рибосомам; <i>рибосомальная (рРНК)</i> входит в состав рибосом; <i>митохондриальная</i> и <i>пластидная</i> входят в состав рибосом этих органелл

Витамины не синтезируются в организме человека и животных или синтезируются, но в малых количествах, тканями, а также микрофлорой кишечника, присущей организму. Этого недостаточно для нормальной жизнедеятельности. Для человека основными источниками витаминов являются высшие растения.

Между витаминами и другими составляющими частями пищи существуют тесные взаимоотношения, объясняемые общностью, единством обмена веществ. В животном мире имеется видовое различие в потребности в отдельных витаминах, что связано с возможностью или невозможностью их достаточного синтеза в организме. Так, аскорбиновая кислота является витамином для человека, обезьян и морских свинок, тогда как крысы и собаки синтезируют его в процессе промежуточного обмена веществ.

В норме суточная потребность в витаминах мала, однако на потребность в витаминах могут существенно влиять увеличение физической нагрузки, интенсивность умственного труда, физиологическое состояние, возраст, пол, условия окружающей среды.

Поступая в организм с пищей, витамины (большинство из них) выполняют коферментную роль в ферментативных реакциях обмена. Кроме того, они являются компонентами биологически активных веществ, выступают в роли антиоксидантов. Анализ структуры коферментов позволяет выделить два функциональных центра, один из которых ответствен за связь с белком, а другой принимает участие непосредственно в каталитическом акте.

В витаминах нуждаются растения, которым эти вещества также необходимы для нормального развития и роста.

В ряде случаев в организм поступают провитамины – предшественники витаминов, которые в организме превращаются в активные формы витаминов.

Недостаток поступления витаминов с пищей, нарушение их всасывания или использования организмом приводят к развитию патологического состояния – первичным авитаминозам и гиповитаминозам. Напротив, чрезмерное потребление пищевых витаминных форм и/или несбалансированное питание может вызвать гипervитаминозное состояние, которое также является патологическим.

В медицинской и биологической литературе витамины подразделяются на две группы: растворимые в воде и растворимые в жирах (табл. 2.4). Отдельным витаминам присваивается буквенная, химическая и физиологическая номенклатура.

Классификация витаминов

Буквенное обозначение	Наименование	Физиологическое действие
Жирорастворимые витамины		
A	Ретинол	Антиксерофтальмический
D	Эргокальциферол	Антирахитический
E	Токоферол	Антистерильный
K	Филлохинон	Антигемморагический
Водорастворимые витамины		
B₁	Тиамин	Антиневритный
B₂	Рибофлавин	Витамин роста
B₃ (PP)	Никотиновая кислота, никотинамид	Антипеллагрический
B₅	Пантотеновая кислота	Антидерматитный
B₆	Пиридоксин	Антидерматитный
B₉	Фолиевая кислота	Антианемический
B₁₂	Цианкобаламин	Антианемический
H	Биотин	Антисеборейный
C	Аскорбиновая кислота	Антискорбутный
P	Рутин	Капилляроукрепляющий
U	S-метилметионин	Противоязвенный

Раскрытие причин авитаминозов и механизма их действий на организм обосновало использование витаминов как лекарственных средств. По лечебно-профилактическому действию была дана следующая групповая характеристика некоторых витаминов. Витамины B₁, B₂, B₃, B₅, A и C регулируют функциональное состояние центральной нервной системы, обмен веществ и трофику тканей, поэтому их используют как препараты, повышающие общую реактивность организма. Витамины C, P, K обеспечивают нормальную проницаемость и устойчивость кровеносных сосудов, повышают свертываемость крови, т.е. обладают антигеморрагическим эффектом. Витамины B₉, B₁₂, C нормализуют и стимулируют кроветворение; их используют как антианемические препараты. Витамины C и A повышают устойчивость организма к инфекциям путем стимулирования синтеза антител и противовоспалительных веществ, усиления защиты эпителиев. Витамины A, B₂ и C усиливают остроту зрения и расширяют поле цветного зрения.

Среди витаминов есть «отношения» синергизма и антагонизма. Так, влияние витамина Р на проницаемость кровеносных сосудов усиливает витамин С; витамин А снижает токсическое действие антирахитического витамина D, что усиливает эффект последнего. Никотиновая кислота тормозит липотропное действие холина.

В отличие от витаминов, есть вещества, обладающие антивитаминами свойствами. Примером может служить тиамин, имеющий высокую структурную специфичность. Если в тиамине изменить радикалы, образуется вещество, вытесняющее тиамин из фермента, кофактором которого он является. Антивитаминами являются многие антибиотики и сульфаниламидные препараты.

Водорастворимые витамины

Витамин В₁ (тиамин). Источником витамина В₁ являются продукты растительного происхождения. Особенно его много в пекарских и пивных дрожжах, оболочках семян хлебных злаков и риса, горохе, сое. В организме животных витамин В₁ содержится преимущественно в виде дифосфорного эфира. Фосфорилирование тиамин происходит в печени, почках, сердечной мышце, мозге при участии тиаминкиназы и АТФ.

Суточная доза для взрослого человека в среднем составляет 2-3 мг витамина В₁. Преобладание углеводов в пище повышает потребность организма в витамине; жиры, наоборот, резко уменьшают эту потребность.

При В₁-авитаминозе и гиповитаминозе развивается полиневрит, который проявляется в прогрессирующей дегенерации нервных окончаний проводящих пучков, следствием чего являются потеря кожной чувствительности, нарушение сердечной деятельности, нарушение моторной и секреторной функций желудочно-кишечного тракта, нарушение водного обмена, приводящих к параличу (бери-бери). При чрезмерных и длительных приемах тиамин наступает гипервитаминозное состояние, которое проявляется в виде аллергических реакций (крапивница, кожный зуд, отек, одышка, кровоизлияния, судороги), вплоть до анафилактического шока.

Витамин В₂ (рибофлавин). Источником витамина В₂ для человека являются молоко и молочные продукты, яйца, печень, почки, сердце животных, пивные и пекарские дрожжи, в меньшей степени крупы и овощи.

Суточная потребность в витамине В₂ взрослого человека составляет 1,8-2,6 мг. Частично человек получает рибофлавин как продукт жизнедеятельности микрофлоры кишечника.

Полное отсутствие рибофлавина в пище вызывает острый авитаминоз, характеризующийся коматозным состоянием со смертельным исходом. При гиповитаминозе В₂ помимо задержки роста наблюдаются дерматиты на коже головы, выпадение волос, поражение слизистых оболочек, стоматиты, конъюнктивиты, помутнение хрусталика, поражение нервной системы, трофические язвы и светобоязнь. Гипервитаминозных состояний не наблюдается, так как рибофлавин не токсичен.

Витамин В₃ (РР, никотиновая кислота, никотинамид). Никотиновая кислота широко распространена в растительных и особенно животных продуктах. Источником витамина РР являются печень, почки, сердце, мясо животных, рыба, из продуктов растительного происхождения – пшеничные и рисовые отруби, бобовые. Никотинамид может образовываться из триптофана при росте его дозы в пище.

Суточная потребность в этом витамине составляет 15-25 мг для взрослых, для детей – 15 мг.

Недостаточность витамина В₃ проявляется в особо болезненном состоянии, называемом пеллагрой, что в переводе с итальянского обозначает – «жесткая, шершавая кожа». Для пеллагры характерны 3 признака: дерматит, диарея, деменция («3Д»). Развитию клинической картины пеллагры предшествует гиповитаминозное состояние, характеризующееся вялостью, апатией, быстрой утомляемостью, бессонницей, цианозом лица, сухостью кожных покровов, падением массы тела и предрасположенностью к инфекциям. Начальная стадия заболевания пеллагрой выражается в воспалении слизистых оболочек рта, языка (глосситы) и желудочно-кишечного тракта (диарея, сменяемая запорами). Впоследствии появляются симметричные поражения кожи, развивается гипохромная анемия.

Недостаточность витамина РР вызывает нарушения азотистого, липидного и углеводного обменов. Отмечаются атрофия коркового слоя надпочечников и их гиподисфункция. Возникают глубокие нарушения центральной и периферической нервной системы, вплоть до паралича, мышечной атрофии и нарушений психики, выражающихся в потере памяти, галлюцинациях и бреде.

Никотиновая кислота и ее амид в больших дозах являются токсическими веществами и могут вызвать развитие аллергической ре-

акции, сопровождающейся рвотой, судорогами, и даже вызвать жировую инфильтрацию печени.

Витамин В₅ (пантотеновая кислота). Пантотеновая кислота широко распространена в природе. Источником получения витамина В₅ для человека являются рисовые и пшеничные отруби, дрожжи, печень, почки, мясо животных, яичный желток, икра, цветная капуста, картофель, помидоры, яблоки, рыба.

Суточная потребность в этом витамине составляет для взрослых 10-15 мг. В кишечнике человека пантотеновая кислота в небольших количествах продуцируется кишечной палочкой.

Гиповитаминоз В₅ у человека встречается редко, так как он содержится в обычных продуктах питания. При недостаточности витамина В₅ у человека и животных поражаются кожные покровы, наблюдаются потеря волос и перьев, их депигментация, поражаются слизистые оболочки внутренних органов, возникают дегенеративные изменения миелиновых оболочек спинного мозга, страдает центральная нервная система, появляются параличи, а в крайних случаях наступают коматозное состояние и смерть. Низкий уровень витамина В₅ в крови часто сопровождается другими гиповитаминозами.

Витамин В₆ (пиридоксин, пиридоксаль, пиридоксамин). Витамин В₆ широко распространен в природе, синтезируется растениями и микроорганизмами, в том числе и микрофлорой кишечника. Однако того количества витамина В₆, которое продуцируется микроорганизмами, недостаточно для полного обеспечения витамином организма человека. Поэтому основным источником пиридоксина являются продукты питания. Наиболее богаты витамином В₆ сухие дрожжи, печень, почки, сердце, мясо, рыба, цельное зерно злаковых и их отруби, горох, бобы, свежий зеленый перец.

Суточная потребность – 2-3 мг.

Витамин В₆ относится к антидерматитным витаминам. Недостаточность витамина В₆ сопровождается дерматитами, стоматитами, глосситами, конъюктивитами, гипохромной анемией, задержкой роста. Авитаминоз В₆ у детей проявляется повышенной возбудимостью. Развитие гиповитаминоза этого витамина может быть связано не только с недостаточным поступлением его в организм, но и с нарушением фосфорилирования пиридоксина в желудочно-кишечном тракте при заболеваниях органов пищеварения.

Витамин В₉ (фолиевая кислота). Источниками фолиевой кислоты служат свежие овощи: салат, шпинат, капуста, лук, помидоры,

морковь. Из продуктов животного происхождения наиболее богаты фолиевой кислотой печень, почки, яичный желток, сыр, а также пивные и пекарские дрожжи.

Суточная потребность в фолиевой кислоте варьирует от 50 до 200 мкг; из-за плохой всасываемости этого витамина рекомендуемая суточная доза – 400 мкг. Наиболее характерным признаком авитаминоза фолиевой кислоты является нарушение кроветворения, вызывающее малокровие (макроцитарная анемия), наблюдаются нарушения деятельности органов пищеварения, органов размножения и кожи. Этот авитаминоз может возникнуть в случае подавления микрофлоры кишечника лекарственными препаратами сульфаниламидной природы – структурными аналогами парааминобензойной кислоты и/или при нарушении всасывания витамина в желудочно-кишечном тракте при его заболевании.

Витамин В₁₂ (кобаламин). Ни животные, ни растения не могут синтезировать витамин В₁₂. Это единственный витамин, который синтезируется почти исключительно бактериями, актиномицетами и синезелеными водорослями. Из животных тканей витамином В₁₂ наиболее богаты печень и почки.

Недостаточность витамина в тканях животных связана с нарушением всасывания кобаламина из-за нарушения синтеза внутреннего фактора Касла в соединении, с которым он всасывается. Фактор Касла синтезируется обкладочными клетками желудка и представляет собой гликопротеин. Для присоединения кобаламина к фактору Касла необходимы ионы кальция. Резекция желудка или повреждение его слизистой оболочки приводит к гиповитаминозу витамина В₁₂.

Гипо- и авитаминозные состояния приводят к нарушениям нормального кроветворения в костном мозге и развитию анемии (мегалобластная анемия), признаками которой являются снижение числа эритроцитов, увеличение их размеров, снижение концентрации гемоглобина. Нарушение кроветворения связано, в первую очередь, с нарушением обмена нуклеиновых кислот в быстроделющихся клетках кроветворной системы. Кроме того, наблюдаются расстройства деятельности нервной системы. Для гипервитаминоза витамина В₁₂ характерны токсические эффекты.

Суточная доза очень мала и составляет всего 1-2 мкг.

Источником цианкобаламина, кроме микрофлоры кишечника, являются печень, почки, сыр и рыбные продукты.

Витамин Н (биотин). Биотин широко распространен в природе. Наиболее богаты биотином печень, почки, сердце быка, яичный желток, бобы, рисовые отруби, пшеничная мука, цветная капуста, соя. В обычных условиях человек получает достаточное количество биотина в результате бактериального синтеза в кишечнике. Суточная доза биотина не превышает 10 мкг.

Недостаток биотина может наблюдаться при чрезмерном употреблении сырого яичного белка и нарушении всасывания при дисбактериозе кишечника, после приема больших количеств антибиотиков или сульфамидных препаратов, вызывающих гибель микрофлоры кишечника. При этом у человека наступает ряд патологических изменений, сопровождающихся выпадением волос, дерматитами, усиленным выделением жира сальными железами и развитием себореи. Наблюдается также поражение ногтей, часто отмечаются боли в мышцах, сонливость, быстрая утомляемость, депрессия.

Витамин С (аскорбиновая кислота). Аскорбиновая кислота легко окисляется кислородом воздуха, пероксидом водорода и другими окислителями. Витамин С синтезируется растениями и подавляющим большинством животных. Человек, обезьяны и морские свинки не синтезируют его.

Суточная потребность человека в витамине С является предметом спора. По рекомендациям одних исследователей, необходимо принимать 50-75 мг аскорбиновой кислоты в сутки, другие считают, что суточная доза витамина – 100-500 мг.

Источником витамина С для человека являются плоды и корни шиповника, черная смородина, лимоны, апельсины, яблоки, свежий картофель, томаты, молоко, мясо.

При определенных концентрациях аскорбиновая кислота может выступать в роли про- и антиоксиданта. Недостаточность аскорбиновой кислоты приводит к заболеванию, называемому цингой или скорбутом. Вначале болезнь проявляется повышенной ломкостью кровеносных сосудов, общей слабостью, повышенной утомляемостью, кровоточивостью десен и повышенной восприимчивостью к инфекциям. Дальнейшее развитие заболевания сопровождается изъязвлением десен, расшатыванием и выпадением зубов, кровоизлияниями в кожу и толщу мышечной ткани, кровотечениями, разрушением костей нижних конечностей.

Витамин Р (рутин). Понятие «витамин Р» включает семейство бифлованоидов (катехины, флавононы, флавоны), являющихся расти-

тельными полифенольными соединениями. В растениях флавоноидные соединения кроме катехинов и лей-антоцианов встречаются в форме гликозидов. В частности таким гликозидом, обладающим Р-витаминной активностью, является рутин. Рутин – гликозид, состоящий из кверцетина, глюкозы и рамнозы. Флавоноидные соединения с Р-витаминной активностью содержатся в растительном сырье, часто в комплексе с витамином С. Много витамина Р содержится в цветах и листьях гречихи, плодах цитрусовых и шиповника, ягодах черноплодной рябины, винограде, черной смородине, бруснике, чернике, клюкве, сливе, вишне.

Биологическая роль флавоноидов заключается в стабилизации межклеточного матрикса соединительной ткани и уменьшении проницаемости капилляров. У витамина Р есть антивитамины, к которым относится ацетилсалициловая кислота. Физиологическое влияние биофлавоноидов на сосудистую стенку связывают с их участием в тканевом дыхании, способностью воздействовать на некоторые ферментные системы через эндокринные железы. Многие представители группы витамина Р обладают гипотензивными свойствами.

Суточная потребность в витамине Р – 30-50 мг.

Клиническое проявление гиповитаминоза витамина Р характеризуется повышенной кровоточивостью десен, точечными подкожными кровоизлияниями (синдром «тесной одежды»), общей слабостью, быстрой утомляемостью и болями в суставах.

Синергистом витамина Р является аскорбиновая кислота, которая усилит эффективность проявления витаминных свойств витамина Р. В медицинской практике часто при ломкости сосудов и кровоизлияниях используют препарат аскорутин.

Жирорастворимые витамины

Витамин А (ретинол). Витамин А объединяет группу родственных соединений: β -каротин, ретинол, ретиналь, ретиноевую кислоту и их эфиры.

Витамин А содержится только в животных продуктах. Особенно им богаты рыбий жир, сливочное масло, печень, яичный желток.

В растениях, главным образом в овощах, содержатся провитамины, к которым относятся α -, β - и γ -каротины. Под воздействием каротиндиоксигеназы провитамины витамина А в организме человека и животных превращаются в ретинол.

Суточная потребность в витамине А взрослого человека составляет от 1 до 2,5 мг или 2-5 мг β -каротина. Обычно активность витамина А в пищевых продуктах выражается в международных единицах (МЕ), одна международная единица витамина А эквивалентна 0,6 мкг β -каротина и 0,3 мкг витамина А.

При отсутствии в пище витамина А в организме животного и человека развивается ряд специфических патологических изменений: ослабление зрения (сумеречная или куриная слепота), поражение эпителиальных тканей, выражающееся в слущиваемости и ороговевании эпителия, в том числе и роговицы глаза, нарушение формирования скелета, торможение роста, уменьшение устойчивости к инфекциям.

Ранним признаком гиповитаминоза витамина А служит снижение скорости адаптации к темноте. Недостаток витамина А сказывается и на развитии растений, нормальном прорастании пыльцы.

Ретиноевая кислота, подобно стероидным гормонам, взаимодействует с рецепторами в ядре клеток-мишеней. Образовавшийся комплекс связывается с определенным участком ДНК и стимулирует транскрипцию генов. Белки, образовавшиеся в результате экспрессии генов, влияют на рост, дифференцировку, репродукцию и эмбриональное развитие.

Витамин D (кальциферол). Кальциферолы – группа химически родственных соединений, относящихся к производным стероидов. Наиболее биологически активные витамины – D₂ и D₃. Витамин D₂ (эргокальциферол) – производное эргостерина, растительного стероида, встречающегося в некоторых грибах, дрожжах и растительных маслах.

При УФ-облучении пищевых продуктов из эргостерина получается витамин D₂, используемый в лечебных целях. Витамин D₃, имеющийся у человека и животных, – холекальциферол, образуется в коже человека под действием УФ-лучей. Наибольшее количество витамина D₃ содержится в продуктах животного происхождения: сливочном масле, желтке яиц, рыбьем жире.

Суточная потребность для детей – 12-25 мкг (500-1000 МЕ), для взрослого человека – потребность значительно меньше.

В организме человека витамин D₃ превращается в биологически активное соединение кальцитриол. Кальцитриол выполняет гормональную функцию, участвуя в регуляции обмена Ca²⁺ и фосфатов, стимулируя всасывание Ca²⁺ в кишечнике и кальцификацию костной

ткани, реабсорбцию Ca^{2+} и фосфатов в почках. При низкой концентрации Ca^{2+} или высокой концентрации D_3 он стимулирует мобилизацию Ca^{2+} из костей.

При недостатке витамина D у детей развивается заболевание «рахит», характеризуемое нарушением кальцификации растущих костей, что вызывает деформацию скелета с характерными изменениями костей (X- или O-образная форма ног, «четки» на ребрах, деформация костей черепа, задержка прорезания зубов). Избыточное поступление витамина D_3 приводит к гипervитаминозному состоянию, характеризующемуся избыточным отложением солей кальция в тканях легких, почек, сердца, стенок сосудов, а также остеопорозом с частыми переломами костей.

Витамин E (токоферол). Токоферол существует в виде нескольких витамеров. Наибольшую биологическую активность проявляет α -токоферол.

Под действием УФ-лучей витамин E разрушается и теряет свои витаминные свойства. Источником витамина E для человека являются растительные масла, салат, капуста, семена злаков, сливочное масло, ягоды шиповника, яичный желток. Суточная потребность в витамине у взрослого человека составляет от 5 до 10 мг. E-авитаминозы и E-гиповитаминозы – явление редкое, тем более что витамин E откладывается во многих тканях и может использоваться из этих депо при отсутствии его в пище.

Долгое время считалось, что значение витамина E исчерпывается лишь его влиянием на процессы размножения, так как при отсутствии или недостатке витамина E у человека и животных нарушается сперматогенез и эмбриогенез, а также наблюдаются дегенеративные изменения репродуктивных органов. В настоящее время витамину E уделяется большое внимание как антиоксиданту.

Клиническое проявление недостаточности витамина E выражается в повторяющихся непроизвольных абортах, некоторых формах мышечной дистрофии, дегенерации спинного мозга, жировом перерождении печени, гемолитической анемии у детей.

Витамин K (нафтохинон). Витамин K в природе существует в двух витамерных формах: филлохинон (K_1), выделенный из растений, и менахинон (K_2) в клетках кишечной флоры.

Источником витамина K служат продукты растительного происхождения, к которым относятся капуста, шпинат, корнеплоды. Источником витамина K также служит печень.

Суточная потребность в витамине К составляет 1-2 мг. Авитаминозное и гиповитаминозное состояние по витамину К часто развивается не из-за его недостаточного поступления с пищей, а из-за нарушений всасывания витамина в кишечнике. Биологическая функция витамина К связана с его участием в процессе свертывания крови.

Контрольные вопросы и задания

1. Как классифицируют элементы по их относительному содержанию в живых организмах? Какие элементы входят в состав каждой из групп?
2. Какие элементы называют биогенными?
3. Какие важнейшие неорганические и органические вещества входят в состав живых организмов?
4. Какие биологические функции выполняет вода?
5. Какие биологические функции выполняют минеральные соли?
6. Какие биологические функции выполняют углеводы?
7. Какие биологические функции выполняют липиды?
8. Перечислите основные особенности строения белков.
9. Какие биологические функции выполняют белки?
10. Каковы основные особенности строения нуклеиновых кислот?
11. Какие биологические функции выполняют нуклеиновые кислоты?
12. Дайте сравнительную характеристику ДНК и РНК.

ГЛАВА 3 СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

3.1. Клеточная теория

Клетка – наименьшая структурная и функциональная единица всех организмов. Одноклеточные состоят из одной клетки, многоклеточные – из многих тысяч. Форма и размеры клеток разнообразны и зависят от функции (рис. 3.1).

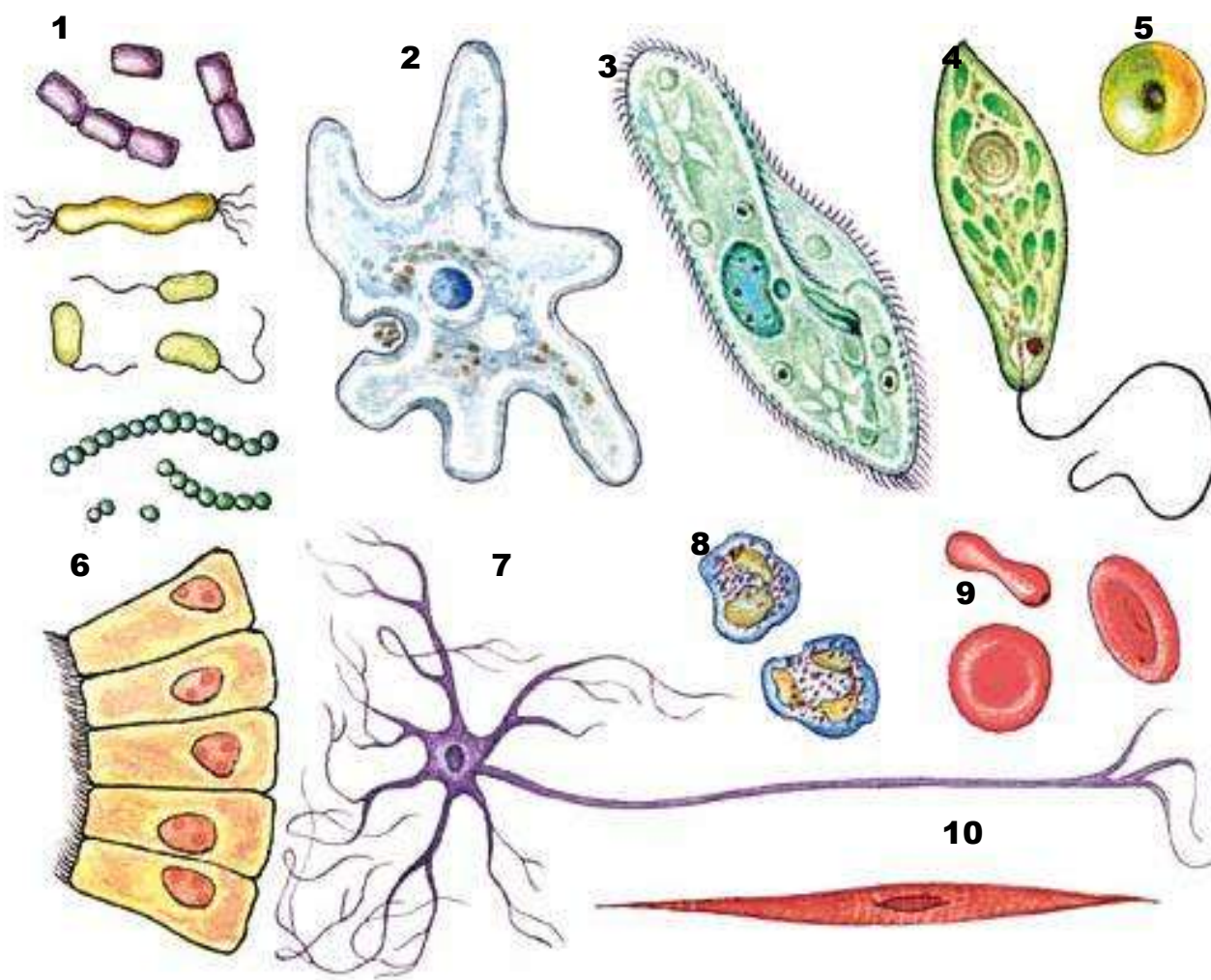


Рис. 3.1. Различные формы клеток:

*1 – бактерии; 2 – амеба; 3 – инфузория туфелька; 4 – эвглена зеленая;
5 – икринка (яйцеклетка); 6 – эпителий кишечника; 7 – нервная клетка;
8 – лейкоциты; 9 – эритроциты; 10 – мышечная клетка*

Становление клеточной теории

1. Роберт Гук в 1665 г. обнаружил клетки в срезе пробки и впервые применил термин «клетка».

2. Антони ван Левенгук открыл одноклеточные организмы.

3. Маттиас Шлейден в 1838 г. и Томас Шванн в 1839 г. сформулировали основные положения клеточной теории. Однако они ошибочно считали, что клетки возникают из первичного неклеточного вещества.

4. Рудольф Вирхов в 1858 г. доказал, что все клетки образуются из других клеток путем клеточного деления.

Основные положения клеточной теории

1. Клетка является *структурной единицей* всего живого. Все живые организмы состоят из клеток (исключение составляют вирусы).

2. Клетка является *функциональной единицей* всего живого. Клетка проявляет весь комплекс жизненных функций.

3. Клетка является *единицей развития* всего живого. Новые клетки образуются только в результате деления исходной (материнской) клетки.

4. Клетка является *генетической единицей* всего живого. В хромосомах клетки содержится информация о развитии всего организма.

5. Клетки всех организмов сходны по химическому составу, строению и функциям.

3.2. Типы клеточной организации

Среди живых организмов только вирусы не имеют клеточного строения. Все остальные организмы представлены клеточными формами жизни. Различают два типа клеточной организации: прокариотический и эукариотический. К прокариотам относят архебактерии, бактерии и синезеленые водоросли, к эукариотам – растения, грибы и животных.

Прокариоты – одноклеточные организмы, у которых отсутствуют структурно оформленное ядро, мембранные органоиды и митоз.

Строение бактериальной клетки. Размеры – от 1 до 15 мкм. *Основные формы:* 1) кокки (шаровидные); 2) бациллы (палочковидные); 3) вибрионы (изогнутые в виде запятой); 4) спириллы и спирохеты (спирально закрученные) (рис. 3.2).

Бактериальная клетка ограничена оболочкой (рис. 3.3.). Внутренний слой оболочки представлен цитоплазматической мембраной, над которой находится клеточная стенка; над клеточной стенкой у многих бактерий – слизистая капсула. У многих бактерий – слизистая капсула.

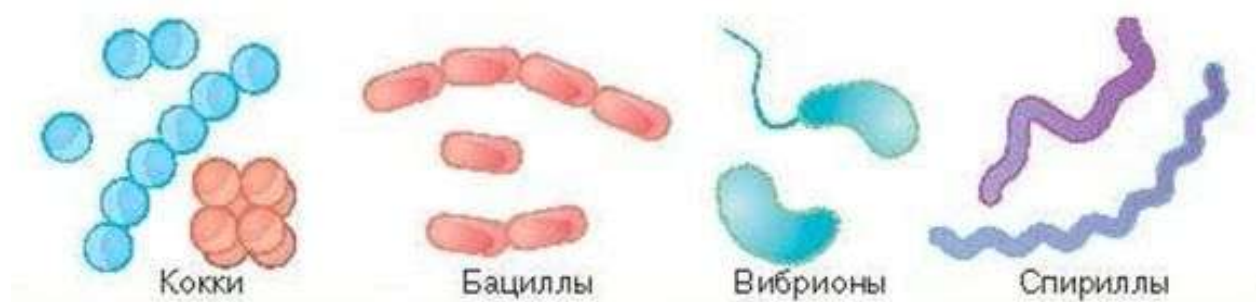


Рис. 3.2. Формы бактериальных клеток

Строение и функции цитоплазматической мембраны эукариотической и прокариотической клеток не отличаются. Мембрана может образовывать складки, называемые *мезосомами*. Они могут иметь разную форму (мешковидные, трубчатые, пластинчатые и др.).

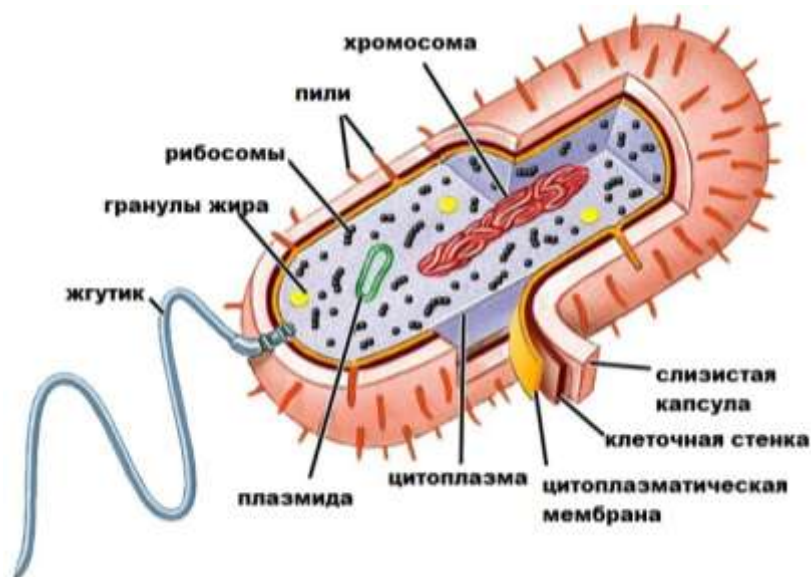


Рис. 3.3. Схема строения бактериальной клетки

На поверхности мезосом располагаются ферменты. Клеточная стенка – толстая, плотная, жесткая, состоит из *муреина* (главный компонент) и других органических веществ. Муреин представляет собой правильную сеть из параллельных полисахаридных цепей, сшитых друг с другом короткими белковыми цепочками. В зависимости от особенностей строения клеточной стенки бактерии подразделяются на *грамположительные* (окрашиваются по Граму) и *грамотрицательные* (не окрашиваются) (рис. 3.4). У грамотрицательных бактерий стенка тоньше, устроена сложнее и над муреиновым слоем снаружи имеется слой липидов. Внутреннее пространство заполнено цитоплазмой.

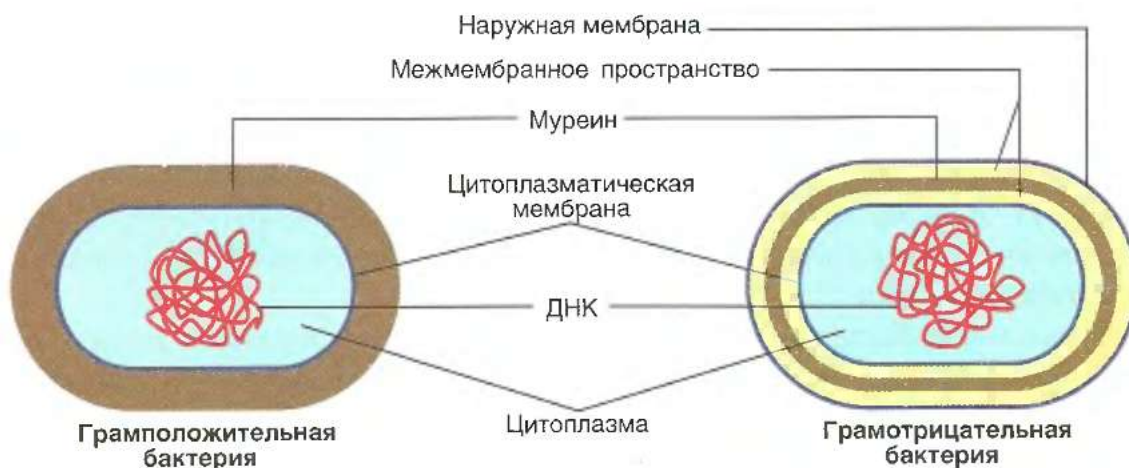


Рис. 3.4. Поверхностный аппарат клеток грамположительных и грамотрицательных бактерий

Генетический материал представлен кольцевыми молекулами ДНК. Эти ДНК можно условно разделить на «хромосомные» и плазмидные. «Хромосомная» ДНК – одна, прикреплена к мембране, содержит несколько тысяч генов, в отличие от хромосомных ДНК эукариот она не линейная, не связана с белками. Зона, в которой расположена эта ДНК, называется *нуклеоидом*.

Плазмиды – внехромосомные генетические элементы. Представляют собой небольшие кольцевые ДНК, не связаны с белками, не прикреплены к мембране, содержат небольшое число генов. Количество плазмид может быть различным. Наиболее изучены плазмиды, несущие информацию об устойчивости к лекарственным препаратам (*R-фактор*), принимающие участие в половом процессе (*F-фактор*). Плаزمида, способная объединяться с хромосомой, называется *эписомой*.

В бактериальной клетке отсутствуют все мембранные органеллы, характерные для эукариотической клетки (митохондрии, пластиды, ЭПС, аппарат Гольджи, лизосомы).

В цитоплазме бактерий находятся рибосомы 70S-типа и включения. Как правило, рибосомы собраны в *полисомы*. Каждая рибосома состоит из малой (30S) и большой субъединиц (50S). *Функция рибосом* – сборка полипептидной цепочки. Включения могут быть представлены глыбками крахмала, гликогена, волютина, липидными каплями.

У многих бактерий имеются *жгутики* и *пили (фимбрии)*. Жгутики не ограничены мембраной, имеют волнистую форму и состоят из сферических субъединиц белка флагеллина. Эти субъединицы распо-

ложены по спирали и образуют полый цилиндр, диаметром 10-20 нм. Жгутик прокариот по своей структуре напоминает одну из микротрубочек эукариотического жгутика. Количество и расположение жгутиков может быть различным. Пили – прямые нитевидные структуры на поверхности бактерий. Они тоньше и короче жгутиков. Представляют собой короткие полые цилиндры из белка пилина. Пили служат для прикрепления бактерий к субстрату и друг к другу. Во время конъюгации образуются особые *F*-пили, по которым осуществляется передача генетического материала от одной бактериальной клетки к другой.

Спорообразование у бактерий – способ переживания неблагоприятных условий. Споры формируются обычно по одной внутри «материнской клетки» и называются эндоспорами. Споры обладают высокой устойчивостью к радиации, экстремальным температурам, высушиванию и другим факторам, вызывающим гибель вегетативных клеток.

Размножение. Бактерии размножаются бесполом способом – делением «материнской клетки» надвое. Перед делением происходит репликация ДНК.

Редко у бактерий наблюдается половой процесс, при котором происходит рекомбинация генетического материала. Следует подчеркнуть, что у бактерий никогда не образуются гаметы, не происходит слияние содержимого клеток, а имеет место передача ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту. Различают три способа передачи ДНК: конъюгация, трансформация, трансдукция.

Конъюгация – однонаправленный перенос *F*-плазмиды от клетки-донора в клетку-реципиент, контактирующих друг с другом. При этом бактерии соединяются друг с другом особыми *F*-пилями (*F*-фимбриями), по каналам которых фрагменты ДНК и переносятся. Конъюгацию можно разбить на следующие этапы: 1) раскручивание *F*-плазмиды; 2) проникновение одной из цепей *F*-плазмиды в клетку-реципиент через *F*-пилю; 3) синтез комплементарной цепи на матрице одноцепочечной ДНК (происходит как в клетке-доноре (F^+), так и в клетке-реципиенте (F^-)).

Трансформация – однонаправленный перенос фрагментов ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту, не контактирующих друг с другом. При этом клетка-донор или «выделяет» из себя небольшой фрагмент ДНК или ДНК попадает в окружающую среду после гибели этой клетки. В любом случае ДНК активно поглощается клеткой-реципиентом и встраивается в собственную «хромосому».

Трансдукция – перенос фрагмента ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту с помощью бактериофагов.

Эукариотические клетки имеют ядро, в котором находятся хромосомы – линейные молекулы ДНК, связанные с белками, в цитоплазме расположены различные мембранные органоиды.

Растительные клетки (рис. 3.6) отличаются наличием толстой целлюлозной клеточной стенки, пластида, крупной центральной вакуоли, смещающей ядро к периферии. Клеточный центр высших растений не содержит центриоли. Запасным углеводом является крахмал.

Клетки грибов (рис. 3.5) имеют клеточную стенку, содержащую хитин; в цитоплазме находится центральная вакуоль, пластиды отсутствуют. Только у некоторых грибов в клеточном центре встречается центриоль. Главным резервным углеводом является гликоген.

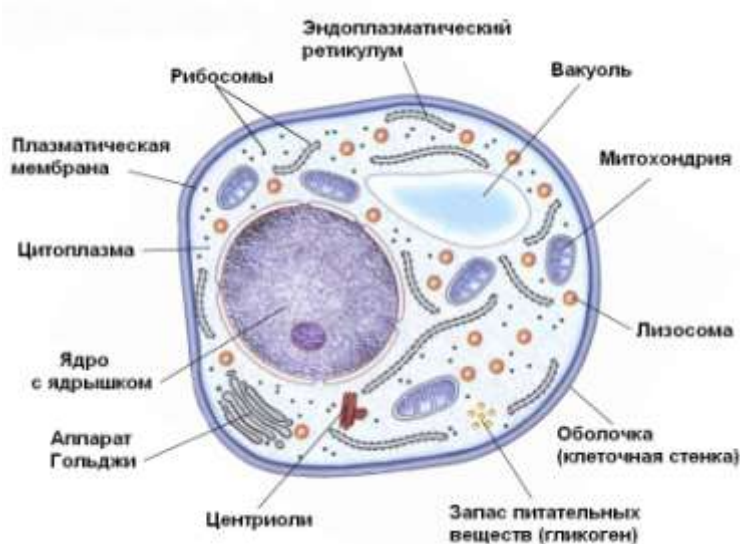


Рис. 3.5. Строение клетки гриба

Животные клетки (рис. 3.7) не имеют клеточной стенки, не содержат пластид и центральной вакуоли, для клеточного центра характерна центриоль. Запасным углеводом является гликоген.

В зависимости от количества клеток, из которых состоят организмы, их делят на одноклеточные и многоклеточные.

Одноклеточные организмы состоят из одной-единственной клетки, выполняющей функции целостного организма. Одноклеточными являются все прокариоты, а также простейшие, некоторые зеленые водоросли и грибы.

Тело *многоклеточных организмов* состоит из множества клеток, объединенных в ткани, органы и системы органов. Клетки многоклеточного организма специализированы для выполнения определенной

функции и могут существовать вне организма лишь в микросреде, близкой к физиологической (например, в условиях культуры тканей).

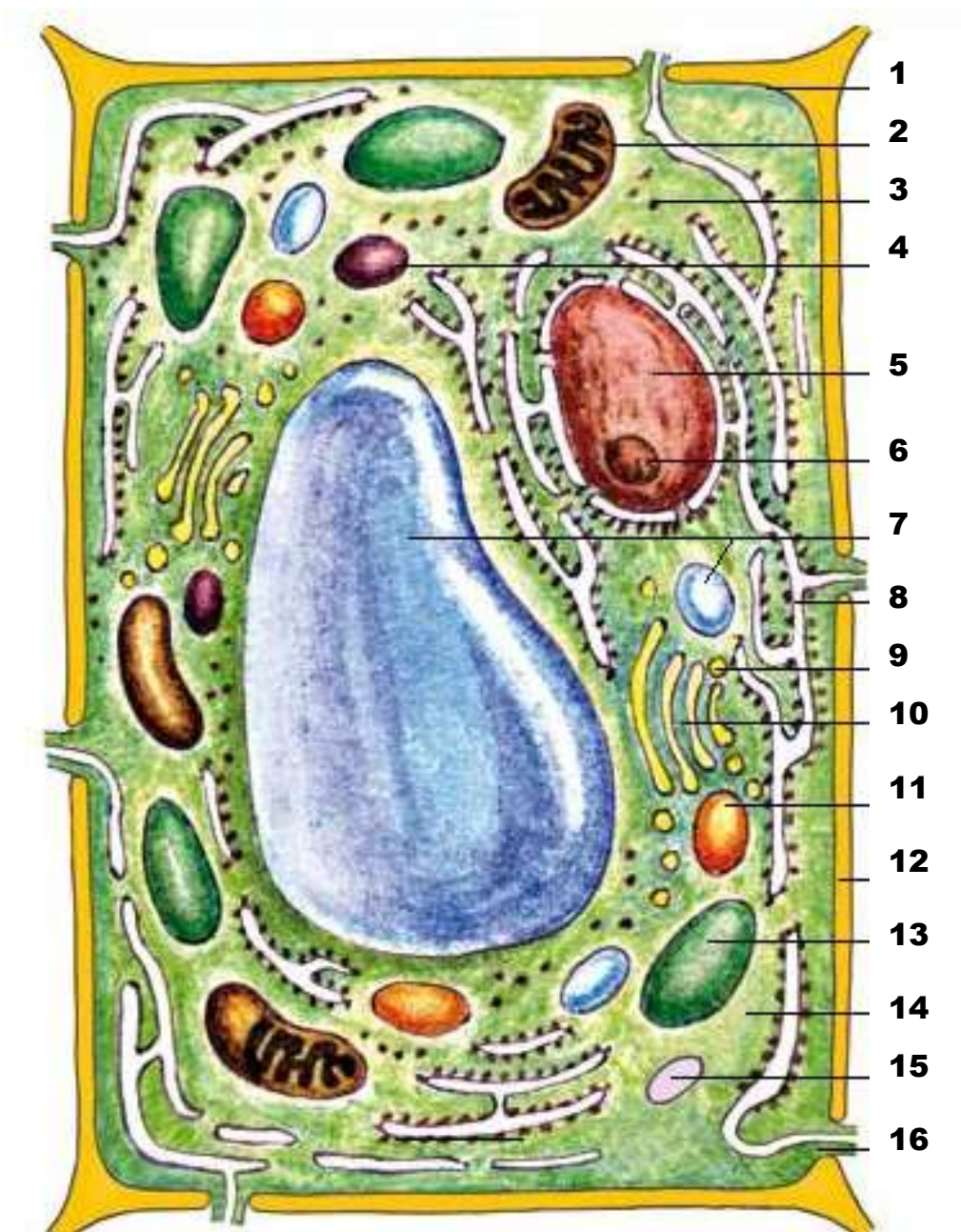


Рис. 3.6. Строение растительной клетки:

- 1 – плазмалемма; 2 – митохондрия; 3 – рибосома; 4 – включение; 5 – ядро;
6 – ядрышко; 7 – вакуоль; 8 – эндоплазматическая сеть; 9 – лизосома;
10 – комплекс Гольджи; 11 – хромопласт; 12 – клеточная стенка;
13 – хлоропласт; 14 – цитозоль; 15 – лейкопласт; 16 – плазмодесма*

Клетки в составе многоклеточного организма различаются по размерам, форме, структуре и выполняемым функциям. Несмотря на индивидуальные особенности, все клетки построены по единому плану и имеют много общего.

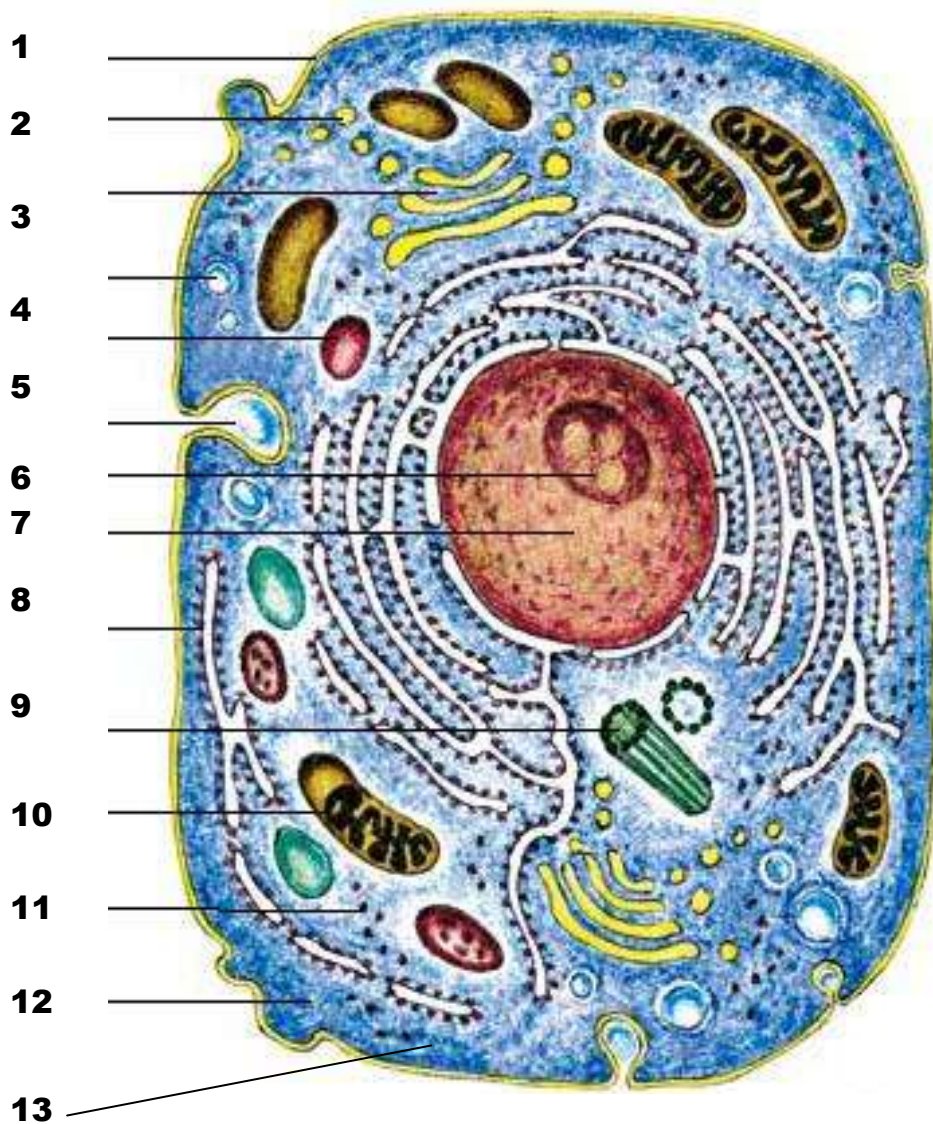


Рис. 3.7. Строение животной клетки:

*1 – плазмалемма; 2 – лизосома; 3 – комплекс Гольджи; 4 – вакуоль;
5 – включение; 6 – пиноцитозный пузырек; 7 – ядрышко; 8 – ядро;
9 – эндоплазматическая сеть; 10 – центриоль; 11 – митохондрия;
12 – рибосома; 13 – цитозоль*

3.3. Строение эукариотической клетки

Все клетки состоят из трех основных частей:

- 1) *клеточной оболочки* (ограничивает клетку от окружающей среды);
- 2) *цитоплазмы* (составляет внутреннее содержимое клетки);
- 3) *ядра* (у прокариот – нуклеоид) – содержит генетический материал клетки.

3.3.1. Клеточная оболочка

Строение клеточной оболочки. Основу клеточной оболочки составляет *плазматическая мембрана (наружная клеточная мембрана, плазмолемма)* – биологическая мембрана, ограничивающая внутреннее содержимое клетки от внешней среды.

Все биологические мембраны имеют общие структурные особенности и свойства. В настоящее время общепринята *жидкостно-мозаичная модель строения мембраны*. Все биологические мембраны представляют собой двойной слой липидов, гидрофобные концы которых обращены внутрь, а гидрофильные головки – наружу (рис. 3.8).

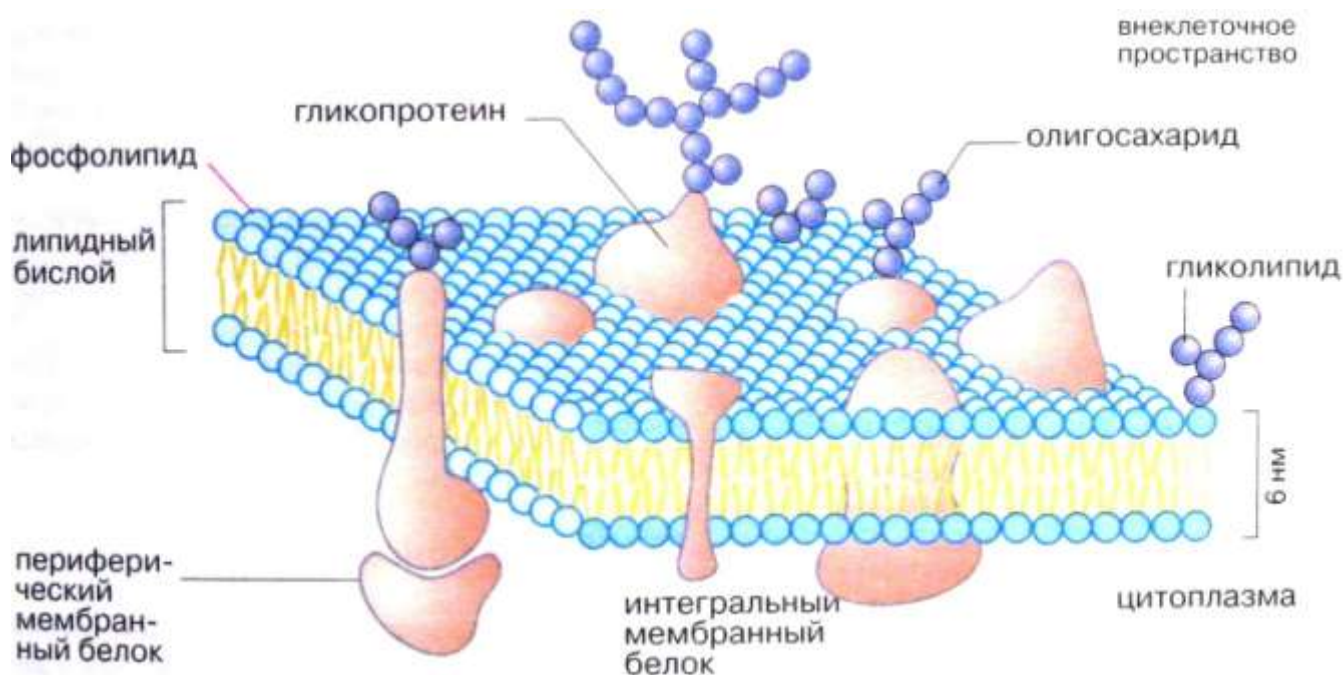


Рис. 3.8. Схема строения цитоплазматической мембраны

Кроме липидов в состав мембраны входят белки: периферические, погруженные (полуинтегральные) и пронизывающие (интегральные). Периферические белки прилегают к билипидному слою с внутренней или внешней стороны, полуинтегральные – частично встроены в мембрану, интегральные – проходят через всю толщину мембраны. Белки способны перемещаться в плоскости мембраны.

Мембранные белки выполняют различные функции: транспорт различных молекул; получение и преобразование сигналов из окружающей среды; поддержание структуры мембран. Наиболее важное свойство мембран – *избирательная проницаемость*.

Плазматические мембраны животных клеток имеют снаружи слой *гликокаликса*, состоящий из гликопротеинов и гликолипидов и

выполняющий сигнальную и рецепторную функции. Он играет важную роль в объединении клеток в ткани.

Плазматические мембраны растительных клеток покрыты *клеточной стенкой* из целлюлозы. Поры в стенке позволяют пропускать воду и небольшие молекулы, а жесткость обеспечивает клетке механическую опору и защиту.

Функции клеточной оболочки. Клеточная оболочка выполняет следующие функции: определяет и поддерживает форму клетки; защищает клетку от механических воздействий и проникновения повреждающих биологических агентов; ограничивает внутреннее содержимое клетки; регулирует обмен веществ между клеткой и окружающей средой, обеспечивая постоянство внутриклеточного состава; осуществляет узнавание многих молекулярных сигналов (например, гормонов), участвует в формировании межклеточных контактов и различного рода специфических выпячиваний цитоплазмы (ресничек, жгутиков).

Механизмы проникновения веществ в клетку. Между клеткой и окружающей средой постоянно происходит обмен веществ. Ионы и небольшие молекулы транспортируются через мембрану путем пассивного или активного транспорта, макромолекулы и крупные частицы – путем эндо- и экзоцитоза.

Пассивный транспорт – перемещение веществ по градиенту концентрации; осуществляется без затрат энергии путем простой диффузии, осмоса или облегченной диффузии с помощью белков-переносчиков (рис. 3.9).

Диффузия – транспорт ионов и молекул через мембрану из области с высокой в область с низкой их концентрацией, т.е. по градиенту концентрации. Диффузия может быть простой и облегченной. Если вещества хорошо растворимы в жирах, то они проникают в клетку путем простой диффузии. Например, кислород, потребляемый клетками при дыхании, и углекислый газ в растворе быстро диффундируют через мембраны. Вода способна проходить также через мембранные поры, образованные белками, и переносить молекулы и ионы растворенных в ней веществ.

Осмоз – диффузия воды через полупроницаемую мембрану из области с меньшей концентрацией солей в область с более высокой их концентрацией. Возникающее давление на полупроницаемую мембрану называют *осмотическим*. Клетки содержат растворы солей и других веществ, что создает определенное осмотическое давление. Живые клетки способны регулировать его, изменяя концентрацию

веществ. Например, амёбы имеют сократительные вакуоли для регуляции осмоса. В организме человека осмотическое давление регулируется системой органов выделения.

Облегченная диффузия – транспорт веществ в клетку через ионные каналы, образованные в мембране белками с помощью белков-переносчиков, также находящихся в мембране. Таким образом попадают в клетку нерастворимые в жирах и не проходящие через поры вещества. Например, путем облегченной диффузии глюкоза поступает в эритроциты.

Активный транспорт – перенос веществ белками-переносчиками против градиента концентрации с затратами энергии. Например, транспорт аминокислот, глюкозы, ионов натрия, калия, кальция и др. (рис. 3.9).

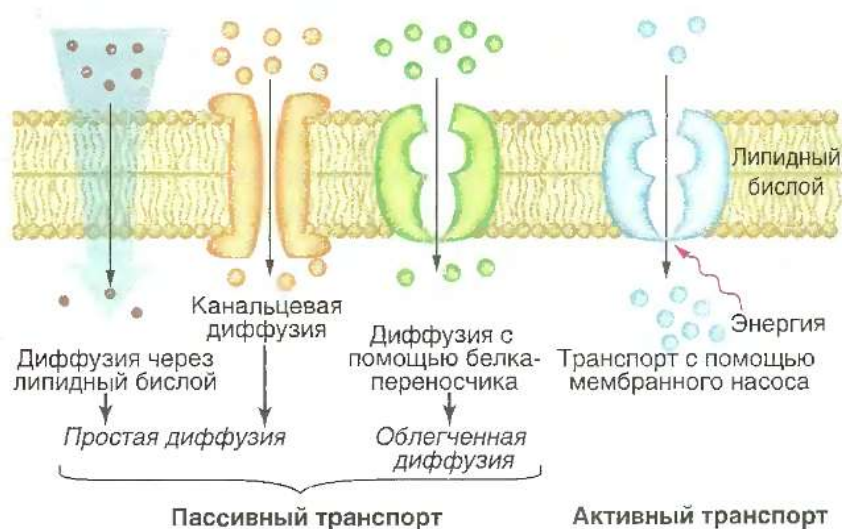


Рис. 3.9. Схема транспорта веществ через цитоплазматическую мембрану

Экзоцитоз – клеточный процесс, при котором внутриклеточные везикулы (мембранные пузырьки) сливаются с внешней мембраной (рис. 3.10). При экзоцитозе содержимое секреторных везикул выделяется наружу, а их мембрана сливается с клеточной мембраной. Практически все макромолекулярные соединения выделяются из клетки этим способом.

Эндоцитоз – поглощение веществ (путем окружения) выростами плазматической мембраны с образованием окруженных мембраной пузырьков (рис. 3.10). Поглощение и выделение твердых и крупных частиц получило названия *фагоцитоз* и *обратный фагоцитоз*, жидких или растворенных частичек – *пиноцитоз* и *обратный пиноцитоз*, соответственно.

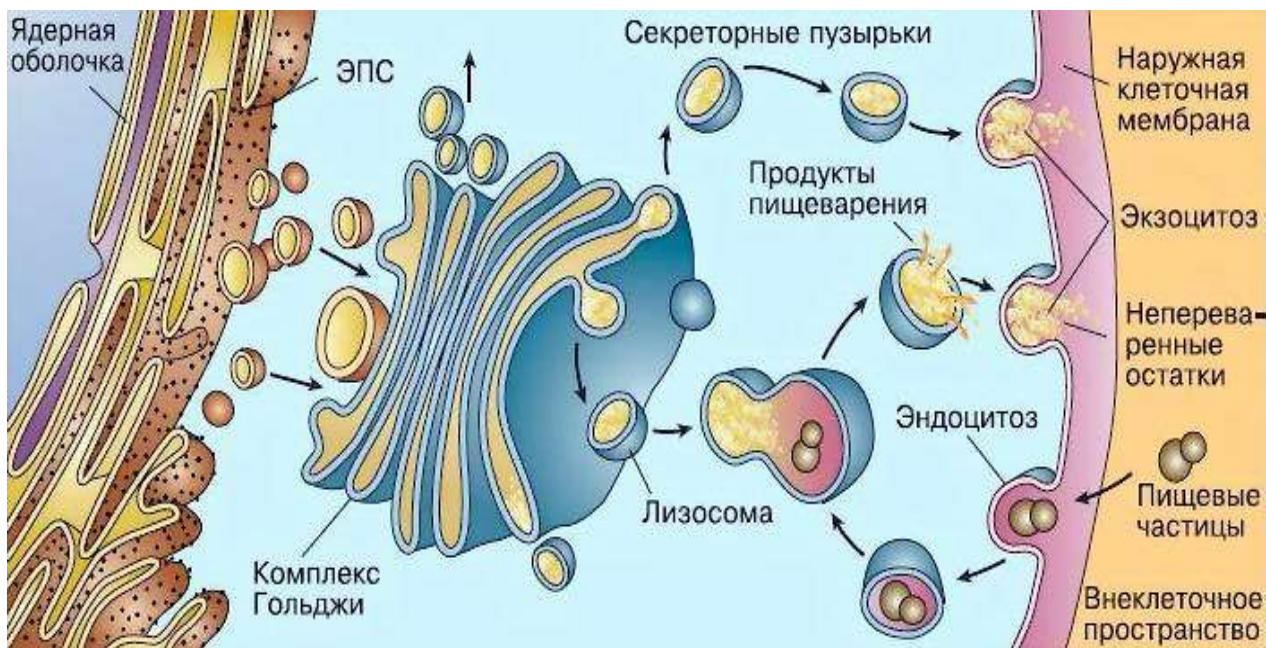


Рис. 3.10. Схема поступления веществ в клетку и выведения из нее

3.3.2. Цитоплазма

Цитоплазма – обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром; подразделяется на *гиалоплазму* (основное вещество цитоплазмы), *органойды* (постоянные и обязательные компоненты большинства клеток, имеющие определенную структуру и выполняющие жизненно важные функции) и *включения* (непостоянные структуры цитоплазмы в виде гранул (крахмал, гликоген, белки) и капель (жиры)).

Химический состав цитоплазмы: основу составляет вода (60-90% всей массы цитоплазмы), различные органические и неорганические соединения. Цитоплазма имеет щелочную реакцию. Характерная особенность цитоплазмы эукариотической клетки – постоянное движение (*циклоз*). Оно обнаруживается прежде всего по перемещению органойдов клетки, например, хлоропластов. Если движение цитоплазмы прекращается, клетка погибает, так как, только находясь в постоянном движении, она может выполнять свои функции.

Гиалоплазма (цитозоль) представляет собой бесцветный, слизистый, густой и прозрачный коллоидный раствор. Именно в ней протекают все процессы обмена веществ, она обеспечивает взаимосвязь ядра и всех органойдов. В зависимости от преобладания в гиалоплазме жидкой части или крупных молекул, различают две формы гиалоплазмы: *золь* – более жидкая гиалоплазма и *гель* – более густая гиало-

плазма. Между ними возможны взаимопереходы: гель превращается в золь и наоборот.

Функции цитоплазмы: 1) объединение всех компонентов клетки в единую систему; 2) среда для прохождения многих биохимических и физиологических процессов; 3) среда для существования и функционирования органоидов.

Органоиды бывают мембранными (одномембранными и двумембранными) и немембранными.

Одномембранные органоиды клетки. К ним относят эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, образующие *единую мембранную систему* клетки.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или эндоплазматический ретикулум (ЭПР), – одномембранный органоид. Представляет собой систему мембран, формирующих «цистерны» и каналы, соединенных друг с другом и ограничивающих единое внутреннее пространство – полости ЭПС (рис. 3.11). Мембраны, с одной стороны, связаны с цитоплазматической мембраной, с другой – с наружной ядерной мембраной. Существует два вида ЭПС: 1) *шероховатая (гранулярная)*, содержащая на своей поверхности рибосомы; 2) *гладкая (агранулярная)*, мембраны которой рибосом не несут.

Функции: 1) транспорт веществ из одной части клетки в другую; 2) разделение цитоплазмы клетки на компартменты («отсеки»); 3) синтез углеводов и липидов (гладкая ЭПС); 4) синтез белка (шероховатая ЭПС); 5) место образования аппарата Гольджи.

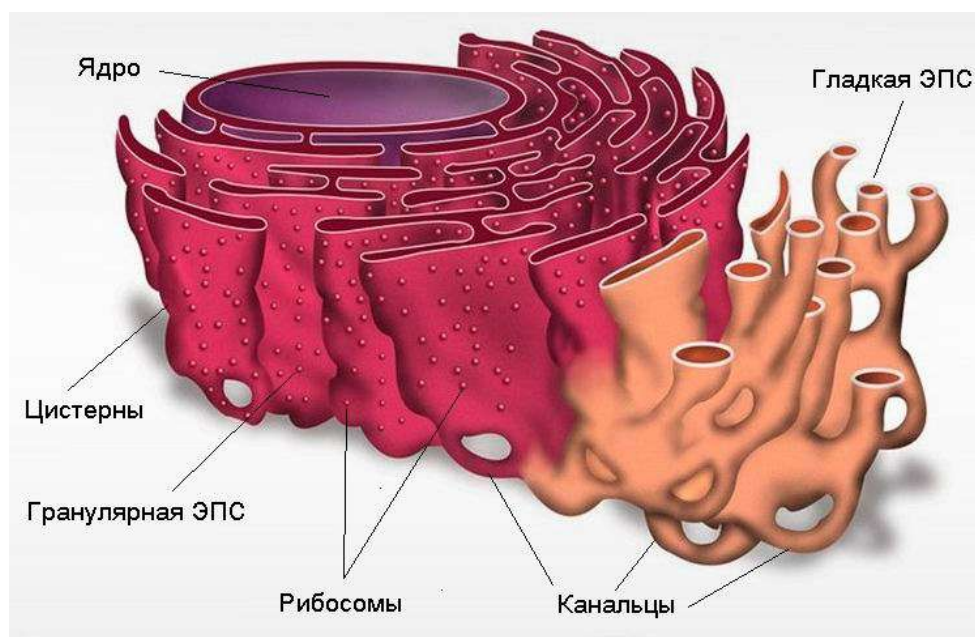


Рис. 3.11. Строение эндоплазматической сети (ретикулума)

Аппарат Гольджи, или комплекс Гольджи, – одномембранный органоид. Представляет собой стопки уплощенных «цистерн» с расширенными краями (рис. 3.12). С ними связана система мелких одномембранных пузырьков (пузырьки Гольджи). Каждая стопка обычно состоит из 4-6 «цистерн», 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).

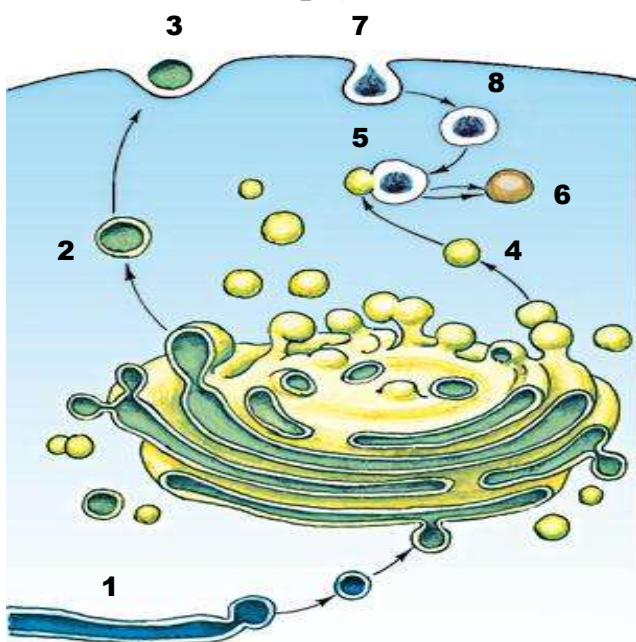


Рис. 3.12. Аппарат Гольджи:

(показана последовательность взаимопревращения мембранных структур): 1 – промежуточная ЭПС; 2 – секрет; 3 – экзоцитоз; 4 – лизосома; 5 – слияние; 6 – переваривание; 7 – эндоцитоз; 8 – эндосома

Функции аппарата Гольджи: 1) накопление белков, липидов, углеводов; 2) модификация поступивших органических веществ; 3) «упаковка» в мембранные пузырьки белков, липидов, углеводов; 4) секреция белков, липидов, углеводов; 5) синтез углеводов и липидов; 6) место образования лизосом. Секреторная функция является важнейшей, поэтому аппарат Гольджи хорошо развит в секреторных клетках.

Лизосомы – одномембранные органоиды. Представляют собой мелкие пузырьки (диаметр от 0,2 до 0,8 мкм), содержащие набор гидролитических ферментов. Ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС, перемещаются в аппарат Гольджи, где происходят их модификация и упаковка в мембранные пузырьки, которые после отделения от аппарата Гольджи становятся собственно лизосомами. Лизосома может содержать от 20 до 60 различных видов гидролитических ферментов. Расщепление веществ с помощью ферментов называют *лизисом*.

Различают: 1) *первичные лизосомы*; 2) *вторичные лизосомы*. Первичными называются лизосомы, отшнуровавшиеся от аппарата Гольджи. Первичные лизосомы являются фактором, обеспечивающим экзоцитоз ферментов из клетки.

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 капсула 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 удаляются из клетки.

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: 1) внутриклеточное переваривание органических веществ; 2) уничтожение ненужных клеточных и неклеточных структур; 3) участие в процессах реорганизации клеток.

Вакуоли – одномембранные органоиды, представляют собой «емкости», заполненные водными растворами органических и неорганических веществ. 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 про-

дукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы).

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 вакуоли: 1) накопление и хранение воды; 2) регуляция водно-солевого обмена; 3) поддержание тургорного давления; 4) накопление водорастворимых метаболитов, запасных питательных веществ.

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

Пероксисомы – мембранные пузырьки, содержащие набор ферментов. Ферменты пероксисом (каталаза и др.) нейтрализуют токсичную перекись водорода (H_2O_2), образуящуюся как промежуточный продукт при биохимических реакциях, катализируя ее распад на воду и кислород. Пероксисомы также участвуют в метаболизме липидов.

Двумембранные органоиды клетки. В клетках эукариот имеются органоиды, изолированные от цитоплазмы двумя мембранами, – это митохондрии и пластиды. Они имеют собственную кольцевую молекулу ДНК, рибосомы мелкого размера и способны делиться. Это послужило основой появления *симбиотической теории возникновения эукариот*. Согласно этой теории в прошлом митохондрии и пластиды являлись самостоятельными прокариотами, перешедшими позднее к эндосимбиозу с другими клеточными организмами.

Митохондрии – двумембранные органоиды, присутствующие во всех эукариотических клетках. Форма, размеры и количество митохондрий чрезвычайно варьируют. По форме митохондрии могут быть палочковидными, округлыми, спиральными, чашевидными, разветвленными. Длина митохондрий колеблется в пределах от 1,5 до 10 мкм, диаметр – от 0,25 до 1,00 мкм. Количество митохондрий в клетке может достигать нескольких тысяч и зависит от метаболической активности клетки.

Митохондрия ограничена двумя мембранами (рис. 3.13). Наружная мембрана митохондрий – гладкая, внутренняя образует многочисленные складки – *кристы*. Кристы увеличивают площадь поверхности внутренней мембраны, на которой размещаются мульти-

ферментные системы, участвующие в процессах синтеза молекул АТФ. Внутреннее пространство митохондрий заполнено матриксом. В матриксе содержатся кольцевая ДНК, специфические иРНК, рибосомы прокариотического типа (70S-типа), ферменты цикла Кребса.

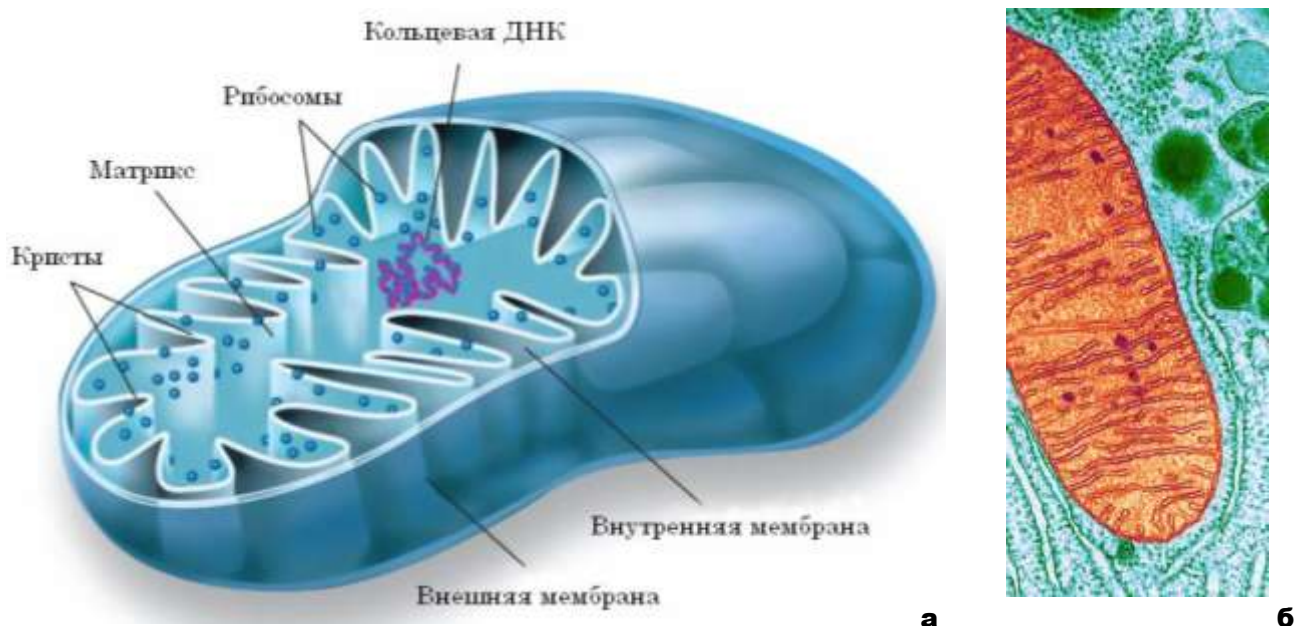


Рис. 3.13. Строение митохондрии:

а – трехмерная схема; б – микрофотография

Митохондриальная ДНК не связана с белками («голая»), прикреплена к внутренней мембране митохондрии и несет информацию о строении примерно 30 белков. Для построения митохондрии требуется гораздо больше белков, поэтому информация о большинстве митохондриальных белков содержится в ядерной ДНК, и эти белки синтезируются в цитоплазме клетки. Митохондрии способны автономно размножаться путем деления надвое. Между наружной и внутренней мембранами находится *протонный резервуар*, где происходит накопление H^+ .

Функции митохондрий: 1) синтез АТФ; 2) кислородное расщепление органических веществ.

Согласно одной из гипотез (теория симбиогенеза) митохондрии произошли от древних свободноживущих аэробных прокариотических организмов, которые, случайно проникнув в клетку-хозяина, затем образовали с ней взаимовыгодный симбиотический комплекс. В пользу этой гипотезы свидетельствуют следующие данные. Во-первых, митохондриальная ДНК имеет такие же особенности строения, как и ДНК современных бактерий (замкнута в кольцо, не связана

с белками). Во-вторых, митохондриальные рибосомы и рибосомы бактерий относятся к одному типу – 70S-типу. В-третьих, механизм деления митохондрий сходен с таковым у бактерий. В-четвертых, синтез митохондриальных и бактериальных белков подавляется одинаковыми антибиотиками.

Пластиды характерны только для растительных клеток. Различают **три основных типа пластид**: *лейкопласты* – бесцветные пластиды в клетках неокрашенных частей растений; *хромопласты* – окрашенные пластиды обычно желтого, красного и оранжевого цвета; *хлоропласты* – зеленые пластиды.

Хлоропласты. В клетках высших растений хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы (рис. 3.14). Длина хлоропластов колеблется в пределах от 5 до 10 мкм, диаметр – от 2 до 4 мкм. Хлоропласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана – гладкая, внутренняя имеет сложную складчатую структуру. Наименьшая складка называется *тилакоидом*. Группа тилакоидов, сложенных наподобие стопки монет, называется *граной*. В хлоропласте содержится в среднем 40-60 гран, расположенных в шахматном порядке. Граны связываются друг с другом уплощенными каналами-*ламеллами*.

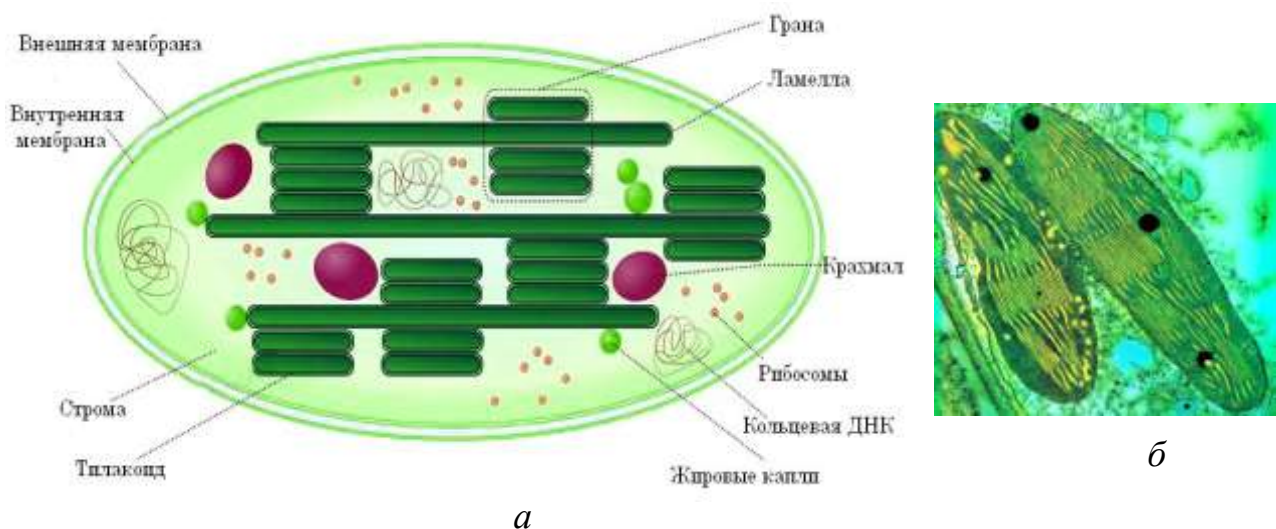


Рис. 3.14. Строение хлоропласта:

а – схема строения; *б* – микрофотография

В мембраны тилакоидов встроены фотосинтетические пигменты и ферменты, обеспечивающие синтез АТФ. Главным фотосинтетическим пигментом является хлорофилл, который и обуславливает зеленый цвет хлоропластов. Внутреннее пространство хлоропластов за-

полнено *стромой*. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты цикла Кальвина, зерна крахмала. Внутри каждого тилакоида находится протонный резервуар, происходит накопление H^+ . Хлоропласты, как и митохондрии, способны к автономному размножению путем деления надвое. Они содержатся в клетках зеленых частей высших растений, особенно много хлоропластов в листьях и зеленых плодах. Хлоропласты низших растений называют хроматофорами.

Функция хлоропластов: фотосинтез. Полагают, что хлоропласты произошли от древних эндосимбиотических цианобактерий (теория симбиогенеза). Основанием для такого предположения является сходство хлоропластов и современных бактерий по ряду признаков (кольцевая, «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, способ размножения).

Лейкопласты. Форма варьирует (шаровидные, округлые, чашевидные и др.). Лейкопласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана – гладкая, внутренняя образует малочисленные тилакоиды. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты синтеза и гидролиза запасных питательных веществ. Пигменты отсутствуют. Особенно много лейкопластов имеют клетки подземных органов растения (корни, клубни, корневища и др.). *Функции лейкопластов:* синтез, накопление и хранение запасных питательных веществ. *Амилопласты* – лейкопласты, которые синтезируют и накапливают крахмал, *элайоласты* – масла, *протеиноласты* – белки. В одном и том же лейкопласте могут накапливаться разные вещества.

Хромопласты. Ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана – гладкая, внутренняя – тоже гладкая или образует единичные тилакоиды. В строме имеются кольцевая ДНК и пигменты – каротиноиды, придающие хромопластам желтую, красную или оранжевую окраску. Форма накопления пигментов – различная: могут быть в виде кристаллов или растворяться в липидных каплях и др. Содержатся в клетках зрелых плодов, лепестков, осенних листьев, редко – корнеплодов. Хромопласты считаются конечной стадией развития пластид.

Функция хромопластов – окрашивание цветов и плодов и тем самым привлечение опылителей и распространителей семян.

Все виды пластид могут образовываться из пропластид. *Пропластиды* – мелкие органоиды, содержащиеся в меристематических тканях. Поскольку пластиды имеют общее происхождение, между ними возможны взаимопревращения. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение клубней картофеля на свету), хлоропласты –

в хромопласты (пожелтение листьев и покраснение плодов). Превращение хромопластов в лейкопласты или хлоропласты считается невозможным.

Немембранные органоиды. К ним относят рибосомы, микротрубочки, микрофиламенты, клеточный центр.

Рибосомы – мелкие органоиды, диаметр – примерно 20 нм. Рибосомы состоят из двух субъединиц – большой и малой (рис. 3.15). Химический состав рибосом – белки и рРНК. Молекулы рРНК составляют 50-63% массы рибосомы и образуют ее структурный каркас. Различают два типа рибосом: 1) эукариотические (с константами седиментации целой рибосомы – 80S, малой субъединицы – 40S, большой – 60S); 2) прокариотические (соответственно 70S, 30S, 50S).

В составе рибосом эукариотического типа 4 молекулы рРНК и около 100 молекул белка, прокариотического типа – 3 молекулы рРНК и около 55 молекул белка. Во время биосинтеза белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы – *полирибосомы* (*полисомы*). В таких комплексах они связаны друг с другом одной молекулой иРНК. Прокариотические клетки имеют рибосомы только 70S-типа. Эукариотические клетки имеют рибосомы как 80S-типа (шероховатые мембраны ЭПС, цитоплазма), так и 70S-типа (митохондрии, хлоропласты).

Субъединицы рибосомы эукариот образуются в ядрышке. Объединение субъединиц в целую рибосому происходит в цитоплазме, как правило, во время биосинтеза белка.

Функция рибосом: сборка полипептидной цепочки (синтез белка).

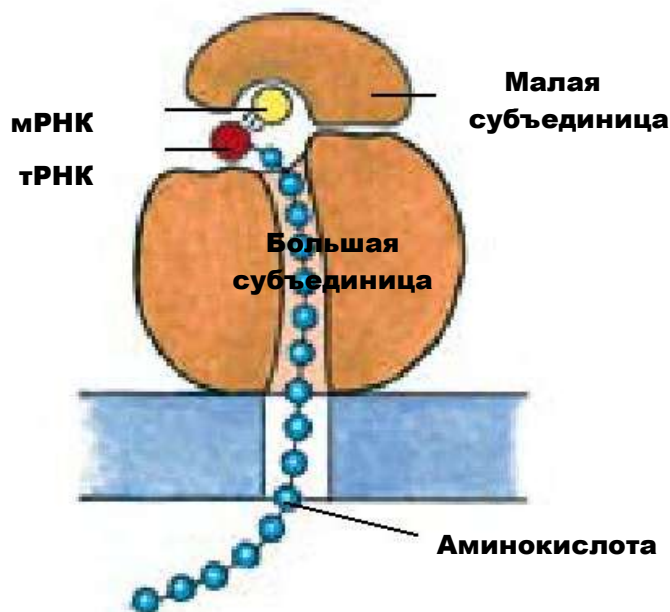


Рис. 3.15. Рибосома на мембране ЭПС

Микротрубочки и микрофиламенты – нитевидные структуры, состоящие из сократительных белков и обуславливающие двигательные функции клетки. Микротрубочки имеют вид длинных полых цилиндров, стенки которых состоят из белков-тубулинов. Микрофиламенты – еще более тонкие, длинные, нитевидные структуры, состоящие из белков актина и миозина. Микротрубочки и микрофиламенты пронизывают всю цитоплазму клетки, формируя ее *цитоскелет*, обуславливают *циклоз* (ток цитоплазмы), внутриклеточные перемещения органоидов, образуют веретено деления и т.д. Определенным образом организованные микротрубочки формируют центриоли клеточного центра, базальные тельца, реснички, жгутики.

Клеточный центр включает в себя две центриоли и centrosферу (рис. 3.16). *Центриоль* представляет собой цилиндр, стенка которого образована девятью группами из трех слившихся микротрубочек (9 триплетов), соединенных между собой через определенные интервалы поперечными сшивками. Центриоли объединены в пары, где они расположены под прямым углом друг к другу. Перед делением клетки центриоли расходятся к противоположным полюсам, и возле каждой из них возникает дочерняя центриоль. Они формируют веретено деления, способствующее равномерному распределению генетического материала между дочерними клетками. В клетках высших растений (голосеменные, покрытосеменные) клеточный центр не имеет центриолей. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы, они возникают в результате дупликации уже имеющихся центриолей.

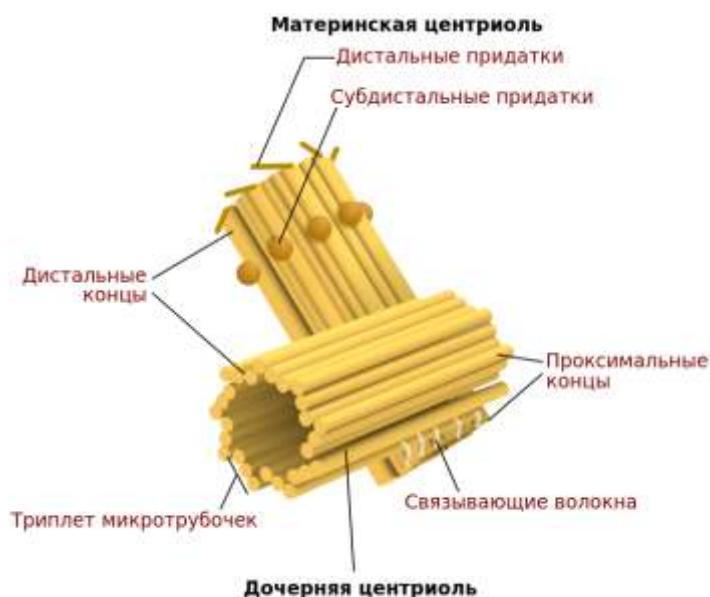


Рис. 3.16. Клеточный центр

Функции: 1) обеспечение расхождения хромосом к полюсам клетки во время митоза или мейоза; 2) центр организации цитоскелета.

Органоиды движения. Присутствуют не во всех клетках. К органоидам движения относятся *реснички* (инфузории, эпителий дыхательных путей), *жгутики* (жгутиконосцы, сперматозоиды), *ложноножки* (корненожки, лейкоциты), *миофибриллы* (мышечные клетки) и др.

Жгутики и реснички – органоиды нитевидной формы, представляющие собой своеобразные выросты цитоплазмы клетки, покрытые плазматической мембраной (рис. 3.17). В основании ресничек и жгутиков лежат базальные тельца, служащие им опорой.

Базальное тельце представляет собой цилиндр, образованный девятью триплетами микротрубочек. Базальные тельца способны восстанавливать реснички и жгутики после их потери. Остов реснички и жгутика также представляет собой цилиндр, по периметру которого располагается девять парных микротрубочек, а в центре – две одиночные. Длина жгутика достигает 150 мкм, реснички – в несколько раз короче.

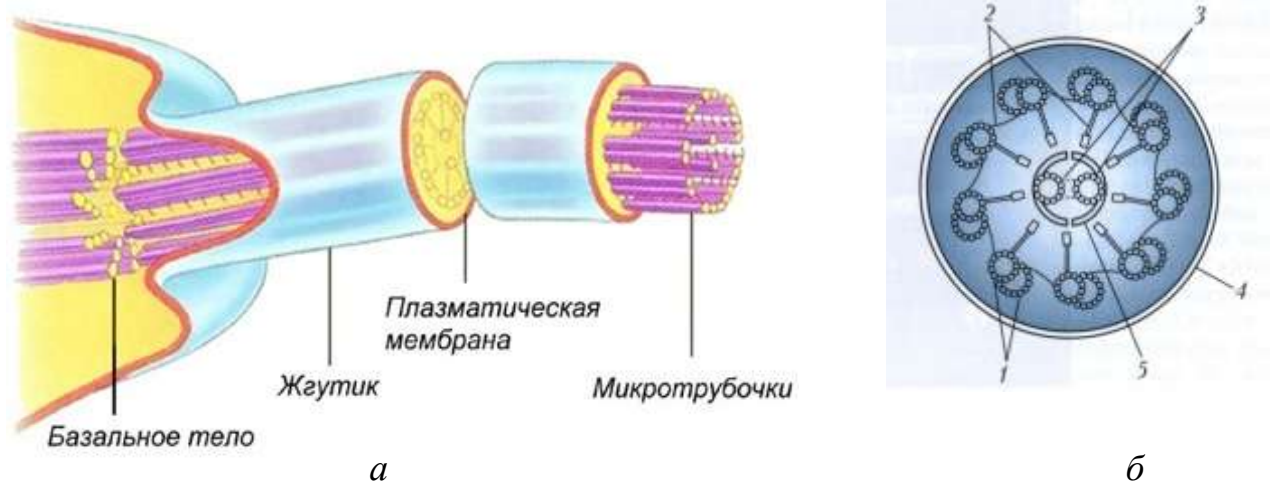


Рис. 3.17. Строение жгутиков и ресничек:

а – вид сбоку; *б* – схема поперечного сечения жгутика эукариот:
1 – сдвоенные микротрубочки; 2 – белковые связки; 3 – центральная пара микротрубочек; 4 – мембрана; 5 – белковая капсула

Миофибриллы состоят из актиновых и миозиновых миофиламентов, обеспечивающих сокращение мышечных клеток.

3.3.3. Ядро

Эукариотическая клетка как правило имеет одно **ядро**, но встречаются двоядерные (инфузории) и многоядерные клетки (опалина).

Некоторые высокоспециализированные клетки вторично утрачивают ядро (эритроциты млекопитающих, ситовидные трубки покрытосеменных). Форма ядра – сферическая, эллипсоидная, реже – лопастная, бобовидная и др. Диаметр ядра – обычно от 3 до 10 мкм. В состав ядра входят ядерная оболочка, кариоплазма, ядрышки и хроматин (хромосомы) (рис. 3.18).

Ядерная оболочка образована двумя мембранами (наружной и внутренней). Между мембранами – узкая щель, заполненная полужидким веществом. В некоторых местах мембраны сливаются друг с другом, образуя *поры*, через которые происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой.

Наружная ядерная мембрана со стороны, обращенной в цитоплазму, покрыта рибосомами, придающими ей шероховатость, внутренняя мембрана – гладкая. Ядерные мембраны являются частью мембранной системы клетки: выросты наружной ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов.

Кариоплазма (ядерный сок, нуклеоплазма) – внутреннее содержимое ядра, в котором располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек. В состав ядерного сока входят различные белки (в том числе ферменты ядра), свободные нуклеотиды.

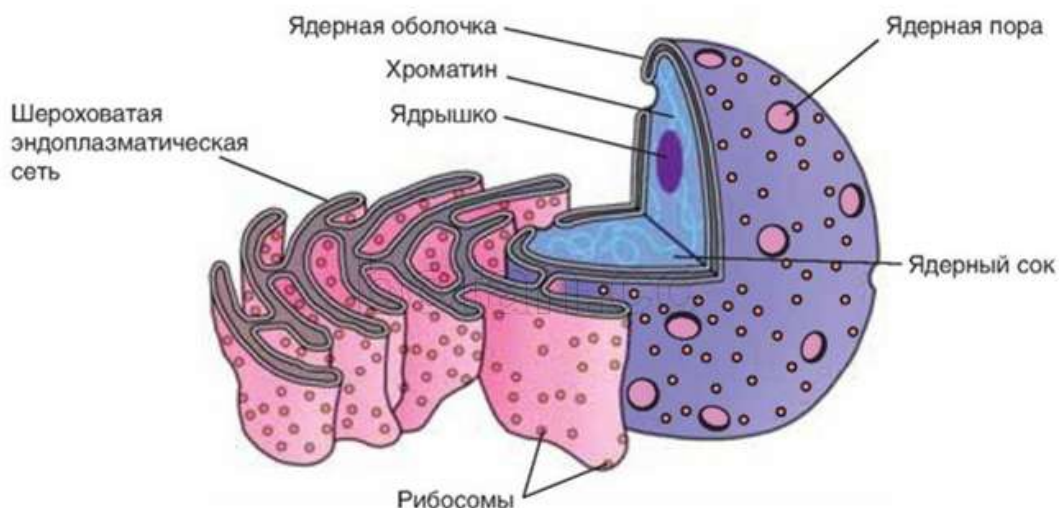


Рис. 3.18. Схема строения ядра

Ядрышко представляет собой округлое плотное тельце, погруженное в ядерный сок. Количество ядрышек зависит от функционального состояния ядра и варьирует от 1 до 7 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 *ядрышковым организатором* 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: 1) ДНК (30-45%); 2) гистоновые белки (30-50%); 3) негистоновые белки (4-33%), следовательно, 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: 1) хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления; 2) регуляция жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных белков; 3) место образования субъединиц рибосом.

Хромосомы – цитологические палочковидные структуры, 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 и хроматина: 1) ДНК (30-45%); 2) гистоновые белки (30-50%); 3) негистоновые белки (4-33%).

Основу хромосомы составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК; длина ДНК одной хромосомы может достигать нескольких сантиметров. Молекула такой длины не может располагаться в клетке в вытянутом виде, а подвергается укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или *конформацию* (рис. 3.19 а, б).

Можно выделить следующие уровни пространственной укладки ДНК и ДНП: 1) нуклеосомный (накручивание ДНК на белковые глобулы); 2) нуклеомерный; 3) хромомерный; 4) хромонемный; 5) хромосомный.

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

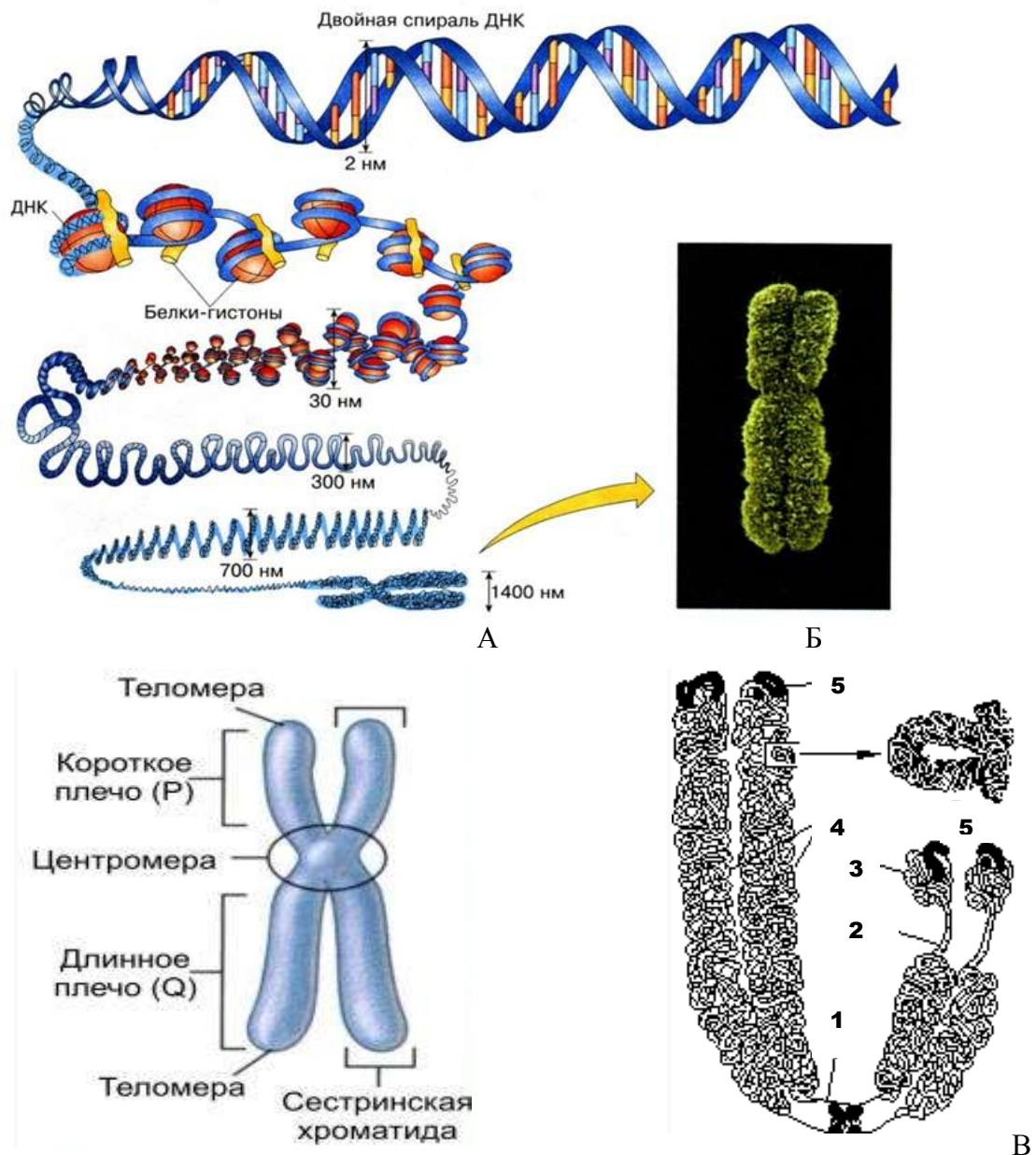


Рис. 3.19. Структура хромосомы:

А – схема упаковки ДНК в хромосомах; Б – электронная микрофотография;

В – схема строения хромосомы:

1 – центромера; 2 – вторичная перетяжка; 3 – спутник; 4 – хроматиды;
5 – теломеры

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

Хромосомы изучаются в метафазу митоза. Метафазная хромосома состоит из двух хроматид (3.19, в). Любая хромосома имеет *первичную перетяжку (центромеру)*, которая делит хромосому на плечи. Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку* и *спутник*. *Спутник* – участок короткого плеча, отделяемый вторичной перетяжкой. Хромосомы, имеющие спутник, называются спутничными. Концы хромосом называются *теломерами*.

В зависимости от места расположения центромеры различают следующие типы хромосом (рис. 3.20): *метацентрические (равноплечие)* – центромера делит хромосому на два равных плеча; *субметацентрические (неравноплечие)* – центромера делит хромосому на два неравных плеча; *acroцентрические (палочковидные)* – центромера смещена к концу плеча хромосомы; *телоцентрические* – центромера отсутствует либо расположена на конце хромосомы.

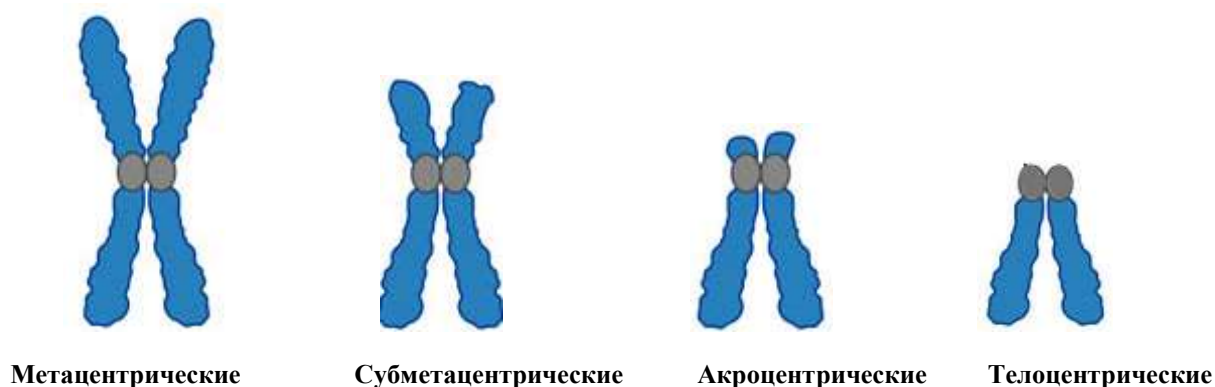


Рис. 3.20. Типы метафазных хромосом

Совокупность хромосом, содержащихся в ядре, называется **хромосомным набором**. Соматические клетки содержат *диплоидный* (двойной – $2n$) набор хромосом, половые клетки – *гаплоидный* (одинарный – n). Диплоидный набор аскариды равен 2, дрозофилы – 8, шимпанзе – 48, речного рака – 196. Число хромосом в клетке и их форма постоянны для каждого вида живых организмов (табл. 3.1, рис. 3.21).

Хромосомы диплоидного набора разбиваются на пары; хромосомы одной пары имеют одинаковое строение, размеры, набор генов и называются *гомологичными*.

Кариотип – совокупность сведений о числе, размерах и строении метафазных хромосом. Идиограмма – графическое изображение

кариотипа. У представителей разных видов кариотипы разные, одного вида – одинаковые. Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называют *аутосомами*. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называют *половыми*, или *гетерохромосомами*.

Таблица 3.1

**Число (диплоидный набор) хромосом
у некоторых видов растений и животных**

Вид животного и растения	Число хромосом	Вид животного и растения	Число хромосом
Пшеница твердая	28	Дождевой червь	36
Пшеница мягкая	42	Таракан	48
Рожь	14	Пчела	16
Кукуруза	20	Дрозофила	8
Подсолнечник	34	Кролик	44
Огурец	14	Шимпанзе	48
Яблоня	34	Человек	46

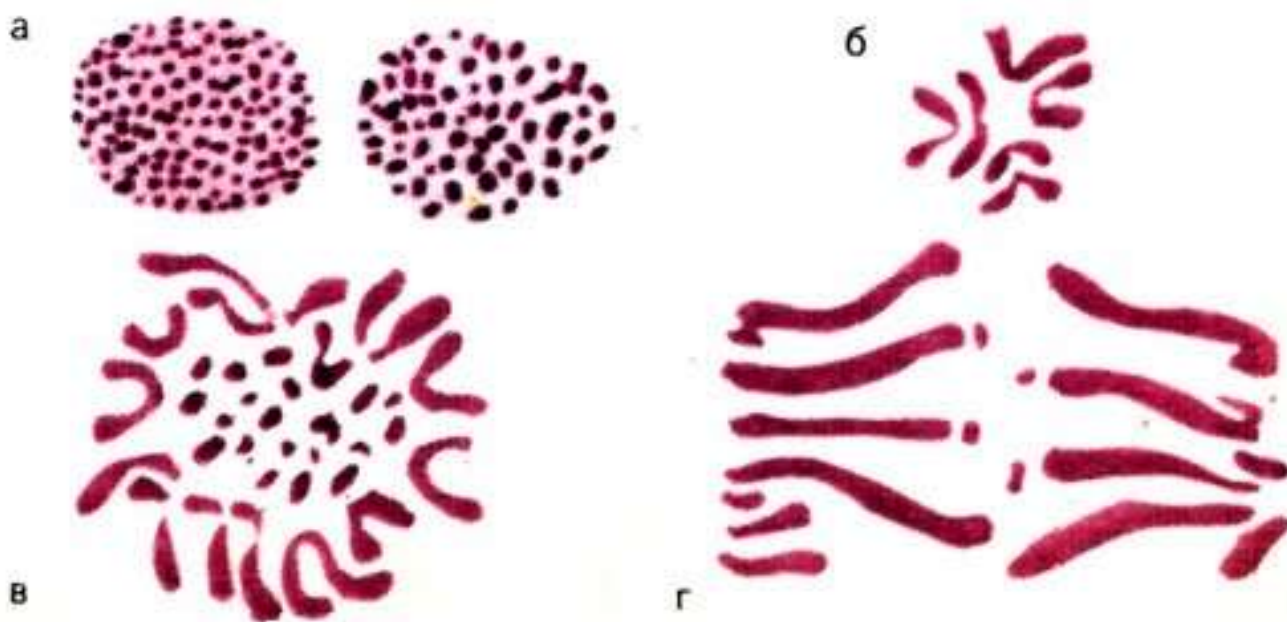


Рис. 3.21. Хромосомный набор разных организмов:

а – речной рак ($2n=196$); *б* – комар ($2n=6$); *в* – саламандра ($2n=34$);
г – алоэ (семейство лилейных)

Хромосомный набор человека ($2n = 46$, $n = 23$) содержит 22 пары аутосом и 1 пару половых хромосом (рис. 3.22). Аутосомы распределены по группам и пронумерованы (табл. 3.2.). Половые хромосомы не относятся ни к одной из групп и не имеют номера. Половые хромосомы женщины – XX, мужчины – XY. X-хромосома – средняя субметацентрическая, Y-хромосома – мелкая акроцентрическая. В области вторичных перетяжек хромосом групп D и G находятся копии генов, несущих информацию о строении рРНК, поэтому хромосомы групп D и G называются *ядрышкообразующими*.

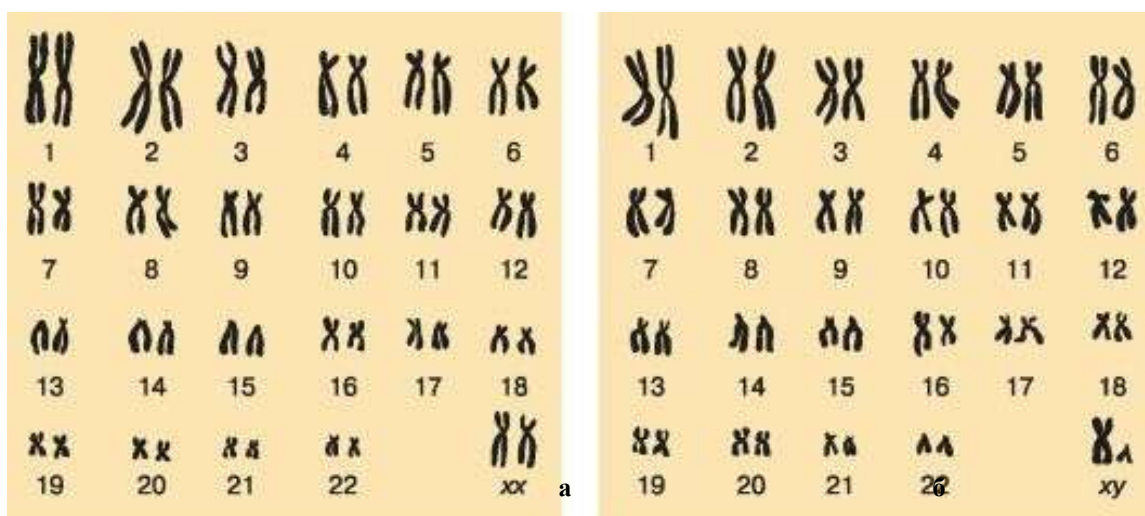


Рис. 3.22. Кариотип человека:

а – женщины; *б* – мужчины

Таблица 3.2

Группы хромосом человека

Группа	Число пар	Номер	Размер	Форма
A	3	1, 2, 3	Крупные	1, 3 – метацентрические, 2 – субметацентрические
B	2	4, 5	Крупные	Субметацентрические
C	7	6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	Средние	Субметацентрические
D	3	13, 14, 15	Средние	Акроцентрические, спутничные (вторичная перетяжка в коротком плече)
E	3	16, 17, 18	Мелкие	Субметацентрические
F	2	19, 20	Мелкие	Метацентрические
G	2	21, 22	Мелкие	Акроцентрические, спутничные (вторичная перетяжка в коротком плече)

У некоторых организмов наряду с постоянными хромосомами в ядрах обнаружены дополнительные хромосомы – так называемые **В-хромосомы**. Часто они целиком состоят из гетерохроматина. Функции их до конца не понятны.

В природе наблюдаются случаи нетипичной структуры хромосом. Поскольку такие нетипичные хромосомы имеют крупные размеры, они служат удобной моделью для изучения генома.

Хромосомы типа «ламповых щеток» представляют собой растянутый и раскрученный вариант обычных хромосом ооцитов во время длительного мейоза (рис. 3.23). Лучше всего они изучены у амфибий в связи с их особо крупными размерами. Длина таких хромосом в 30 раз превышает их длину в обычном состоянии. Хромосомы типа «ламповых щеток» получили свое название из-за наличия петель. Петли – участки хромосомной нити, выступающие из более компактного материала и являющиеся местом активной транскрипции. В конце мейоза хромосомы типа «ламповых щеток» возвращаются к обычному состоянию.

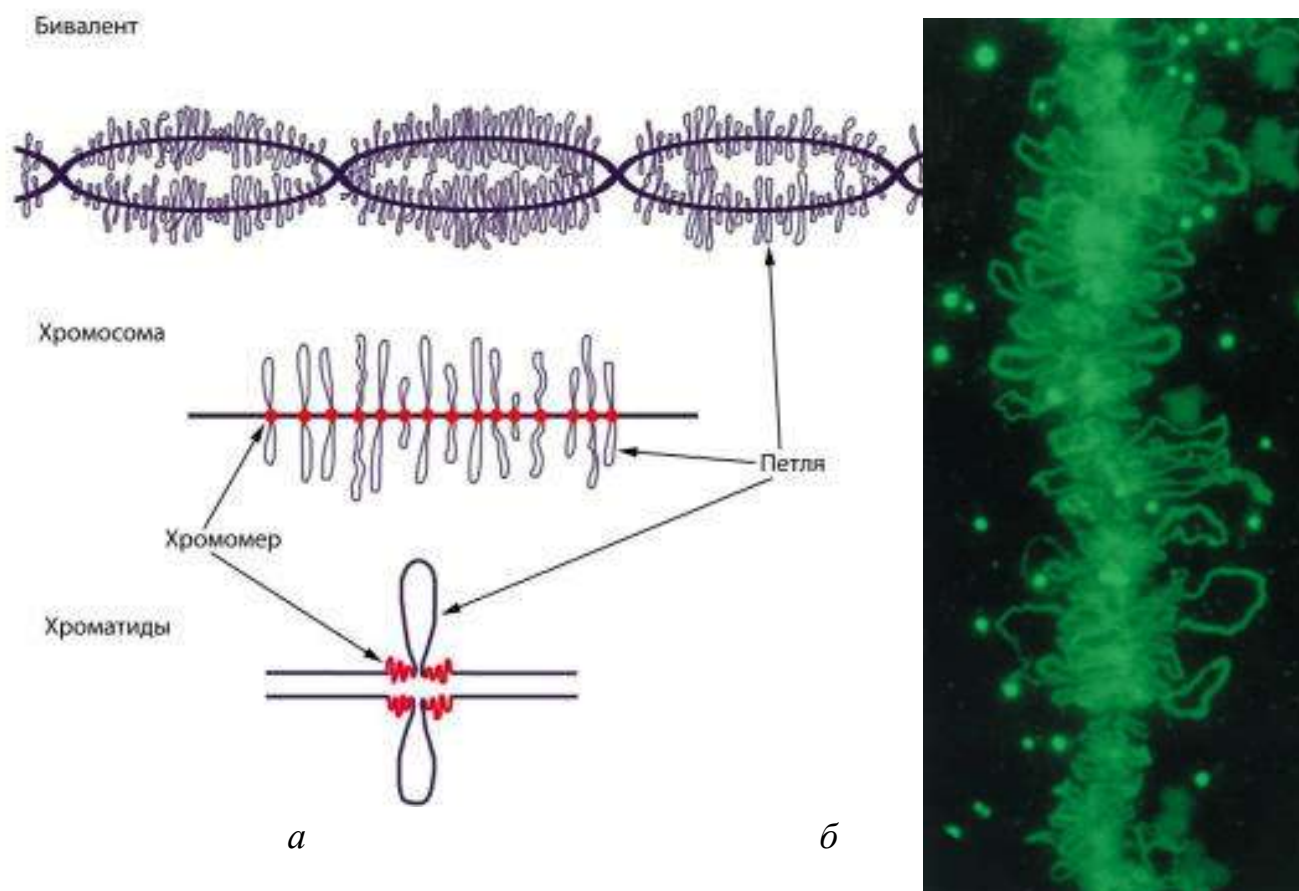


Рис. 3.23. Хромосомы типа «ламповых щеток»:

а – схема строения; б – микрофотография

Политенные хромосомы образуются в некоторых клетках в результате максимальной деспирализации и многократной репликации без последующего расхождения хромосом (рис. 3.24). Это явление называется **эндомитозом**. Перед эндомитозом гомологичные хромосомы соединяются попарно – конъюгируют. Такая конъюгация не характерна для других соматических клеток. Все политенные хромосомы кариотипа объединяются центромерами в общий хромоцентр. Лучше всего политенные хромосомы изучены у двукрылых насекомых (в том числе у классического объекта – дрозофилы), хотя встречаются и у некоторых других организмов.

Поскольку политенные хромосомы содержат более 1000 нитей, они в 1000 раз толще обычных хромосом и у них хорошо видны участки более плотной спирализации – диски. В геноме дрозофилы выявлено около 5000 дисков – все они пронумерованы и формируют цитологические карты хромосом. Каждый диск представляет собой самостоятельную функциональную единицу, содержащую от одного до нескольких генов. Во время экспрессии активные диски «вздуваются» и образуют **пуфы**, которые появляются и исчезают в определенной последовательности, в зависимости от активности генов на разной стадии онтогенеза.

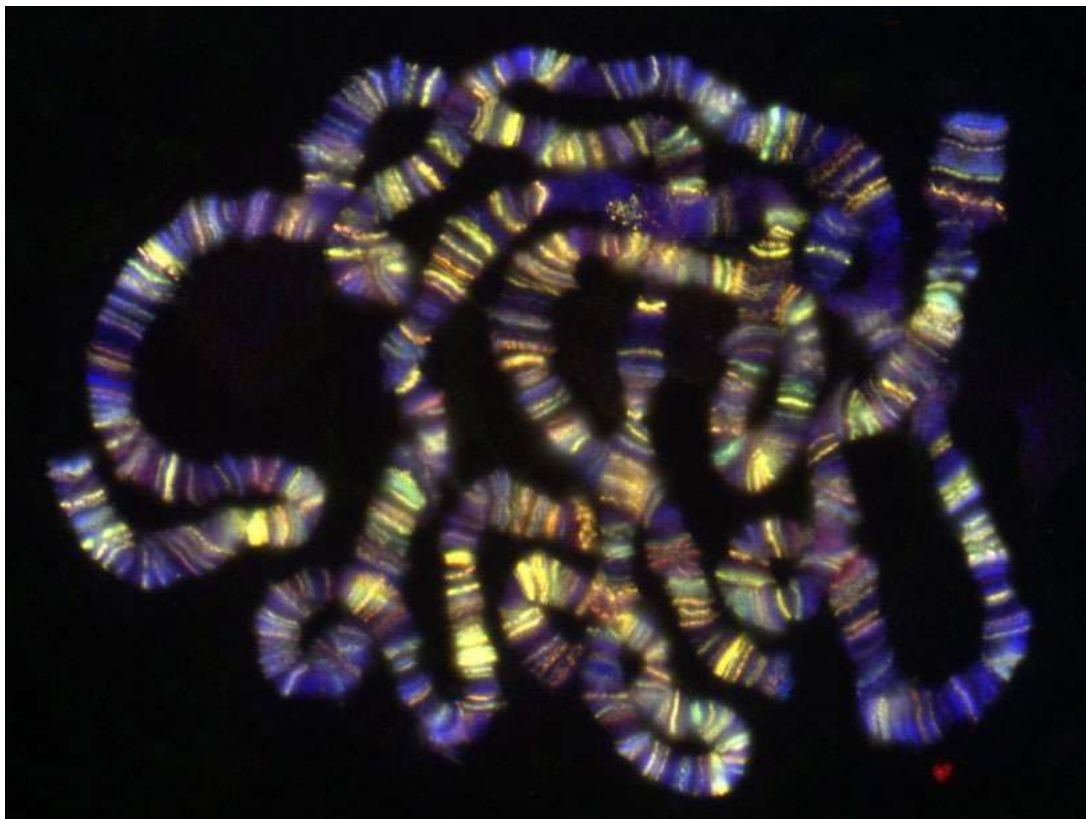


Рис. 3.24. Политенные хромосомы

Цитологический анализ хромосом этих двух типов заложил основы представлений о хромомерном принципе организации хромосом. **Хромомеры** – участки временно конденсированной неактивной ДНК. Расположение хромомеров для каждой хромосомы относительно постоянно. Хромомеры могут деконденсироваться и переходить в активное состояние, формируя петли, на которых происходит синтез РНК.

Функции хромосом: 1) хранение наследственной информации; 2) передача генетического материала от материнской клетки к дочерним.

В качестве обобщения данного материала приведены характеристика структур эукариотической клетки (табл. 3.3), различия в строении клеток прокариот и эукариот (табл. 3.4), различия животной и растительной клеток (табл. 3.5).

Таблица 3.3

Характеристика структур эукариотической клетки

Структура	Строение	Функция
1	2	3
Поверхностный аппарат клетки	Плазматическая мембрана, надмембранный комплекс, субмембранный комплекс	Взаимодействие с внешней средой, обеспечение клеточных контактов; транспорт: а) пассивный (диффузия, осмос, облегченная диффузия через поры); б) активный; в) экзо-, эндоцитоз (фагоцитоз, пиноцитоз)
<i>Плазматическая мембрана</i>	Два слоя липидных молекул, в которые встроены молекулы белка (интегральные, полуинтегральные и периферические)	Структурная
<i>Надмембранный комплекс:</i>		
Гликокаликс	Гликолипиды и гликопротеины	Рецепторная
Клеточная стенка у растений и грибов	Целлюлоза у растений, хитин у грибов	Структурная; защитная: обеспечение тургора клетки
<i>Субмембранный комплекс</i>	Микротрубочки, микрофиламенты	Обеспечение механической устойчивости плазматической мембраны

Продолжение табл. 3.3

1	2	3
Цитоплазма		
<i>Гиалоплазма</i>	Коллоидный раствор неорганических и органических веществ	Протекание ферментативных реакций; синтез аминокислот, жирных кислот, формирование цитоскелета, обеспечение движения цитоплазмы (циклоза)
<i>Одномембранные органоиды:</i>		
Эндоплазматический ретикулум	Система мембран, образующих цистерны, каналы	Транспорт веществ внутри и вне клетки; разграничение ферментных систем: место образования одномембранных органоидов: аппарата Гольджи, лизосом, вакуолей
Гладкий	Рибосом нет	Синтез липидов и углеводов
Шероховатый	Рибосомы есть	Синтез белков
Аппарат Гольджи	Плоские цистерны, крупные цистерны, микровакуоли	Образование лизосом, секреторная; накопительная, укрупнение белковых молекул, синтез сложных углеводов
Первичные лизосомы	Пузырьки, ограниченные мембраной, содержащие ферменты	Участие во внутриклеточном пищеварении; защитная
Вторичные лизосомы:		
Пищеварительные вакуоли	Первичная лизосома + фагосома	Эндогенное питание
Остаточные тельца	Вторичная лизосома, содержащая непереваренный материал	Накопление нерасщепленных веществ
Аутолизосомы	Первичная лизосома + разрушенные органеллы клеток	Аутолиз органоидов
Вакуоли	В клетках растений мелкие пузырьки, отделенные от цитоплазмы мембраной; полость заполнена клеточным соком	Поддержание тургора клетки; запасующая
Пероксисомы	Мелкие пузырьки, содержащие ферменты, нейтрализующие перекись водорода	Участие в реакциях обмена; защитная

Продолжение табл. 3.3

1	2	3
<i>Двумембранные органоиды:</i>		
Митохондрии	Внешняя мембрана, внутренняя мембрана с кристами, матрикс, содержащий ДНК, РНК, ферменты, рибосомы	Клеточное дыхание, синтез АТФ, синтез белков митохондрий
Пластиды:	Внешняя и внутренняя мембраны, строма	
Хлоропласты	В строма мембранные структуры – ламеллы, образующие диски – тилакоиды, собранные в стопки – граны, содержащие пигмент хлорофилл. В строма – ДНК, РНК, рибосомы, ферменты	Фотосинтез; определение окраски листьев, плодов
Хромопласты	Содержат желтые, красные, оранжевые пигменты	Определение окраски листьев, плодов, цветов
Лейкопласты	Не содержат пигментов	Накопление запасных питательных веществ
<i>Немембранные органоиды:</i>		
Рибосомы	Имеют большую и малую субъединицы	Синтез белка
Микротрубочки	Трубочки диаметром 24 нм, стенки образованы тубулином	Участие в образовании цитоскелета, делении ядра
Микрофиламенты	Нити диаметром 6 нм из актина и миозина	Участие в образовании цитоскелета, образование кортикального слоя под плазматической мембраной
Клеточный центр	Участок цитоплазмы и две центриоли, перпендикулярные друг другу, каждая образована девятью триплетами микротрубочек	Участие в делении клетки

1	2	3
Реснички и жгутики	Выросты цитоплазмы, в основании находятся базальные тельца. На поперечном срезе ресничек и жгутиков по периметру расположено девять пар микротрубочек и одна пара в центре	Участие в передвижении
<i>Включения</i>	Капли жира, гранулы гликогена, гемоглобин эритроцитов	Запасающая; секреторная, специфическая
Ядро	Имеет двумембранную оболочку, кариоплазму, ядрышко, хроматин	Регуляция активности клетки; хранение наследственной информации, передача наследственной информации
<i>Ядерная оболочка</i>	Состоит из двух мембран. Имеет поры. Связана с эндоплазматическим ретикулулом	Отделяет ядро от цитоплазмы; регулирует транспорт веществ в цитоплазму
<i>Кариоплазма</i>	Раствор белков, нуклеотидов и других веществ	Обеспечение нормального функционирования генетического материала
<i>Ядрышки</i>	Мелкие тельца округлой формы, содержат рРНК	Синтез рРНК
<i>Хроматин (хромосомы)</i>	Мелкозернистые гранулы, состоящие из ДНК и белка. (Плечи хромосомы соединены центромерой, может быть вторичная перетяжка, отделяющая спутник, плечи оканчиваются теломерами)	Образуют хромосомы при делении клетки. (Деление клетки)

Основные различия клеток прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Организмы	Бактерии и цианобактерии (синезеленые водоросли)	Грибы, растения, животные
Ядро	Имеется нуклеоид – часть цитоплазмы, где содержится ДНК, не окруженная мембраной	Ядро имеет оболочку, из двух мембран, содержит одно или несколько ядрышек
Генетический материал	Кольцевая молекула ДНК, не связанная с белками	Линейные молекулы ДНК, связанные с белками, организованы в хромосомы
Ядрышко (и)	Нет	Есть
Плазмиды (нехромосомные кольцевые молекулы ДНК)	Есть	В составе митохондрий и пластид
Организация генома	До 1,5 тыс. генов. Большинство генов представлено в единственной копии	От 5 до 200 тыс. генов. До 45 % генов представлено несколькими копиями
Клеточная стенка	Есть (у бактерий прочность придает муреин, у цианобактерий – целлюлоза, пектиновые вещества, муреин)	Есть у растений (целлюлоза) и грибов (хитин), у животных нет
Мембранные органеллы: эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, митохондрии и др.	Нет	Есть
Мезосома (впячивание плазматической мембраны в цитоплазму)	Есть	Нет
Рибосомы	Мельче, чем у эукариот	Крупнее, чем у прокариот
Жгутики	Если есть, то не имеют микротрубочек и не окружены плазматической мембраной	Если есть, то имеют микротрубочки, окружены плазматической мембраной
Размеры	Диаметр в среднем 0,5-5 мкм	Диаметр обычно до 40 мкм

Основные различия животной и растительной клеток

Признак	Растительная клетка	Животная клетка
Клеточная стенка	Есть	Нет
Пластиды	Есть	Нет
Вакуоли	Есть крупные, занимают до 70-95% объема клетки, оттесняя остальные органеллы к периферии клетки, поддерживают тургорное давление	Есть небольшие пищеварительные и сократительные вакуоли, не аналогичные вакуолям растительных клеток
Гликокаликс	Нет	Есть
Микроворсинки	Нет	Есть
Клеточный центр	Есть только у низших растений	Есть
Гранулы гликогена	Нет	Есть
Гранулы крахмала	Есть	Нет

3.4. Неклеточные формы жизни – вирусы

Вирусы открыты в 1892 г. Д.И. Ивановским при изучении мозаичной болезни табака (пятнистость листьев). Вирусы – неклеточные формы жизни. Проявляют признаки, характерные для живых организмов только во время паразитирования в клетках других организмов. Вирусы являются внутриклеточными паразитами, но, в отличие от других паразитов, они паразитируют на генетическом уровне (ультрапаразиты). Существует несколько точек зрения на происхождение вирусов: 1) вирусы возникли в результате дегенерации клеточных организмов; 2) вирусы можно рассматривать как группу «потерявшихся», вышедших из-под контроля клетки генов («осколок генома»); 3) вирусы произошли от клеточных органелл и др.

Вирусы состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белков, образующих оболочку вокруг этой нуклеиновой кислоты, т.е. представляют собой нуклеопротеидный комплекс (рис. 3.25 а, б, в). В состав некоторых вирусов входят липиды и углеводы. Вирусы содержат всегда один тип нуклеиновой кислоты – либо ДНК, либо РНК. Причем каждая из нуклеиновых кислот может быть как одноцепочечной, так и двухцепочечной, как линейной, так и кольцевой. Размеры вирусов – 10-300 нм. *Форма вирусов*: шаровидная, палочковидная, нитевидная, цилиндрическая и др.

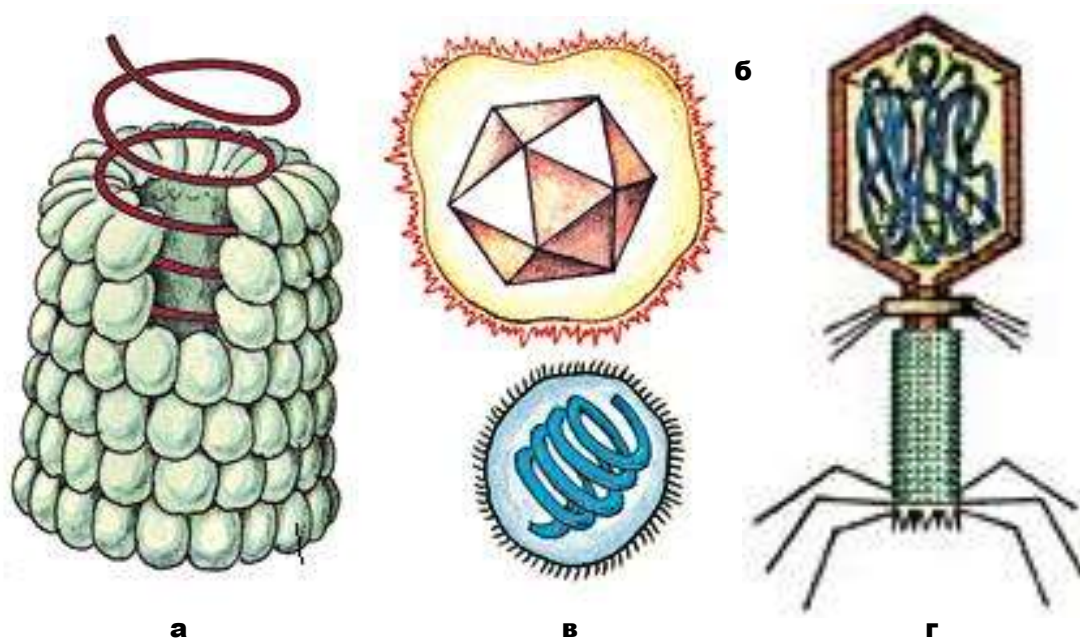


Рис. 3.25. Строение вирусов:

а – вирус табачной мозаики; *б* – герпеса; *в* – гриппа; *г* – бактериофаг

Капсид – оболочка вируса, образованная белковыми субъединицами, уложенными определенным образом. Капсид защищает нуклеиновую кислоту вируса от различных воздействий, обеспечивает осаждение вируса на поверхности клетки-хозяина.

Суперкапсид – внешняя оболочка сложных вирусов (ВИЧ, вирусы гриппа, герпеса). Располагается поверх *капсида*. Состоит из мембранного белка, одного-двух слоев липидов и выростов, состоящих из липо- или гликопротеидов, выполняющих рецепторную функцию. Выполняет защитные функции у *вириона*, определяет многие характеристики вируса (антигенные свойства, чувствительность к повреждающим факторам и др.).

Вирусы существуют в двух формах: *внеклеточной (покоящейся)*, когда их свойства как живых систем не проявляются, и *внутриклеточной (репродуцирующей)*, когда осуществляется размножение вирусов. Если вирус находится вне клетки-хозяина, то он представляет собой нуклеопротеидный комплекс, и эта свободная форма существования называется *вирионом*. *Вирионы* устойчивы к высушиванию, высоким дозам радиации, низким температурам. Они погибают при воздействии дезинфицирующих средств, облучении ультрафиолетом. Вирусы обладают высокой специфичностью, т.е. они могут использовать для своей жизнедеятельности строго определенный круг хозяев.

Вирусы, паразитирующие в бактериальных клетках, называются *бактериофагами* (рис. 3.25, *г*). Бактериофаг состоит из головки, хвостика и хвостовых отростков, с помощью которых он осаждается на оболочке бактерий. В головке содержится ДНК или РНК. Фаг частично растворяет клеточную стенку и мембрану бактерии и за счет сократительной реакции хвостика «впрыскивает» свою нуклеиновую кислоту в ее клетку.

Только паразитируя в клетке-хозяине, вирус может репродуцироваться, воспроизводить себе подобных.

В цикле репродукции вируса можно выделить следующие стадии:

1. Осаждение на поверхности клетки-хозяина.
2. Проникновение вируса в клетку-хозяина (могут попасть в клетку-хозяина путем «инъекции», растворения оболочки клетки вирусными ферментами, эндоцитоза: попав внутрь клетки вирус переводит ее белок-синтезирующий аппарат под собственный контроль).
3. Встраивание вирусной ДНК в ДНК клетки-хозяина (у РНК-содержащих вирусов перед этим происходит обратная транскрипция – синтез ДНК на матрице РНК).
4. Транскрипция вирусной РНК.
5. Синтез вирусных белков.
6. Синтез вирусных нуклеиновых кислот.
7. Самосборка и выход из клетки дочерних вирусов. Затем клетка либо погибает, либо продолжает существовать и производить новые поколения вирусных частиц.

Вирусы способны паразитировать в клетках большинства существующих живых организмов, вызывая различные заболевания (грипп, коревая краснуха, полиомиелит, СПИД, оспа, бешенство и др.). У многих животных (рыб, амфибий, птиц, млекопитающих) обнаружены десятки вирусов, вызывающих раковые заболевания. У человека обнаружены целые группы онковирусов. Полагают, что около 15% опухолей человека провоцируются вирусной инфекцией.

Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), вызывающий синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД), впервые был выделен в США в 1981 г. К 2000 г. число инфицированных этим вирусом уже превысило 30 млн человек. В настоящее время болезнь очень быстро распространяется в Азии, Африке, а также в Центральной и Восточной Европе.

ВИЧ относят к группе *ретровирусов*, генетическим материалом которых является РНК (рис. 3.26).

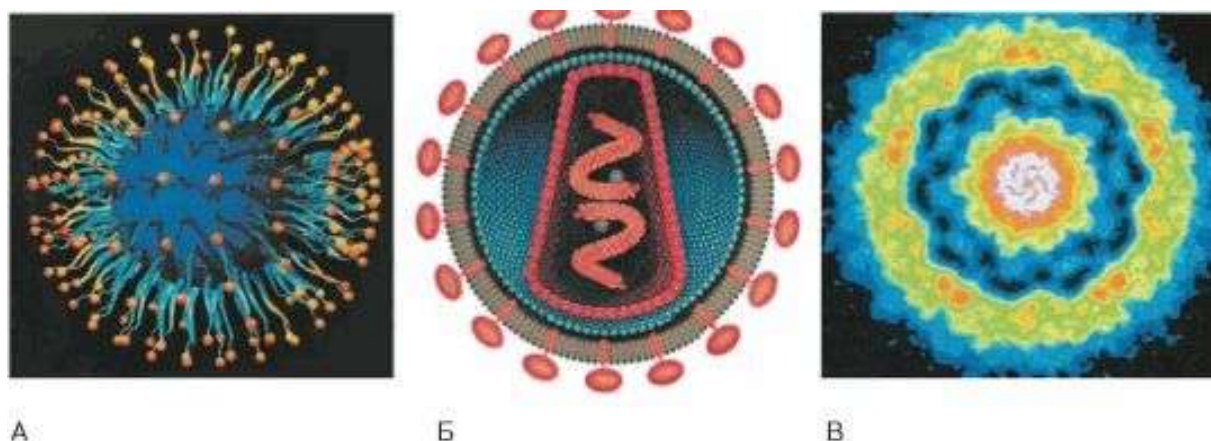


Рис. 3.26. Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ):

А – модель вируса; Б – схема строения; В – электронная фотография

Имеет сферическую форму, диаметром 100-150 нм. Наружная оболочка вируса состоит из мембраны, образованной из клеточной мембраны клетки-хозяина. В мембрану встроены рецепторные «грибовидные» образования. Под наружной оболочкой располагается сердцевина вируса, имеющая форму усеченного конуса и образованная особыми белками. Внутри сердцевины располагается две молекулы вирусной РНК. Каждая молекула РНК содержит 9 генов ВИЧ и фермент (обратная транскриптаза), осуществляющий синтез вирусной ДНК на матрице вирусной РНК.

Обычно перенос генетической информации в клетке идет в направлении от ДНК к РНК (транскрипция). У ретровирусов при попадании в клетку-хозяина происходит противоположный процесс, так называемая обратная транскрипция, при которой на основе вирусной РНК синтезируется ДНК, которая затем встраивается в ДНК хозяина.

Рассмотрим жизненный цикл вируса иммунодефицита (рис. 3.27). ВИЧ инфицирует и уничтожает лейкоциты, в том числе так называемые лимфоциты-хелперы (от англ. *help* – помощь), которые обеспечивают формирование иммунитета человека. После проникновения ВИЧ в клетку путем эндоцитоза (рис. 3.27, 1-3) вирусная РНК выходит в цитоплазму (рис. 3.27, 4), где на ее основе с помощью специального фермента синтезируется вирусная ДНК (рис. 3.27, 5). Последняя проникает через поры в клеточное ядро и встраивается в ДНК хозяина (рис. 3.27, 6).

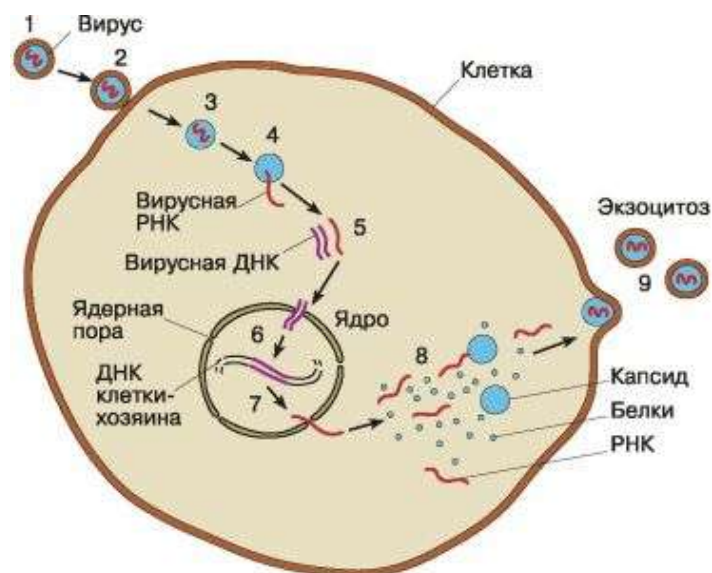


Рис. 3.27. Жизненный цикл вируса иммунодефицита человека (ВИЧ)

В дальнейшем при делении клетки одновременно с копированием клеточной ДНК происходит и копирование встроенной вирусной ДНК, в результате чего количество зараженных лимфоцитов быстро растет. Этот процесс может продолжаться в течение многих лет. По истечении некоторого времени вирус вновь активизируется (рис. 3.27, 7) и «заставляет» клетку работать на себя, синтезируя вирусные РНК и белки (рис. 3.27, 8), из которых собираются новые вирусные частицы, покидающие клетку-хозяина (рис. 3.27, 9).

Причины, по которым вирус спустя 5-6 лет скрытого существования переходит в активную форму, неизвестны. Новые вирусные частицы заражают еще здоровые лимфоциты. В результате иммунная система разрушается, лимфоциты перестают узнавать чужеродные белки и болезнетворные бактерии, попадающие в организм, и человек становится уязвимым для любых инфекционных заболеваний. Ежегодно у 1-2% ВИЧ-инфицированных развивается СПИД. Больные СПИДом подвержены различным бактериальным, вирусным и грибковым инфекциям, которые и становятся причиной их смерти. Более 60% заболевших СПИДом погибает от пневмонии, с которой обычно успешно справляется иммунная система здорового человека. У многих носителей ВИЧ развиваются злокачественные опухоли, а при заражении токсоплазмозом поражаются большие полушария головного мозга, что в дальнейшем может привести к параличу и коме.

Обычно ВИЧ передается вместе с кровью или спермой. В 90% случаев заражение происходит при половом контакте, при этом риск

заражения увеличивается пропорционально увеличению числа половых партнеров. Многократное использование одного и того же шприца приводит к быстрому распространению вируса среди наркоманов. ВИЧ может попасть в организм человека при контакте с кровью больного, например, при обработке ран. Существует вероятность заражения при переливании крови, не прошедшей тестирование на присутствие ВИЧ. От ВИЧ-инфицированной матери вирус может через плаценту попасть в кровь плода или передаться новорожденному при кормлении грудным молоком. Но воздушно-капельным путем и при рукопожатии этот вирус не распространяется.

ВИЧ – вирус, поэтому антибиотики, которые используют при лечении бактериальных инфекций, в данном случае бессильны. Современная медицина разрабатывает лекарственные средства, которые подавляют репликацию ВИЧ, но их использование имеет много побочных эффектов и перспективы их применения пока неясны. Разработка вакцины против ВИЧ тоже имеет определенные сложности; это связано с особенностями строения данного вируса и тяжестью заболевания, которое он вызывает. На сегодняшний день важным направлением в лечении СПИДа является восстановление иммунной системы инфицированных.

Пока не существует эффективных способов лечения этого заболевания, лучшим способом защиты от СПИДа является соблюдение мер предосторожности:

1. Следует избегать случайных половых связей, а при половых контактах изолировать себя от спермы и крови партнера при помощи презерватива.

2. В больницах, стоматологических клиниках, поликлиниках и косметических салонах необходимо использовать одноразовые шприцы, а инструменты многоразового применения тщательно стерилизовать, соблюдая все необходимые условия.

3. Донорскую кровь следует проверять на наличие антител к ВИЧ.

Вирусы как переносчики генетической информации. Существует гипотеза, что вирусы – генетический материал, некогда покинувший клетку, но сохранивший способность к самовоспроизведению при возвращении в нее. Следовательно, в процессе эволюции вирусы возникли позже появления клеточной формы, а любое вирусное заражение надо рассматривать как получение клеткой некоей чужеродной генетической информации.

Многие вирусы способны не только привносить в организм хозяина свою наследственную информацию, но и, встраиваясь в ДНК

хозяина, изменять работу клеточных генов. В процессе копирования вирусной ДНК иногда происходит частичное копирование и генетического материала хозяина. В этом случае новые собранные вирусные частицы, покидающие клетку, будут уносить с собой копию некой наследственной информации хозяина. Таким образом, вирусы могут переносить гены между организмами разных видов, отрядов и даже классов, скрещивание которых в принципе невозможно. В настоящее время вирусы рассматривают не только как возбудителей инфекционных болезней, но и как переносчиков генов между организмами.

Вироиды. В природе обнаружены инфекционные агенты гораздо меньше вирусов – *вироиды*. Они состоят только из молекулы кольцевой РНК и лишены каких-либо оболочек. Самые малые виroidы имеют длину всего 220 нуклеотидов. Вироиды обнаружены в клетках многих растений. Считается, что они представляют собой вырезанные участки иРНК, которые приобрели способность к репликации. При этом они не работают, как иРНК, и не кодируют белки.

Попадая в клетки растений, виroidы вмешиваются в работу генома клетки-хозяина и вызывают серьезные заболевания растений. Так погибли миллионы кокосовых пальм на Филиппинах во второй половине XX в. Периодически от виroidов серьезно страдают посадки картофеля, цитрусовых, огурцов, декоративных цветов и других диких и сельскохозяйственных растений. В животных клетках и у человека виroidы пока не обнаружены.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы основные этапы становления клеточной теории?
2. Сформулируйте основные положения клеточной теории.
3. Дайте характеристику клеточной оболочке.
4. Дайте характеристику цитоплазме и содержащимся в ней органоидам.
5. Дайте характеристику клеточному ядру.
6. Как устроена хромосома?
7. В чем особенности строения клеток растений, животных и грибов?
8. Охарактеризуйте сходства и отличия прокариотической и эукариотической клеток.
9. Что представляют собой вирусы? В чем их отличие от неживой природы и от клеточных организмов?
10. Как размножаются вирусы?

ГЛАВА 4 ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ

4.1. Типы питания живых организмов

Все живые организмы, обитающие на Земле, представляют собой открытые системы, зависящие от поступления веществ и энергии извне. Процесс потребления веществ и энергии называют *питанием*. Химические вещества необходимы для построения тела, энергия – для осуществления процессов жизнедеятельности.

Существует два типа питания живых организмов: автотрофное и гетеротрофное (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Типы питания живых организмов крупных систематических групп

Надцарства	Царства	Подцарства	Автотрофы		Гетеротрофы	
			Фототрофы	Хемотрофы	Биотрофы	Сапротрофы
Прокариоты	Дробянки	Бактерии	+	+	+	+
		Архебактерии	+	+	+	+
		Цианобактерии	+	+	—	—
Эукариоты	Растения	Багрянки	+	—	—	—
		Настоящие водоросли	+	—	—	—
		Высшие растения	+	—	Очень редко	?
	Грибы	Низшие	—	—	Редко	+
		Высшие	—	—	Редко	+
	Животные	Простейшие	—	—	+	Очень редко
Многочлеточные		—	—	+	+	

Живые организмы в зависимости от типа питания делят на автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофы (автотрофные организмы). Это организмы, использующие в качестве источника углерода углекислый газ (растения, некоторые бактерии). Другими словами, это организмы, способные создавать органические вещества из неорганических – углекислого газа, воды, минеральных солей.

В зависимости от источника энергии автотрофы делят на фотоавтотрофы и хемоавтотрофы. **Фототрофы** – организмы, использующие для биосинтеза световую энергию (растения, цианобактерии). **Хемотрофы** – организмы, использующие для биосинтеза энергию химических реакций окисления неорганических соединений (хемотрофные бактерии: водородные, нитрифицирующие, железобактерии, серобактерии и др.).

Гетеротрофы (гетеротрофные организмы) Это организмы, использующие в качестве источника углерода органические соединения (животные, грибы, большинство бактерий).

По способу получения пищи гетеротрофы делят на фаготрофы и осмотрофы. **Фаготрофы** (*голозои*) заглатывают твердые куски пищи (животные) **Осмотрофы** поглощают органические вещества из растворов непосредственно через клеточные стенки (грибы, большинство бактерий).

По состоянию источника пищи гетеротрофы подразделяют на биотрофы и сапротрофы. **Биотрофы** питаются живыми организмами. К ним относятся *зоофаги* (питаются животными) и *фитофаги* (питаются растениями), в том числе *паразиты*. **Сапротрофы** используют в качестве пищи органические вещества мертвых тел или выделения (экскременты) животных. К ним принадлежат сапротрофные бактерии, сапротрофные грибы, сапротрофные растения (*сапрофиты*), сапротрофные животные (*сапрофаги*). Среди них встречаются *детритофаги* (питаются детритом), *некрофаги* (питаются трупами животных), *копрофаги* (питаются экскрементами) и др.

Миксотрофы. Некоторые живые существа в зависимости от условий обитания способны и к автотрофному, и к гетеротрофному (смешанному типу) питания. Организмы со смешанным типом питания называют *миксотрофами*. Они могут синтезировать органические вещества из неорганических соединений и питаться готовыми органическими соединениями (насекомоядные растения, представители отдела эвгленовых водорослей и др.).

4.2. Понятие о метаболизме

Метаболизм – совокупность всех химических реакций, протекающих в живом организме. Значение метаболизма состоит в создании необходимых организму веществ и обеспечении его энергией.

Выделяют две составные части метаболизма – катаболизм и анаболизм.

Катаболизм (или *энергетический обмен*, или *диссимиляция*) – совокупность химических реакций, приводящих к образованию простых веществ из более сложных (гидролиз полимеров до мономеров и расщепление последних до низкомолекулярных соединений углекислого газа, воды, аммиака и других веществ). Катаболические реакции идут обычно с выделением энергии.

Анаболизм (или *пластический обмен*, или *ассимиляция*) – понятие, противоположное катаболизму – совокупность химических реакций синтеза сложных веществ из более простых (образование углеводов из углекислого газа и воды в процессе фотосинтеза, реакции матричного синтеза). Для протекания анаболических реакций требуются затраты энергии.

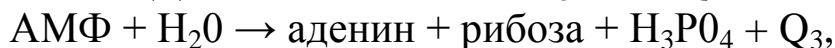


Процессы пластического и энергетического обмена неразрывно связаны между собой. Все синтетические (анаболические) процессы нуждаются в энергии, поставляемой в ходе реакций диссимиляции. Сами же реакции расщепления (катаболизма) протекают лишь при участии ферментов, синтезируемых в процессе ассимиляции.

4.3. АТФ и ее роль в метаболизме

Энергия, высвобождающаяся при распаде органических веществ, не сразу используется клеткой, а запасается в форме высокоэнергетических соединений, как правило, в форме *аденозинтрифос-*

фосфорной кислоты (АТФ). АТФ относят к мононуклеотидам. Она состоит из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты, соединяющихся между собой макроэргическими связями (рис. 4.1). В этих связях запасена энергия, которая высвобождается при их разрыве:



где АТФ – аденозинтрифосфорная кислота, АДФ – аденозиндифосфорная кислота; АМФ – аденозинмонофосфорная кислота, $Q_1 = Q_2 = 30,6$ кДж; $Q_3 = 13,8$ кДж.

Запас АТФ в клетке ограничен и пополняется благодаря процессу *фосфорилирования* – присоединения остатка фосфорной кислоты к АДФ ($\text{АДФ} + \text{P} \rightarrow \text{АТФ}$). Он происходит с разной интенсивностью при дыхании, брожении и фотосинтезе. АТФ обновляется чрезвычайно быстро (у человека продолжительность жизни одной молекулы АТФ менее 1 мин).

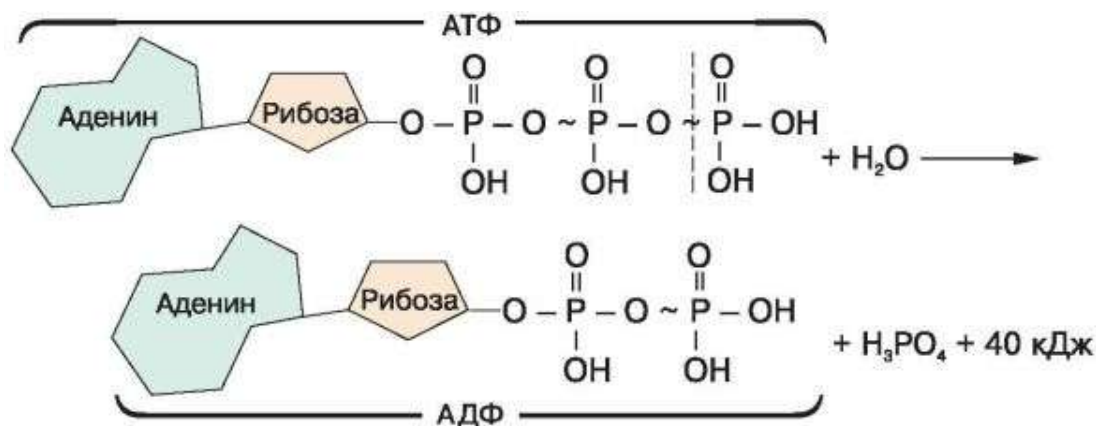


Рис. 4.1. Структура АТФ и превращение ее в АДФ с выделением энергии, накопленной в макроэргической связи

Энергия, накопленная в молекулах АТФ, используется организмом в анаболических реакциях (реакциях биосинтеза). Молекула АТФ служит универсальным хранителем и переносчиком энергии для всех живых существ.

4.4. Энергетический обмен

Энергию, необходимую для жизнедеятельности, большинство организмов получает в результате процессов окисления органических веществ, т.е. в результате катаболических реакций. Важнейшим соединением, выступающим в роли «топлива», является глюкоза.

Группы организмов по отношению к свободному кислороду.

Организмы делятся на три группы:

1. *Аэробы (облигатные аэробы)* – организмы, способные жить только в кислородной среде (животные, растения, некоторые бактерии и грибы).

2. *Анаэробы (облигатные анаэробы)* – организмы, не способные жить в кислородной среде (некоторые бактерии).

3. *Факультативные формы (факультативные анаэробы)* – организмы, способные жить как в присутствии кислорода, так и без него (некоторые бактерии и грибы).

У облигатных аэробов и факультативных анаэробов в присутствии кислорода катаболизм протекает в три этапа: подготовительный; бескислородный; кислородный (рис. 4.2). В результате органические вещества распадаются до неорганических соединений. У облигатных и факультативных анаэробов при недостатке кислорода катаболизм протекает в два первых этапа: подготовительный и бескислородный. В результате образуются промежуточные органические соединения, еще богатые энергией.



Рис. 4.2. Схема биологического окисления

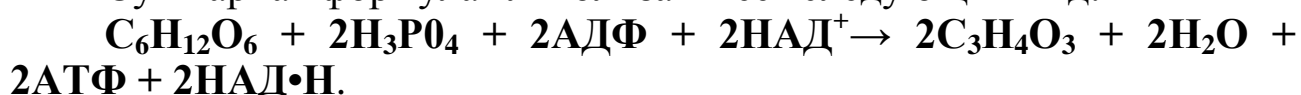
Этапы катаболизма

Первый этап – подготовительный – заключается в ферментативном расщеплении сложных органических соединений на более простые: белки расщепляются до аминокислот; жиры – до глицерина и жирных кислот; полисахариды – до моносахаридов; нуклеиновые кислоты – до нуклеотидов. У многоклеточных организмов это происходит в желудочно-кишечном тракте, у одноклеточных – в лизосомах под действием гидролитических ферментов. Высвобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде теплоты. Образовавшиеся органические соединения либо подвергаются дальнейшему окислению, либо используются клеткой для синтеза собственных органических соединений.

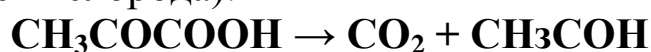
Второй этап – неполное окисление (бескислородный) – заключается в дальнейшем расщеплении органических веществ, осуществляется в цитоплазме клетки без участия кислорода.

Главный источник энергии в клетке – глюкоза. Бескислородное, неполное окисление глюкозы называют *гликолизом*. В результате гликолиза одной молекулы глюкозы образуется по две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК, пируват) CH_3COCOON , АТФ и воды, а также атомы водорода, которые связываются молекулой-переносчиком НАД^+ и запасаются в виде $\text{НАД} \cdot \text{H}$.

Суммарная формула гликолиза имеет следующий вид:



Далее *при отсутствии в среде кислорода* продукты гликолиза (ПВК и $\text{НАД} \cdot \text{H}$) перерабатываются либо в этиловый спирт (*спиртовое брожение* наблюдается в клетках дрожжей и растений при недостатке кислорода):



либо в молочную кислоту (*молочнокислое брожение* наблюдается в клетках животных при недостатке кислорода):



При наличии в среде кислорода продукты гликолиза претерпевают дальнейшее расщепление до конечных продуктов.

Третий этап – полное окисление (дыхание) – заключается в окислении ПВК до углекислого газа и воды, осуществляется в митохондриях (рис. 4.3) при обязательном участии кислорода. Этот этап состоит из трех стадий: 1) образования ацетилкоэнзима А; 2) окисления ацетилкоэнзима А в цикле Кребса; 3) окислительного фосфорилирования в электронотранспортной цепи.

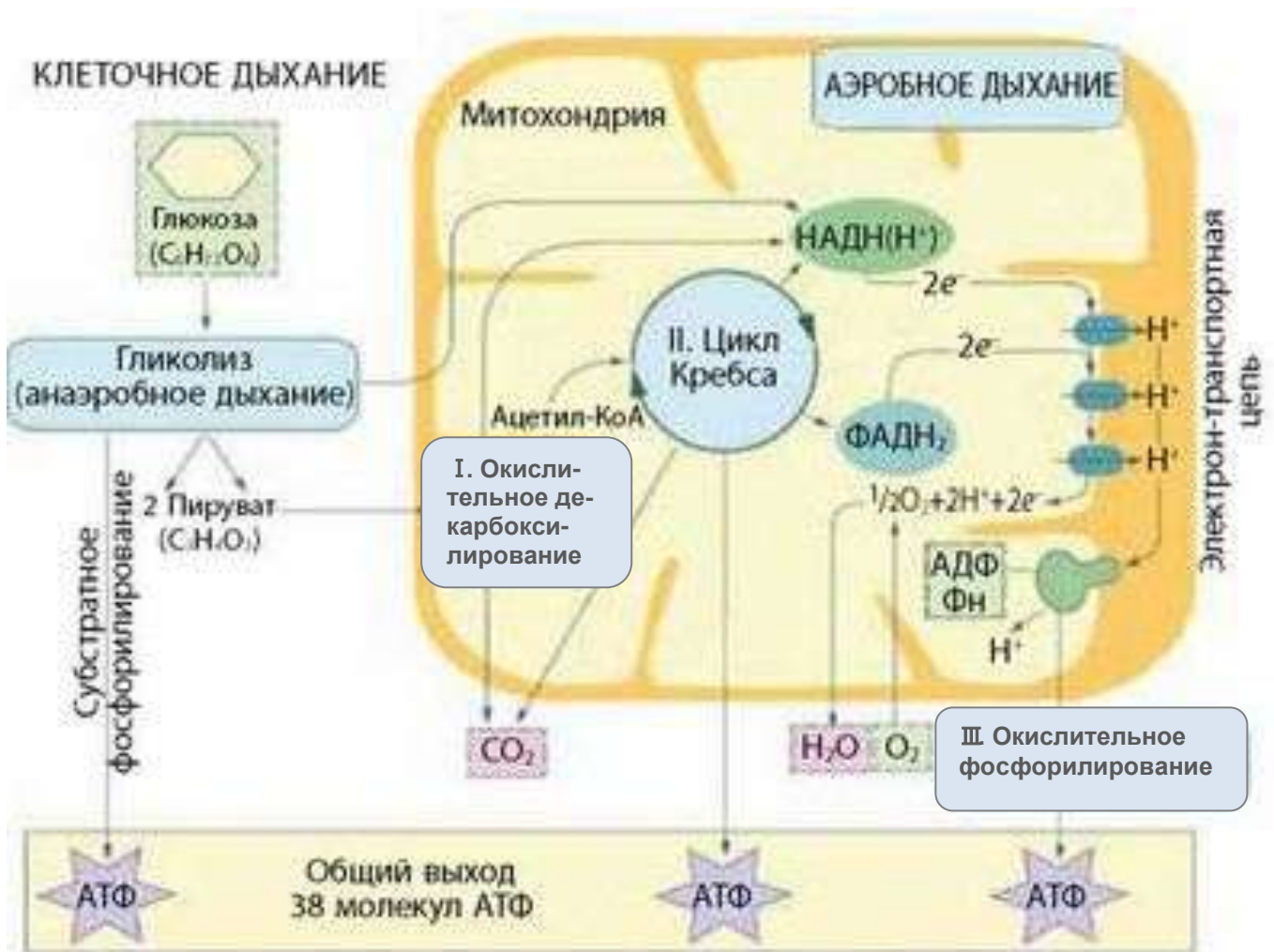


Рис. 4.3. Клеточное дыхание

На первой стадии ПВК переносится из цитоплазмы в митохондрии, где взаимодействует с ферментами матрикса и образует диоксид углерода, который выводится из клетки, атомы водорода, молекулы-переносчики доставляют их к внутренней мембране митохондрии; ацетилкофермент А (ацетил-КоА).

На второй стадии происходит окисление ацетилкоэнзима А в цикле Кребса (рис. 4.4). Цикл Кребса (цикл трикарбоновых кислот, цикл лимонной кислоты) – цепь последовательных реакций, в ходе которых из одной молекулы ацетил-КоА образуются две молекулы диоксид углерода, молекула АТФ; четыре пары атомов водорода, передаваемые на молекулы-переносчики – НАД и ФАД.

Таким образом, в результате гликолиза и цикла Кребса молекула глюкозы расщепляется до CO_2 , а высвободившаяся при этом энергия расходуется на синтез четырех АТФ и накапливается в десяти НАД•Н и четырех ФАД • H_2 .

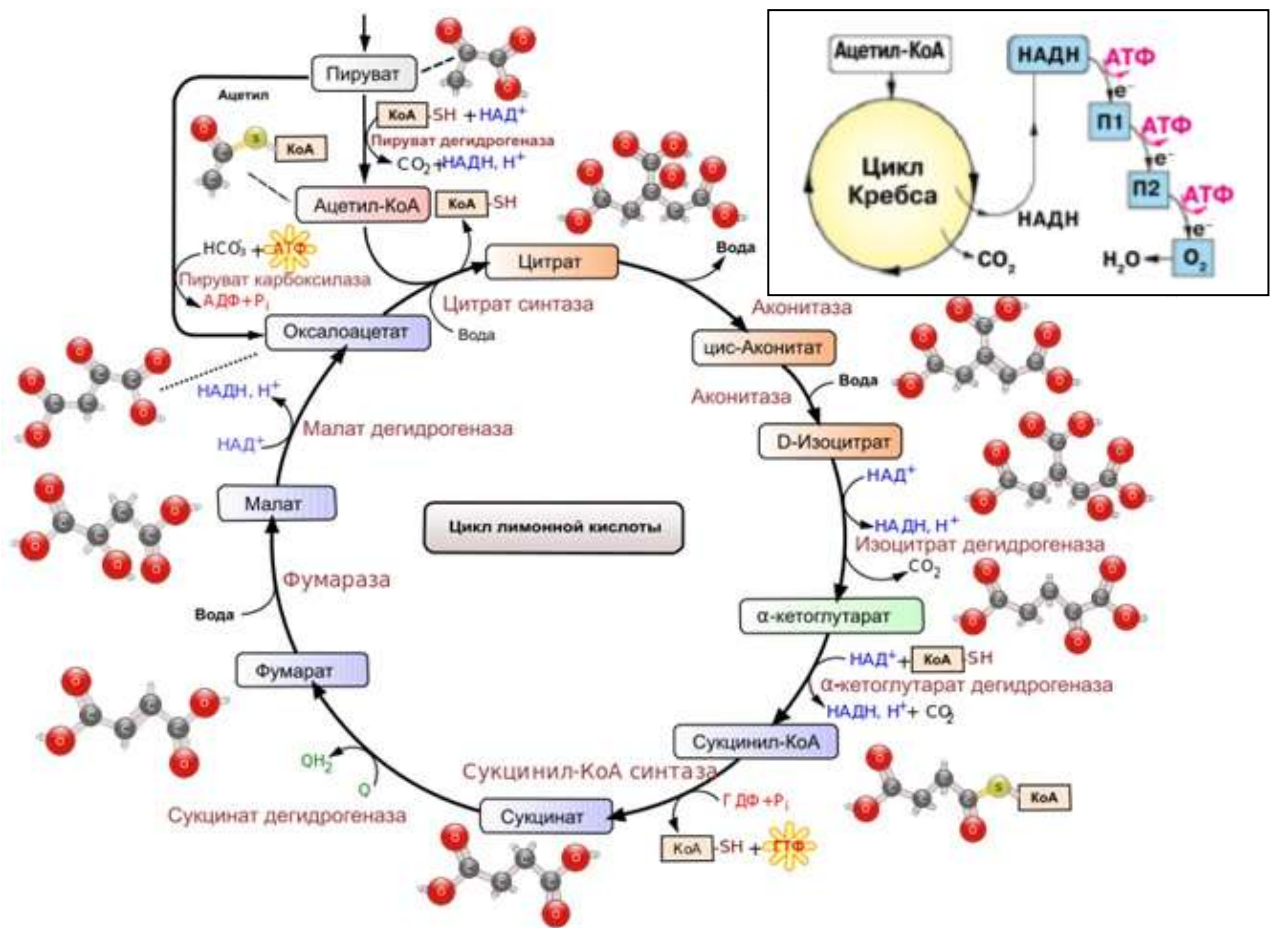
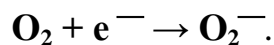


Рис. 4.4. Цикл Кребса

На третьей стадии атомы водорода с НАД • Н и ФАД • Н₂ окисляются молекулярным кислородом O₂ с образованием воды. Один НАД • Н способен образовывать 3АТФ, а 1ФАД • Н₂ – 2АТФ. Выделяющаяся при этом энергия запасается в виде еще 34АТФ.

Этот процесс протекает следующим образом. Атомы водорода концентрируются около наружной стороны внутренней мембраны митохондрии. Они теряют электроны, которые по цепи молекул-переносчиков (*цитохромов*) *электротранспортной цепи* (ЭТЦ) переносятся на внутреннюю сторону внутренней мембраны, где соединяются с молекулами кислорода:

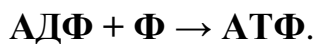


В результате деятельности ферментов цепи переноса электронов внутренняя мембрана митохондрий изнутри заряжается отрицательно (за счет O₂⁻), а снаружи – положительно (за счет Н⁺). Таким образом, между ее поверхностями создается разность потенциалов. Во внутреннюю мембрану митохондрий встроены молекулы фермента АТФ-синтетазы, обладающие ионным каналом. Когда разность потенциалов на мембране достигает критического уровня, положительно заряженные частицы Н⁺ силой электрического поля начинают проталки-

ваться через канал АТФазы и, оказавшись на внутренней поверхности мембраны, взаимодействуют с кислородом, образуя воду:



Энергия ионов водорода H^+ , транспортирующихся через ионный канал внутренней мембраны митохондрии, используется для фосфорилирования АДФ в АТФ:



Такое образование АТФ в митохондриях при участии кислорода называют *окислительным фосфорилированием* (рис. 4.5).

Суммарное уравнение расщепления глюкозы в процессе клеточного дыхания:



В ходе гликолиза образуется две молекулы АТФ, в ходе клеточного дыхания – еще 36АТФ, в целом при полном окислении глюкозы – 38АТФ.

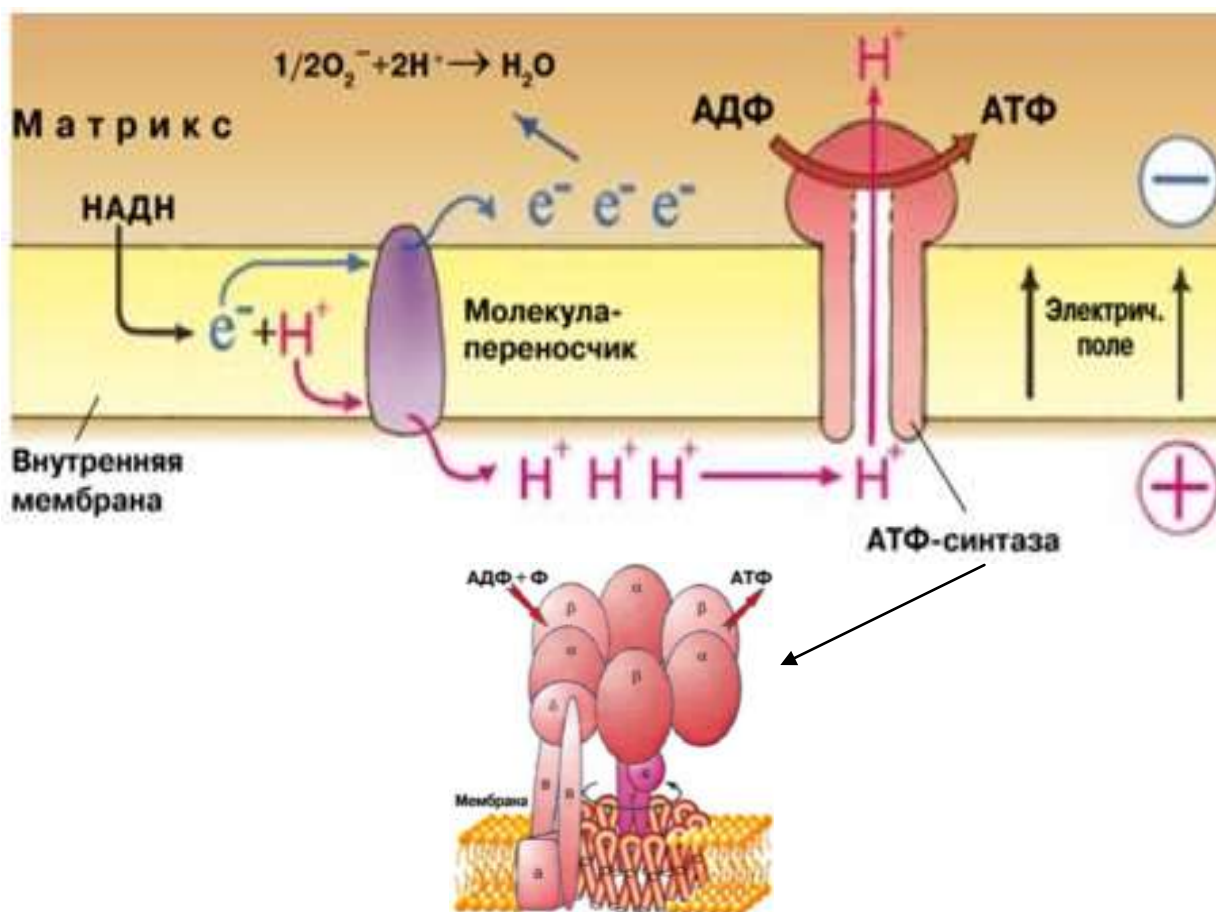


Рис. 4.5. Схема окислительного фосфорилирования

4.5. Пластический обмен

Пластический обмен (или *ассимиляция*) представляет собой совокупность реакций, обеспечивающих синтез сложных органических соединений из более простых (фотосинтез, хемосинтез, биосинтез белка и др.).

Гетеротрофные организмы строят собственные органические вещества из органических компонентов пищи. Гетеротрофная ассимиляция сводится, по существу, к перестройке молекул:

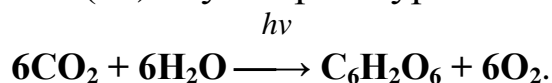
Органические вещества пищи (белки, жиры, углеводы) →
→ Простые органические молекулы (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды) → Макромолекулы тела (белки, жиры, углеводы).

Автотрофные организмы способны полностью самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических молекул, потребляемых из внешней среды. В процессе фото- и хемосинтеза образуются простые органические соединения, из которых в дальнейшем синтезируются макромолекулы:

Неорганические вещества (CO₂, H₂O). →
→ Простые органические молекулы (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды) → Макромолекулы тела (белки, жиры, углеводы).

4.5.1. Фотосинтез

Фотосинтез – синтез органических соединений из неорганических за счет энергии света ($h\nu$). Суммарное уравнение фотосинтеза:



У высших растений органом фотосинтеза является лист, органами фотосинтеза – хлоропласты. Фотосинтез протекает при участии *фотосинтезирующих пигментов*, обладающих уникальным свойством преобразования энергии солнечного света в энергию химической связи в виде АТФ. У эукариот фотосинтезирующие пигменты встроены во внутреннюю мембрану пластид, у прокариот – во впячивания цитоплазматической мембраны.

Фотосинтетические пигменты – хлорофиллы и каротиноиды, они представляют собой белковоподобные вещества. Существует несколько разных типов хлорофилла (*a, b, c, d*), но главным является хлорофилл *a*. В молекуле хлорофилла можно выделить порфирино-

вую «головку» с атомом магния в центре и фитольный «хвост». Порфириновая «головка» представляет собой плоскую структуру, является гидрофильной и поэтому лежит на той поверхности мембраны, которая обращена к водной среде стромы. Фитольный «хвост» – гидрофобный и за счет этого удерживает молекулу хлорофилла в мембране.

Хлорофиллы поглощают красный и сине-фиолетовый свет, отражают зеленый и поэтому придают растениям характерную зеленую окраску. Молекулы хлорофилла в мембранах тилакоидов организованы в *фотосистемы*. У растений и синезеленых водорослей имеются *фотосистема-1* и *фотосистема-2*, у фотосинтезирующих бактерий – *фотосистема-1*. Только *фотосистема-2* может разлагать воду с выделением кислорода и отбирать электроны у водорода воды.

Фотосинтез – сложный многоступенчатый процесс; реакции фотосинтеза подразделяют на две группы: реакции **световой фазы** и реакции **темновой фазы** (рис. 4.6).

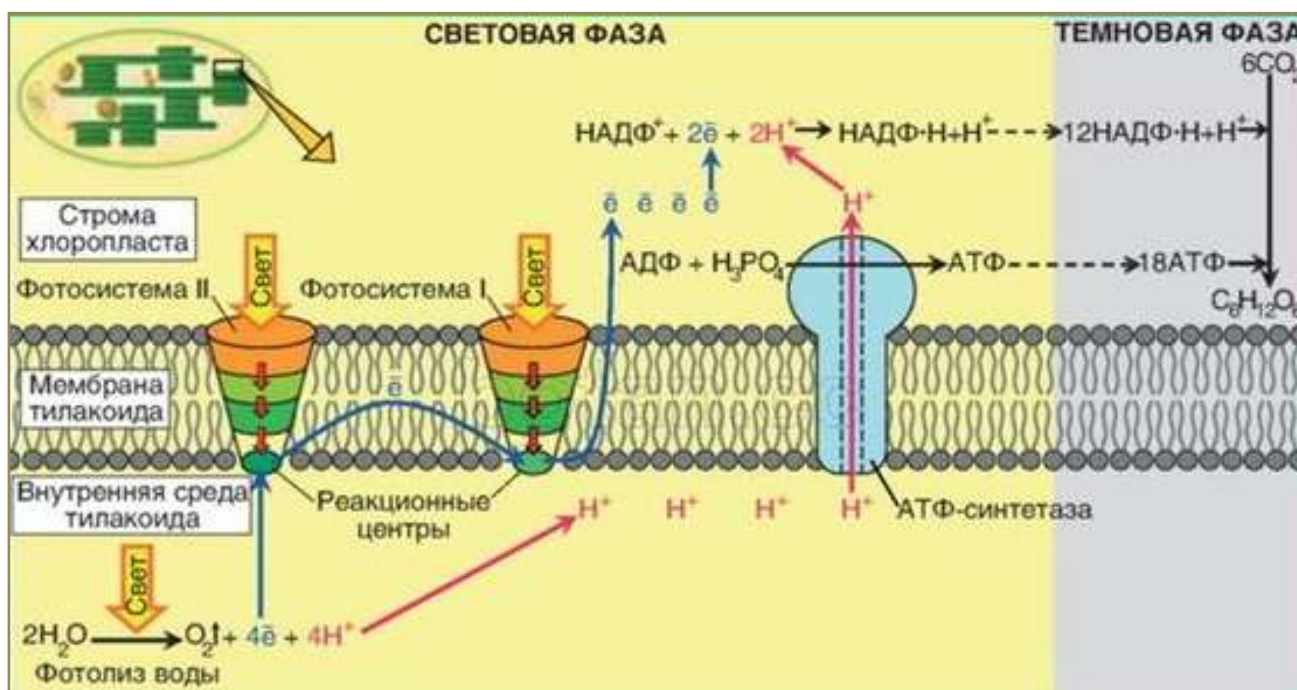


Рис. 4.6. Обобщенная схема процесса фотосинтеза

Световая фаза фотосинтеза протекает только на свету в мембране тилакоидов грани. В этой фазе происходит поглощение хлорофиллом квантов света, образование молекулы АТФ и фотолиз воды (рис. 4.7).

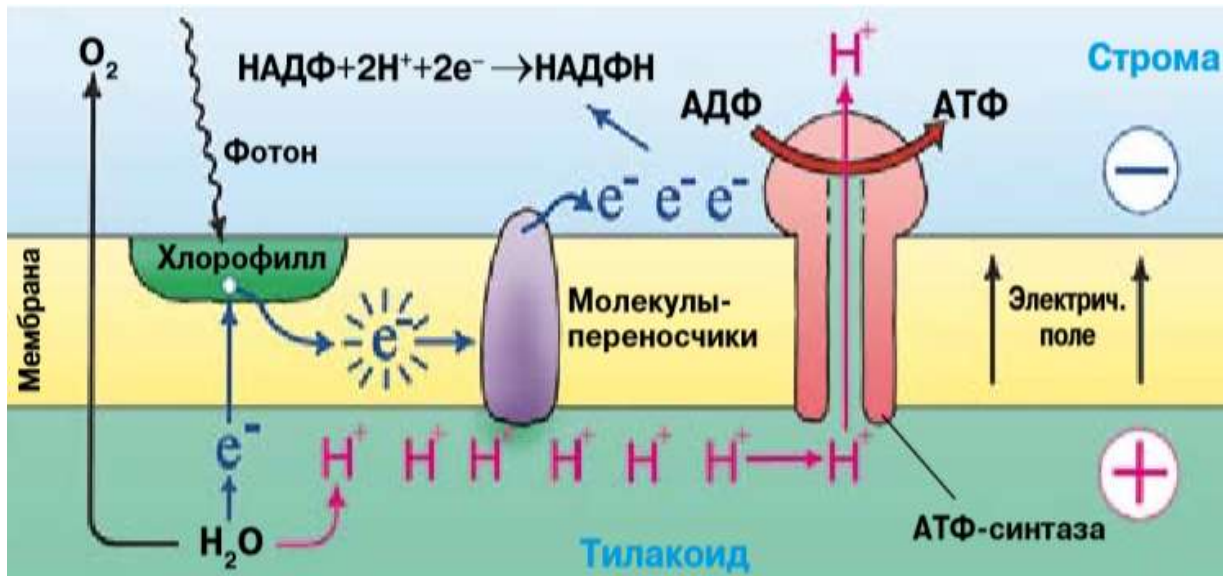
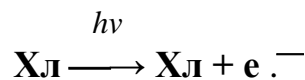


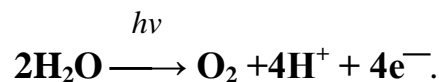
Рис. 4.7. Схема световой фазы фотосинтеза

Под действием кванта света ($h\nu$) хлорофилл теряет электроны, переходя в возбужденное состояние:



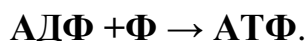
Эти электроны передаются переносчиками на наружную, т.е. обращенную к матриксу поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются.

Одновременно внутри тилакоидов происходит фотолиз воды, т.е. ее разложение под действием света:



Образующиеся электроны передаются переносчиками к молекулам хлорофилла и восстанавливают их: молекулы хлорофилла возвращаются в стабильное состояние.

Протоны водорода, образовавшиеся при фотолизе воды, накапливаются внутри тилакоида, создавая H^+ -резервуар. В результате внутренняя поверхность мембраны тилакоида заряжается положительно (за счет H^+), а наружная – отрицательно (за счет e^-). По мере накопления по обе стороны мембраны противоположно заряженных частиц нарастает разность потенциалов. При достижении критической величины разности потенциалов сила электрического поля начинает проталкивать протоны через канал АТФ-синтетазы. Выделяющаяся при этом энергия используется для фосфорилирования молекул АДФ:



Образование АТФ в процессе фотосинтеза под действием энергии света называются *фотофосфорилированием*.

Ионы водорода, оказавшись на наружной поверхности мембраны тилакоида, встречаются там с электронами и образуют атомарный водород, который связывается с молекулой-переносчиком водорода НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат):



Таким образом, во время световой фазы фотосинтеза происходят три процесса: образование кислорода вследствие разложения воды, синтез АТФ, образование атомов водорода в форме НАДФ · Н₂. Кислород диффундирует в атмосферу, АТФ и НАДФ · Н₂ участвуют в процессах темновой фазы.

Темновая фаза. Эта фаза протекает в строме хлоропласта. Для ее реакций не нужна энергия света, поэтому они происходят не только на свету, но и в темноте. Реакции темновой фазы представляют собой цепочку последовательных преобразований углекислого газа (поступает из воздуха), приводящую к образованию глюкозы и других органических веществ (рис. 4.8).

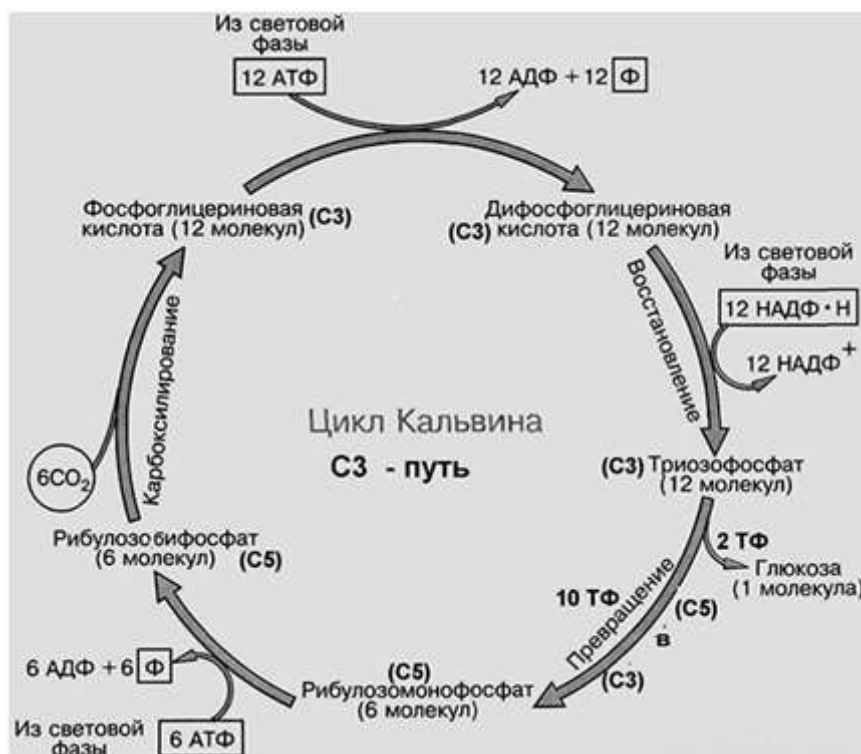
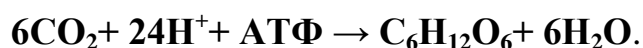


Рис. 4.8. Схема темновой фазы фотосинтеза (цикл Кальвина)

Первая реакция в этой цепочке – фиксация углекислого газа; акцептором углекислого газа является пятиуглеродный сахар **рибулозобифосфат** (РиБФ); катализирует реакцию фермент **рибулозобифосфат-карбоксилаза** (РиБФ-карбоксилаза). В результате карбоксилирования рибулозобисфосфата образуется неустойчивое шестиуглеродное соединение, которое сразу же распадается на две молекулы **фосфоглицериновой кислоты** (ФГК). Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов фосфоглицериновая кислота преобразуется в глюкозу. В этих реакциях используются энергии АТФ и НАДФ·Н₂, образованных в световую фазу; цикл этих реакций получил название «цикл Кальвина»:



Кроме глюкозы в процессе фотосинтеза образуются другие мономеры сложных органических соединений – аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеотиды. В настоящее время различают два типа фотосинтеза: **С₃-** и **С₄-фотосинтез**.

С₃-фотосинтез. Это тип фотосинтеза, при котором первым продуктом являются трехуглеродные (С₃) соединения. С₃-фотосинтез был открыт раньше С₄-фотосинтеза. Именно С₃-фотосинтез описан в рубрике «Темновая фаза». Характерные особенности С₃-фотосинтеза: 1) акцептором углекислого газа является РиБФ; 2) реакцию карбоксилирования РиБФ катализирует РиБФ-карбоксилаза; 3) в результате карбоксилирования РиБФ образуется шестиуглеродное соединение, которое распадается на две ФГК. ФГК восстанавливается до **триозофосфатов** (ТФ). Часть ТФ идет на регенерацию РиБФ, часть превращается в глюкозу.

Фотодыхание. Это светозависимое поглощение кислорода и выделение углекислого газа (рис. 4.9). Еще в начале прошлого века было установлено, что кислород подавляет фотосинтез. Как оказалось, для РиБФ-карбоксилазы субстратом может быть не только углекислый газ, но и кислород:



Фермент при этом называется РиБФ-оксигеназой. Кислород является конкурентным ингибитором фиксации углекислого газа. Фосфатная группа отщепляется, и фосфогликолат становится гликолатом, который растение должно утилизировать. Он поступает в пероксисомы, где окисляется до глицина. Глицин поступает в митохондрии, где окисляется до серина, при этом происходит потеря уже фиксирован-

ки. Углекислый газ фиксируется в цитоплазме клеток мезофилла, акцептор – **фосфоенолпируват** (ФЕП, 3С), в результате карбоксилирования ФЕП образуется оксалоацетат (4С). Процесс катализируется **ФЕП-карбоксилазой**. В отличие от РиБФ-карбоксилазы ФЕП-карбоксилаза обладает большим сродством к CO_2 и, самое главное, не взаимодействует с O_2 . В хлоропластах мезофилла много гран, где активно идут реакции световой фазы. В хлоропластах клеток обкладки идут реакции темновой фазы.

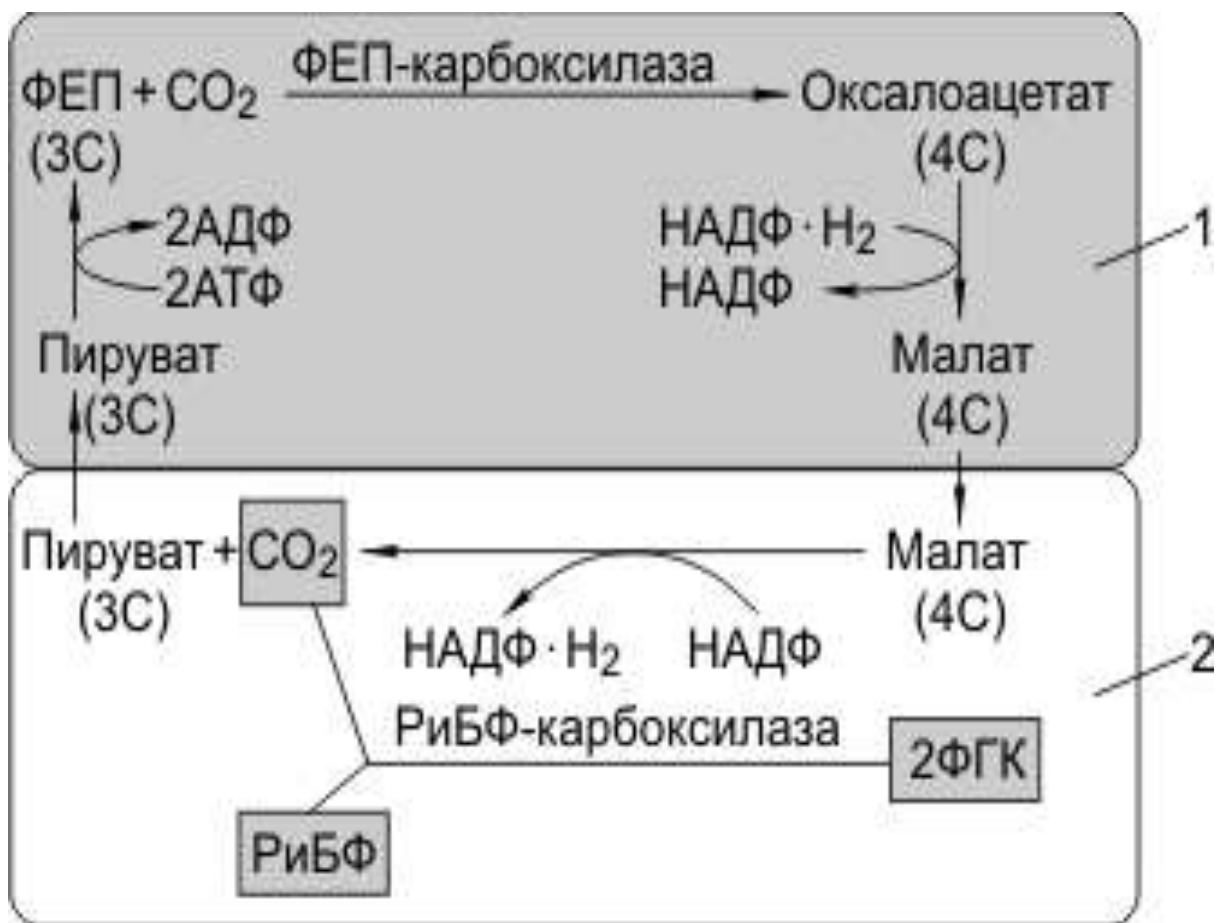


Рис. 4.10. Схема C_4 -фотосинтеза:

1 – клетка мезофилла; 2 – клетка обкладки проводящего пучка

Оксалоацетат (4С) превращается в малат, который через плазмодесмы транспортируется в клетки обкладки. Здесь он декарбоксилируется и дегидрируется с образованием пирувата, CO_2 и $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$.

Пируват возвращается в клетки мезофилла и регенерирует за счет энергии АТФ в ФЕП. CO_2 вновь фиксируется РиБФ-карбоксилазой с образованием ФГК. Регенерация ФЕП требует энергии АТФ, поэтому нужно почти вдвое больше энергии, чем при C_3 -фотосинтезе.

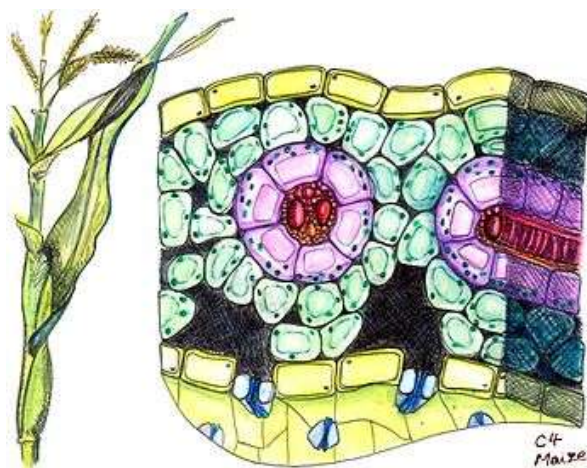


Рис. 4.11. Поперечный срез листа кукурузы (C_4 -растения)
 Красным цветом показаны клетки проводящего пучка, фиолетовым – клетки обкладки, а бирюзовым – клетки мезофилла

Значение фотосинтеза. Благодаря фотосинтезу, ежегодно из атмосферы поглощаются миллиарды тонн углекислого газа, выделяются миллиарды тонн кислорода; фотосинтез является основным источником образования органических веществ. Из кислорода образуется озоновый слой, защищающий живые организмы от коротковолновой ультрафиолетовой радиации.

При фотосинтезе зеленый лист использует лишь около 1% падающей на него солнечной энергии, продуктивность составляет около 1 г органического вещества на 1 м² поверхности в час.

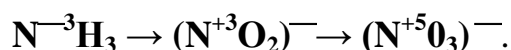
Сравнительная характеристика фотосинтеза и дыхания эукариот приведена в таблице 4.2.

4.5.2. Хемосинтез

Хемосинтез (хемоавтотрофия) – процесс синтеза органических соединений из неорганических (CO_2 и др.) за счет химической энергии окисления неорганических веществ (соединения серы, водорода, железа, азота и др.).

К хемосинтезу способны только хемосинтезирующие бактерии: нитрифицирующие, водородные, железобактерии, серобактерии и др. Они окисляют соединения азота, железа, серы и других элементов. Все хемосинтетика – облигатные аэробы, так как используют кислород воздуха.

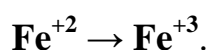
Нитрифицирующие бактерии окисляют соединения азота:



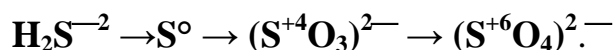
Сравнительная характеристика фотосинтеза и дыхания эукариот

Признак	Фотосинтез	Дыхание
Уравнение реакции	$6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{Энергия света} \longrightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \longrightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{Энергия (АТФ)}$
Исходные вещества	Углекислый газ, вода	Органические вещества, кислород
Продукты реакции	Органические вещества, кислород	Углекислый газ, вода
Значение в круговороте веществ	Синтез органических веществ из неорганических	Разложение органических веществ до неорганических
Превращение энергии	Превращение энергии света в энергию химических связей органических веществ	Превращение энергии химических связей органических веществ в энергию макроэргических связей АТФ
Важнейшие этапы	Световая и темновая фаза (включая цикл Кальвина)	Неполное окисление (гликолиз) и полное окисление (включая цикл Кребса)
Место протекания процесса	Хлоропласты	Гиалоплазма (неполное окисление) и митохондрии (полное окисление)

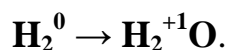
Железобактерии превращают закисное железо в окисное:



Серобактерии окисляют соединения серы:



Водородные бактерии окисляют свободный водород до воды:



Высвобождающаяся в ходе реакций окисления энергия запасается бактериями в виде молекул АТФ и используется для синтеза органических соединений, который протекает сходно с реакциями темновой фазы фотосинтеза.

Хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в биосфере, участвуя в круговороте веществ. Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак, образующийся при гниении органических веществ, до

нитратов и нитритов, которые доступны для растений. Серобактерии образуют серные месторождения, участвуют в разрушении горных пород, очистке сточных вод. Железобактерии образуют болотную железную руду $\text{Fe}(\text{OH})_2$.

Контрольные вопросы и задания

1. Как классифицируют живые организмы в зависимости от типа питания?
2. Что такое метаболизм? Охарактеризуйте две составные части метаболизма живых организмов: катаболизм и анаболизм.
3. Какова роль АТФ в метаболизме?
4. На какие группы делят живые организмы по отношению к свободному кислороду?
5. Осветите основные этапы энергетического обмена.
6. Что такое фотосинтез? Из каких фаз состоит этот процесс?
7. Расскажите о хемосинтезе.

ГЛАВА 5

РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

5.1. Воспроизведение клеток

5.1.1. Хромосомный набор

Совокупность хромосом, содержащихся в ядре, называется **хромосомным набором**. Для каждого вида живых организмов число хромосом в клетке и их форма постоянны.

В соматических клетках, содержащих двойной (*диплоидный*) набор хромосом ($2n$), хромосомы представлены парами. Хромосомы, принадлежащие к одной паре, называют *гомологичными*. Хромосомы разных пар (*негомологичные*) различаются по размерам, форме, месту расположения первичных и вторичных перетяжек.

В половых клетках, содержащих одинарный (*гаплоидный*) набор хромосом (n), хромосомы представлены в единственном числе и не имеют пары в виде гомологичной хромосомы.

5.1.2. Клеточный цикл

Клеточный цикл (жизненный цикл клетки) – период существования клетки от момента ее возникновения в результате деления материнской клетки до ее собственного деления или смерти. Продолжительность клеточного цикла зависит от типа клетки, ее функционального состояния и условий среды. Клеточный цикл включает период покоя и митотический цикл.

Период покоя (G_0). В этот период клетка выполняет свои функции и избирает дальнейшую судьбу – либо погибает, либо возвращается в митотический цикл. В непрерывно размножающихся клетках клеточный цикл совпадает с митотическим циклом, а период покоя отсутствует.

Митотический цикл. Он состоит из четырех периодов: пресинтетического (постмитотического) – G_1 , синтетического – S , постсинтетического (премитотического) – G_2 , митоза – M (рис. 5.1). Первые три периода – подготовка клетки к делению (интерфаза), четвертый период – само деление (митоз).

Интерфаза состоит из трех периодов. В первый период (G_1) увеличиваются объем цитоплазмы и число органоидов, происходит рост клетки после предыдущего деления.

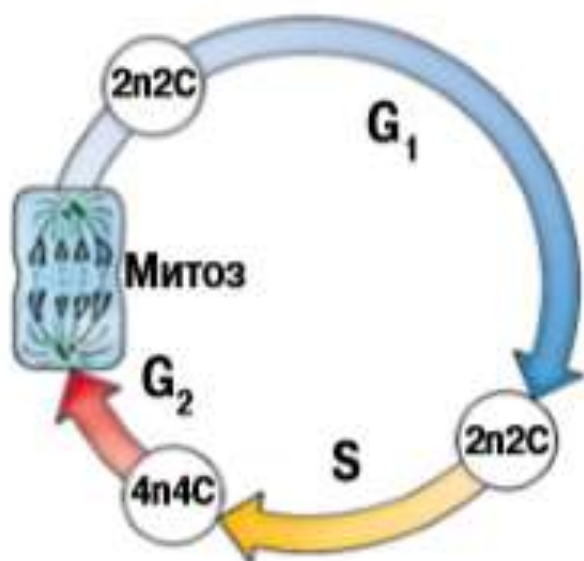


Рис. 5.1. Митотический цикл:
 G_1 – пресинтетический период;
 S – синтетический период,
 G_2 – постсинтетический период

Во втором периоде (S) происходят удвоение генетического материала (репликация ДНК), синтез белковых молекул, с которыми связывается ДНК, и превращение каждой хромосомы в две хроматиды. В третьем периоде (G_2) усиливаются процессы биосинтеза, происходит деление митохондрий и хлоропластов, удваиваются центриоли.

5.1.3. Деление эукариотических клеток

Основой размножения и индивидуального развития организмов является деление клетки.

Описано три типа деления эукариотических клеток:

1. *Амитоз* – прямое деление.
2. *Митоз* – не прямое деление.
3. *Мейоз* – редукционное деление.

Амитоз – редкий способ деления клетки, характерный для стареющих или опухолевых клеток. При амитозе ядро делится путем перетяжки, и равномерное распределение наследственного материала не обеспечивается. После амитоза клетка не способна вступать в митотический цикл.

5.1.3.1. Митоз

Митоз – тип деления клеток, в результате которого дочерние клетки получают генетический материал, идентичный тому, который содержался в материнской клетке. Стадии митоза представлены на рисунке 5.2.

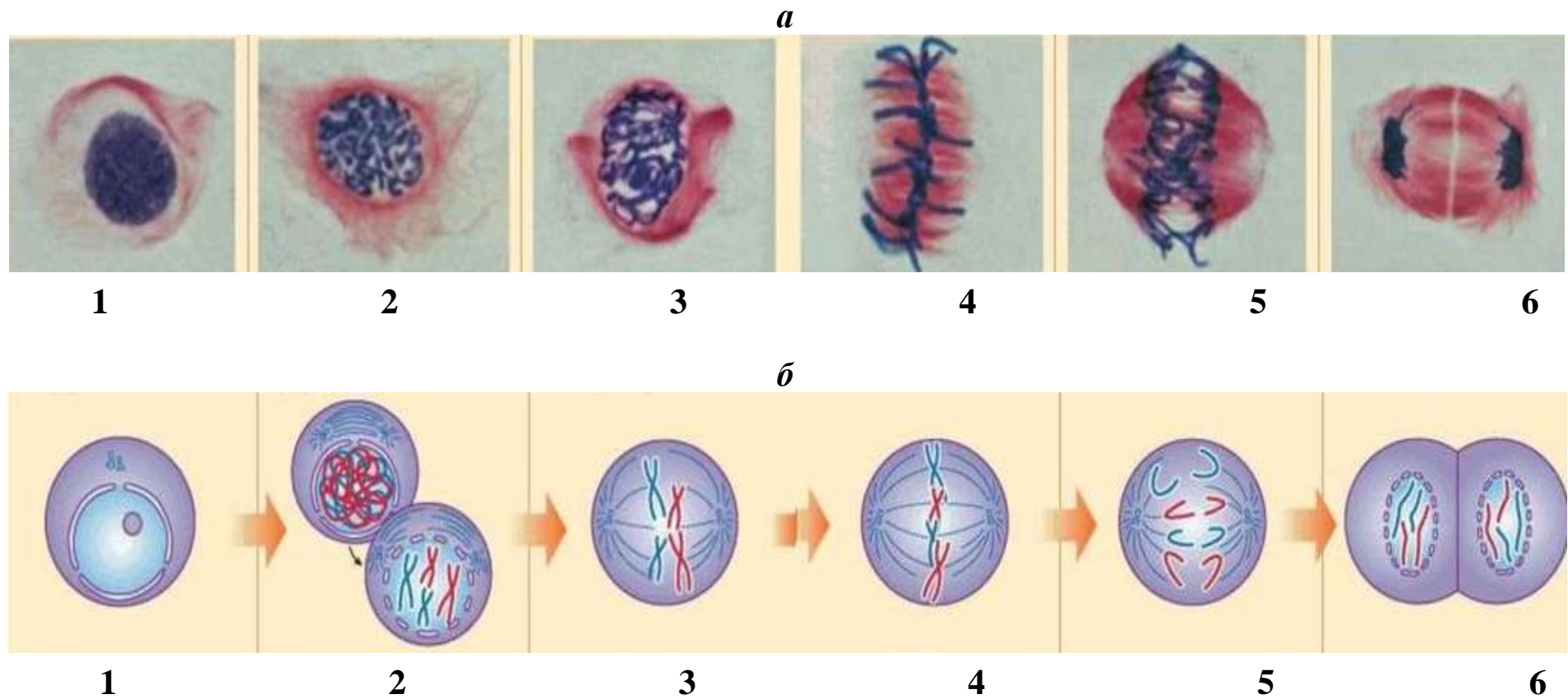


Рис. 5.2. Стадии митоза:

a – микрофотографии; б – схематическое изображение:

1 – интерфаза, 2 – профаза, 3 – ранняя метафаза, 4 – метафаза, 5 – анафаза, 6 – телофаза

1. Профаза – хромосомы спирализуются, центриоли (у животных клеток) расходятся к полюсам клетки, распадается ядерная оболочка, исчезают ядрышки, и начинает формироваться веретено деления.

2. Метафаза – хромосомы, состоящие из двух хроматид, прикрепляются своими центромерами к нитям веретена деления. При этом все они располагаются в экваториальной плоскости. Эта структура называется *метафазной пластинкой*.

3. Анафаза – центромеры делятся и нити веретена деления растягивают отделившиеся друг от друга хроматиды к противоположным полюсам. Теперь разделенные хроматиды называются *дочерними хромосомами*.

4. Телофаза – дочерние хромосомы достигают полюсов клетки, деспирализуются, нити веретена деления разрушаются, вокруг хромосом образуется ядерная оболочка, ядрышки восстанавливаются. Два образовавшихся ядра генетически идентичны. После этого следует *цитокinesis* (деление цитоплазмы), в результате которого образуется две *дочерние клетки*. Органоиды распределяются между ними более или менее равномерно.

Биологическое значение митоза. В результате митоза достигается генетическая стабильность; увеличивается число клеток в организме; происходит рост организма; возможны явления регенерации и бесполого размножения у некоторых организмов.

5.1.3.2. Мейоз

Мейоз – тип деления клеток, сопровождающийся редукцией числа хромосом. В результате из первично диплоидных клеток образуются гаплоидные. Мейоз также можно рассматривать и как специфичный вариант клеточной дифференцировки. Таким способом образуются половые клетки (гаметы) и споры.

Гамета – клетка, способная сливаться с другой гаметой с образованием диплоидной клетки (зиготы), дающей новый организм.

Спора – клетка, способная самостоятельно развиваться в новый организм.

В результате процесса мейоза из одной диплоидной клетки образуется 4 гаплоидных (гаметы или споры). У большинства организмов мейоз протекает принципиально сходно. Он состоит из двух последовательных делений (рис. 5.3): *редукционное деление (мейоз-I)* и *эквационное деление (мейоз-II)*.

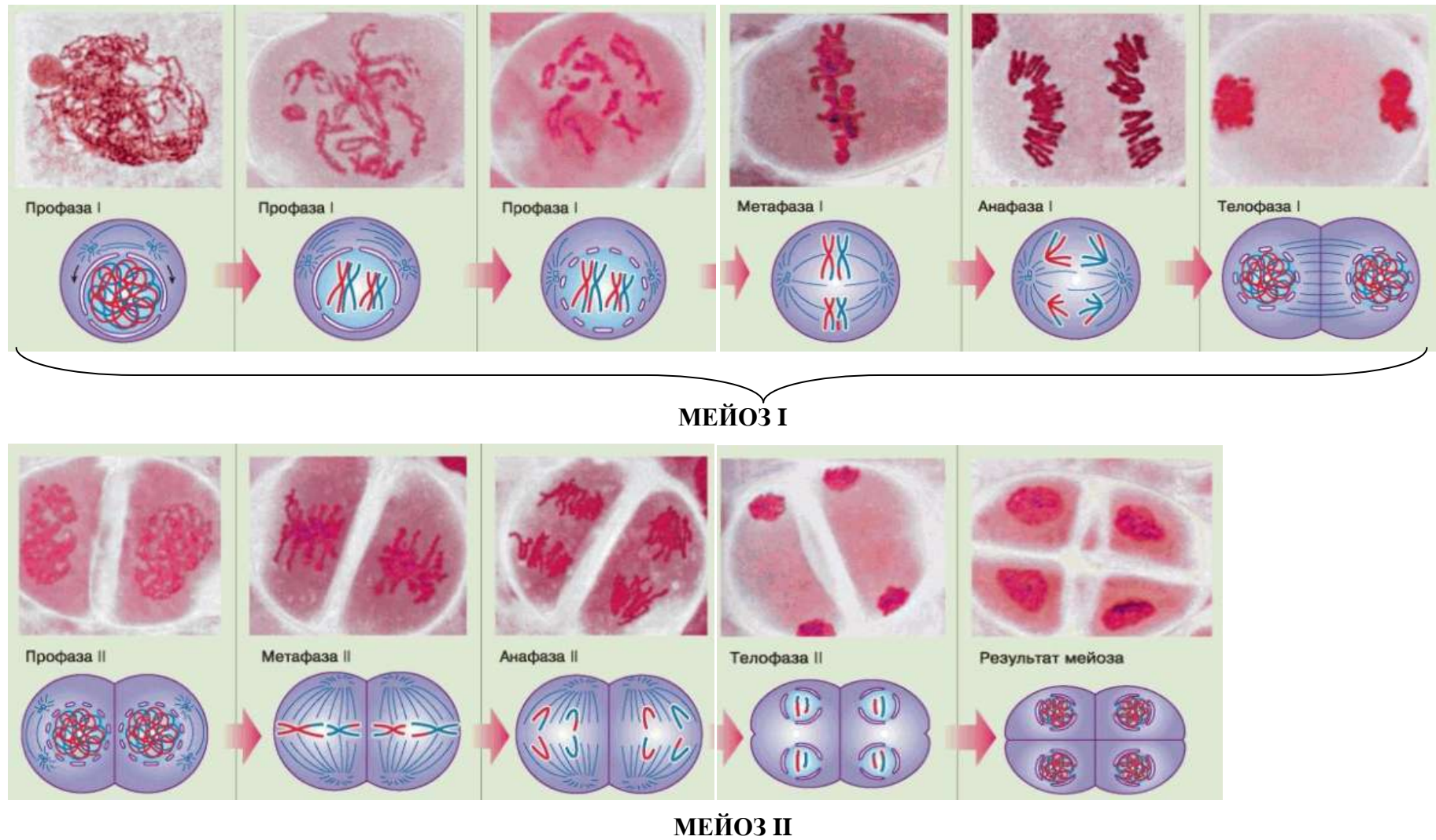


Рис. 5.3. Основные стадии мейоза:

а – микрофотографии; б – схематическое изображение

Так, из одной диплоидной клетки, делящейся мейотически, образуется четыре гаплоидных. В каждом из них различают 4 фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Таким образом, весь процесс мейоза условно можно разбить на 8 этапов, плавно переходящих один в другой. Если другие пути на специализацию начинаются после М-периода клеточного цикла, то мейоз начинается после S-периода, т.е. после репликации хромосом.

Стадии мейоза. Профаза-I (профаза первого мейотического деления). Наиболее сложная, длительная и важная стадия мейоза. Помимо процессов, аналогичных процессам профазы митоза (спирализация хромосом, разрушение ядерной мембраны, исчезновение ядершка, образование веретена деления), определяющее значение для всего последующего процесса имеет *конъюгация гомологичных хромосом (синапсис)*, когда гомологичные хромосомы, представленные двумя хроматидами, сближаются и «слипаются» друг с другом. Соединенные пары гомологов называются **бивалентами**.

Гомологичные хромосомы связывает особая структура, образованная из белков кариоплазмы – **синаптонемный комплекс (СК)**. В бивалентах гомологичные хромосомы могут обмениваться гомологичными участками. Такой процесс называется **кроссинговером**. Механизм кроссинговера довольно сложен. Кроссинговер вносит большой вклад в повышение генетического разнообразия, играет важную эволюционную роль и активно изучается на протяжении всей истории генетики. Однако до сих пор он сохраняет свои загадки.

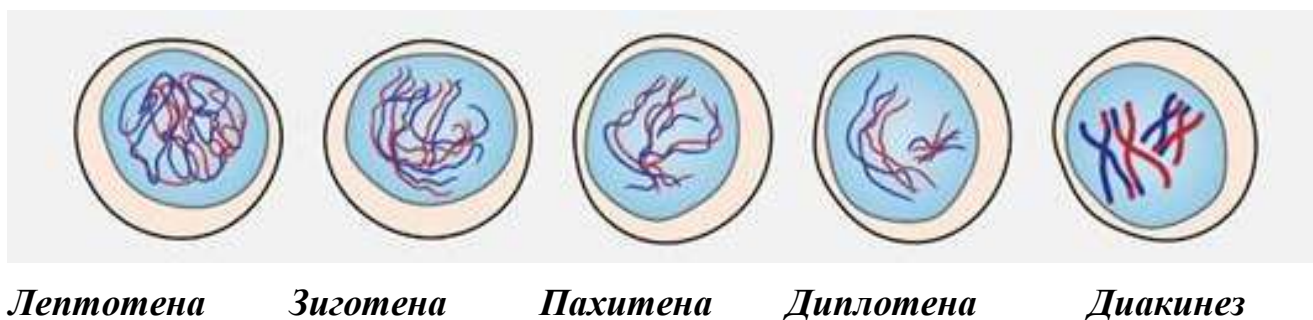


Рис. 5.4. Этапы профазы первого мейотического деления

В связи с длительностью и многообразием процессов профазы-I ее обычно подразделяют на 5 подстадий (рис. 5.4.):

Лептотена – начало спирализации и уплотнения хромосом.

Зиготена – начало (с отдельных участков) и завершение синапсиса гомологичных хромосом. Происходит формирование СК.

Пахитена – укорочение и утолщение бивалентов (стадия толстых нитей).

Диплотена – гомологичные хромосомы бивалентов начинают расходиться (разрушается СК), но они связаны в нескольких зонах контакта – *хиазмах*. Число хиазм в биваленте может быть различным (обычно 2-3), в длинных хромосомах больше, чем в коротких. Хиазмы часто показывают, что между хроматидами происходит кроссинговер (рис. 5.5).

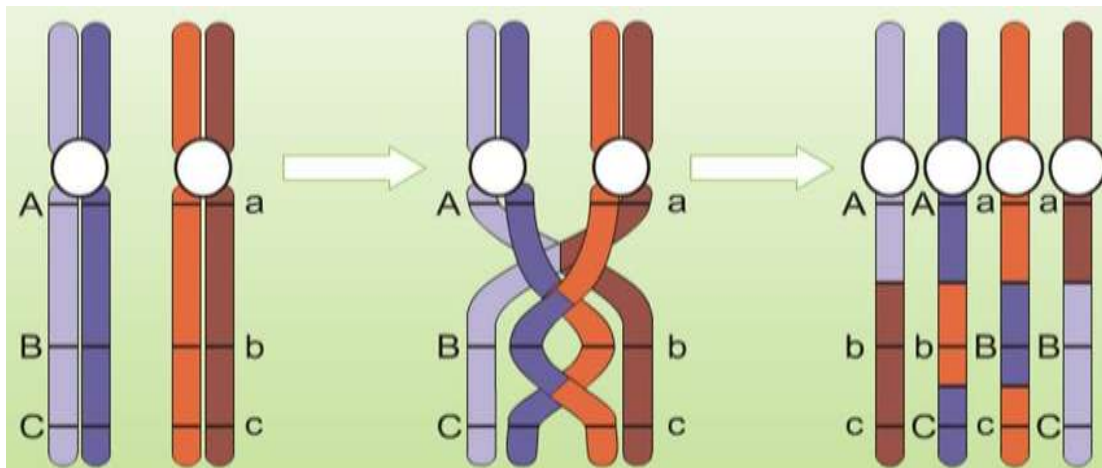


Рис. 5.5. Схема кроссинговера

Диакинез – хромосомы достигают максимальной спирализации. Исчезают хиазмы, и к концу диакинеза хромосомы остаются связанными только в теломерных участках.

В конце профазы-I центриоли расходятся к полюсам клетки.

Метафаза-I. Завершается формирование веретена деления. Биваленты концентрируются в экваториальной плоскости клетки.

Анафаза-I. Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных общей центромерой.

Телофаза-I. Обычно очень короткая. У полюсов клетки группируются гаплоидные наборы хромосом, в которых представлен только один из пары гомологов. Восстанавливаются структура ядра и ядерная мембрана. Происходит частичная деспирализация хромосом. В конце телофазы-I наступает цитокинез и образуются две клетки с гаплоидным набором хромосом.

После завершения *первого мейотического деления* следует короткая интерфаза *второго мейотического деления*. Причем на этой стадии репликации (удвоения) ДНК не происходит и, следовательно,

диплоидность не восстанавливается. Мейоз-II проходит по типу обычного митоза.

Профаза-II. Частично деспирализованные хромосомы хорошо различимы. Начинается процесс обратной спирализации хромосом. Разрушается ядерная мембрана, формируется веретено деления, центриоли начинают расходиться к полюсам клетки.

Метафаза-II. Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости. Центромеры прикрепляются к микротрубочкам образованного веретена деления.

Анафаза-II. Происходит разделение центромер, и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. Дочерние хромосомы направляются к полюсам клетки.

Телофаза-II. Формируются новые ядра с гаплоидным набором хромосом. Хромосомы деконденсируются. Наступает цитокинез.

Биологическое значение мейоза заключается в обеспечении постоянства числа хромосом на протяжении поколений при половом размножении. Важным следствием мейоза является обеспечение генетического разнообразия гамет в результате рекомбинации хромосом и кроссинговера.

Механизм распределения неядерных генетических структур (митохондрий, хлоропластов) при митозе и мейозе пока неизвестен.

Различия между митозом и мейозом отражены на рисунке 5.7.

5.1.4. Деление прокариотических клеток

У прокариот митоза и мейоза нет. Бактерии размножаются бесполом путем с помощью *деления клетки*, образования *перетяжек* (или *перегородок*) (рис. 5.6), реже – *почкованием*.



Рис. 5.6. Схема деления прокариотической клетки

Этим процессам предшествует удвоение кольцевой молекулы ДНК. Кроме того, для бактерий характерен половой процесс – *конъюгация*. При конъюгации по специальному каналу, образуемому между двумя клетками, фрагмент ДНК одной клетки передается другой клетке, т.е. изменяется наследственная информация, содержащаяся в ДНК обеих клеток. Поскольку число бактерий при этом не увеличивается, для корректности используют понятие «половой процесс», но не «половое размножение».

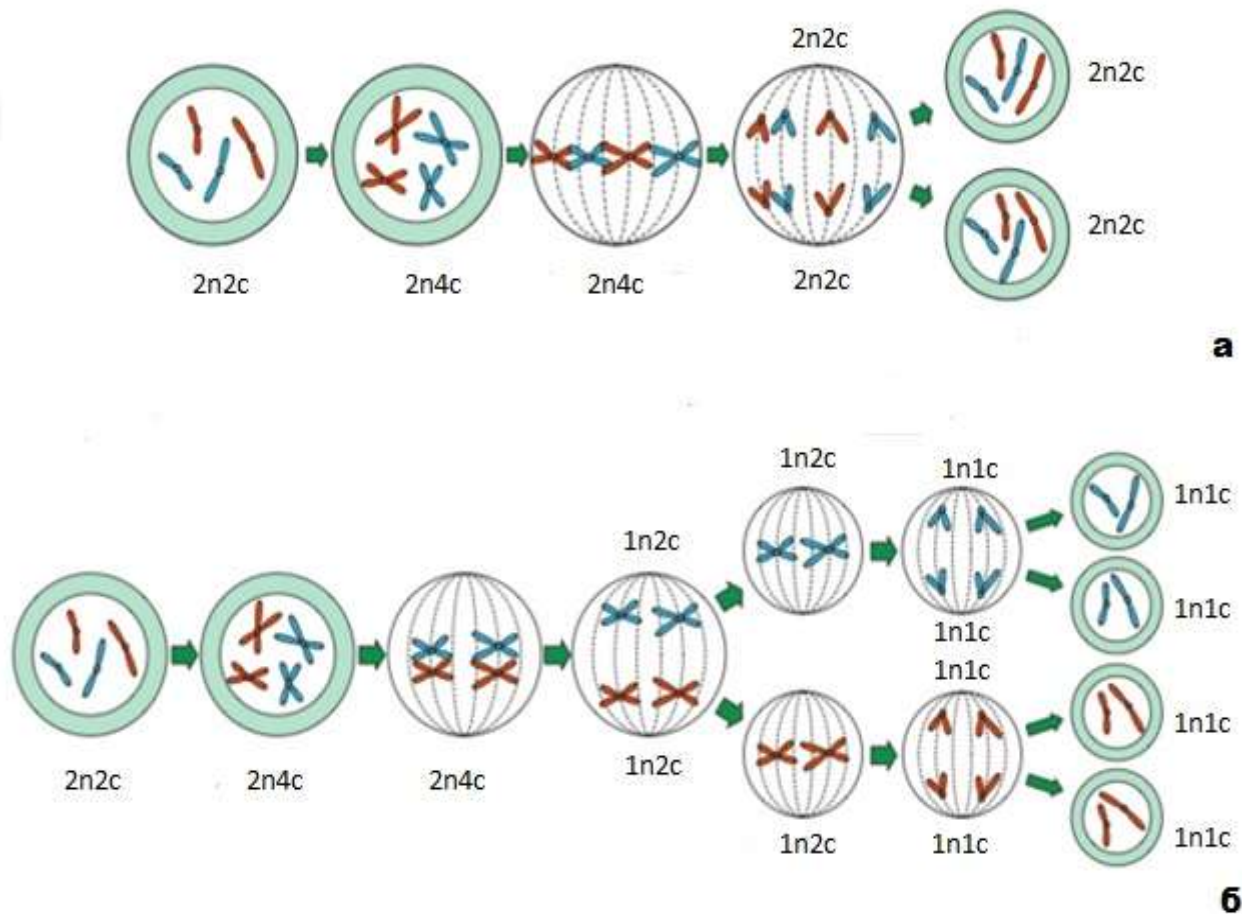


Рис. 5.7. Различия в распределении наследственного материала при митозе (а) и мейозе (б)

5.2. Размножение организмов

Размножение – способность живых существ воспроизводить себе подобных. При этом обеспечиваются непрерывность и преемственность жизни.

Принято различать бесполое и половое размножение. Процесс **полового размножения** обычно осуществляется между двумя физиологически различными особями – мужской и женской. Они формируют особые *половые клетки (гаметы)*, при слиянии которых образу-

ется *зигота*. При этом геномы родительских клеток смешиваются, поэтому потомки генетически отличаются от каждого из родителей и друг от друга. У гермафродитов половое размножение может происходить с участием только одной особи, но только в случаях отсутствия второй особи этого вида, поскольку получение генетической информации от двух разных организмов эволюционно более предпочтительно.

В процессе *бесполого размножения* участвует только одна особь. Образования гамет не происходит. Организм либо просто делится на две или более частей, либо формирует специальные структуры, из которых восстанавливаются новые индивиды, генетически идентичные материнской особи.

Бесполое размножение возникло раньше полового. Оно обеспечивает воспроизведение большого числа идентичных особей и более выгодно в относительно постоянных условиях.

Половое размножение появилось более 3 млрд лет назад. При половом размножении происходит объединение генетической информации от двух особей одного вида (родителей) в наследственном материале потомка. Следовательно, биологическое значение полового размножения заключается не только в самовоспроизведении особей, но и в обеспечении биологического разнообразия видов, их адаптивных возможностей и эволюционных перспектив. Это делает половое размножение биологически более прогрессивным, чем бесполое.

5.2.1. Бесполое размножение

Основными формами бесполого размножения являются деление, спорообразование, почкование, фрагментация и вегетативное размножение. В двух первых случаях новый организм образуется из одной клетки родительской особи, в остальных – из группы клеток.

Деление. Самая простая форма бесполого размножения. Свойственна одноклеточным организмам. Исходная материнская клетка делится на две или несколько более или менее одинаковых дочерних клеток (рис. 5.8). Множественное деление, когда одна материнская клетка дает начало более чем двум дочерним клеткам, называется *миозогонией* (рис. 5.9)

Спорообразование, споруляция. Это форма размножения посредством спор. Встречается у всех растений, грибов и некоторых простейших. *Спора* – мелкая гаплоидная клетка, покрытая защитным

покровом (споровой оболочкой), позволяющим переносить действие различных неблагоприятных факторов среды.

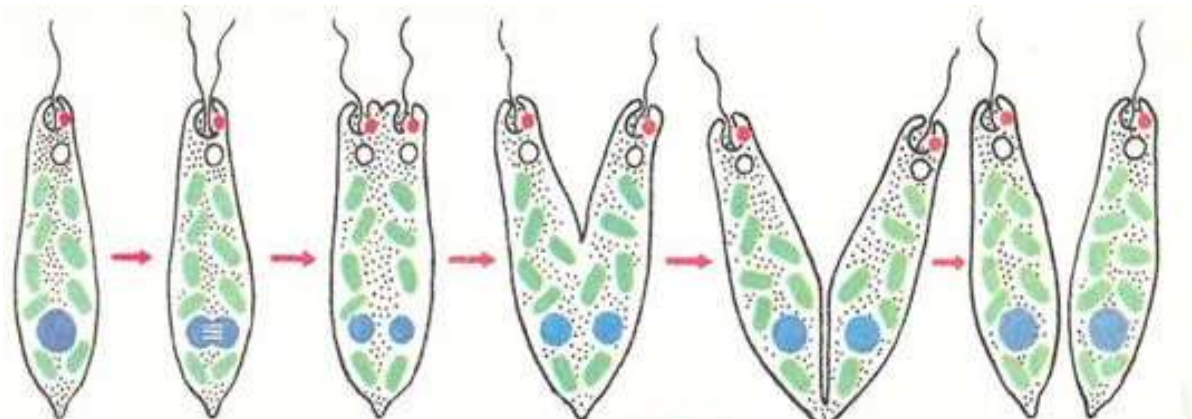


Рис. 5.8. Деление эвлены зеленой

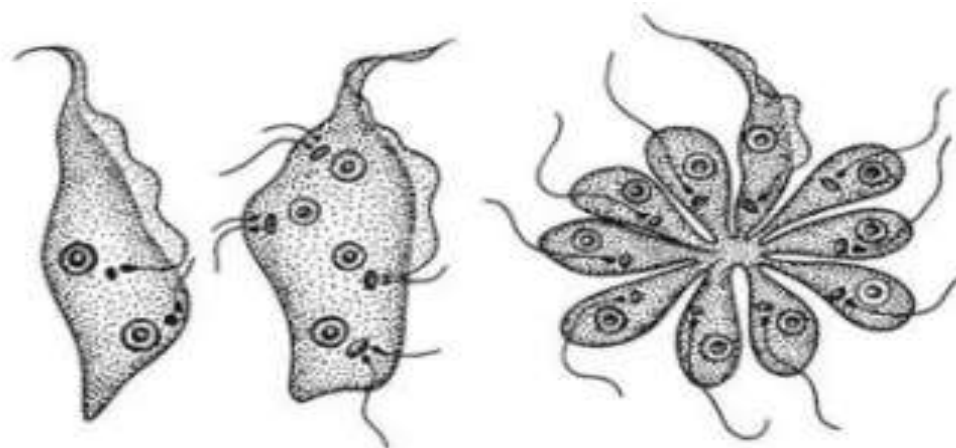


Рис. 5.9. Шизогония

У многих растений процесс образования спор (спорогенез) осуществляется в особых мешковидных структурах – спорангиях. У многих организмов споры служат не только для размножения, но и для расселения. Споры большинства организмов неподвижны и распространяются пассивно. Но у некоторых водорослей и грибов споры имеют жгутики (*зооспоры*) и способны активно передвигаться.

Почкование. На теле материнской особи появляется небольшой вырост (почка), а затем происходит отделение (отпочковывание) дочерней особи. Почкование характерно для кишечнополостных (рис. 5.10). Почкование многоклеточных организмов не следует путать с формой деления клетки одноклеточных (рис. 5.11).

Фрагментация. Заключается в распаде тела многоклеточного организма на две или более частей, которые затем превращаются в

самостоятельные особи. Фрагментация возможна благодаря *регенерации* – восстановлению утраченных частей тела. Она свойственна для плоских, ленточных и кольчатых червей, иглокожих (рис. 5.12).

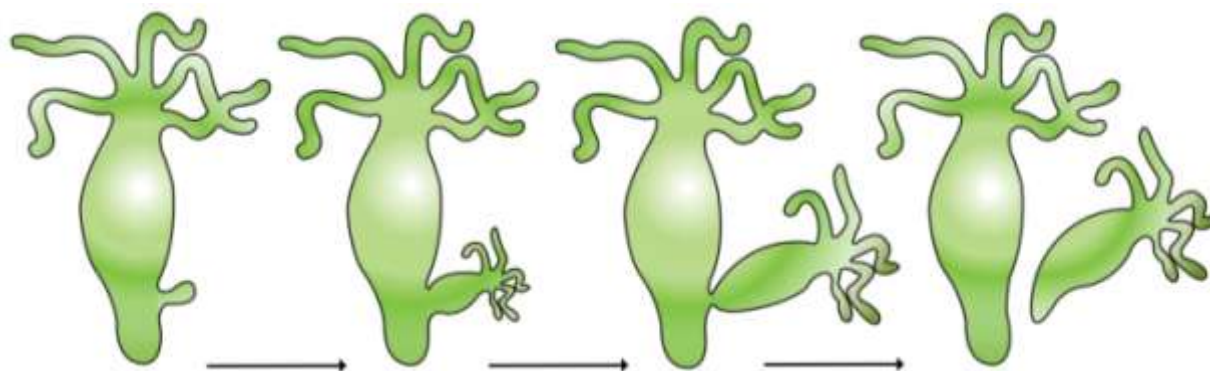


Рис. 5.10. Почкование гидры

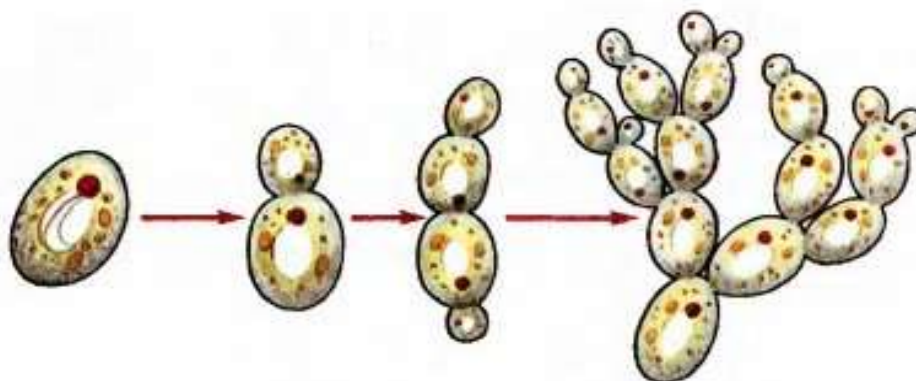


Рис. 5.11. Почкование дрожжевых грибов

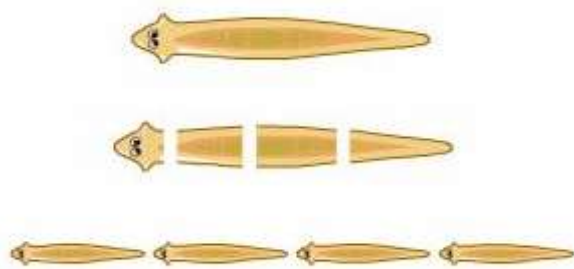


Рис. 5.12. Фрагментация планарии

Вегетативное размножение. Характерно для многих групп растений – от водорослей до цветковых. От материнского организма отделяется достаточно хорошо дифференцированная часть (отводки, усы, корневые отпрыски, поросль) или же образуются особые структуры, специально предназначенные для вегетативного размножения (луковицы, клубни, корневища и др.) (рис. 5.13).



Рис. 5.13. Вегетативное размножение растений:

1 – вегетативное размножение земляники надземными ползучими побегами; 2 – подземные клубни картофеля; 3 – «откидыши» молодила; 4 – луковички в соцветии дикого лука; 5 – луковички-детки в луковичке; 6 – корневище осоки; 7 – корневище ириса (касатки); 8 – элодея, размножающаяся частями побегов

Клонирование. Искусственный способ размножения, не встречающийся в естественных условиях. *Клон* – совершенно одинаковое в генетическом отношении потомство, полученное в результате имплантации ядра соматической клетки донора в яйцеклетку. Таким образом, получают зиготу, минуя «классическое» оплодотворение.

5.2.2. Половое размножение

Половое размножение характерно для подавляющего большинства живых существ. Оно включает четыре основных процесса: 1) *гаметогенез* – образование половых клеток (гамет); 2) *оплодотворение* – слияние гамет и образование зиготы; 3) *эмбриогенез* – дробление зиготы и формирование зародыша; 4) *постэмбриональный период* – рост и развитие организма в послезародышевый период.

5.2.2.1. Половые клетки

Гаметы – половые клетки, при слиянии которых образуется зигота, из которой развивается новая особь. Гаметы имеют вдвое меньше хромосом, чем остальные клетки тела (соматические клетки). Они не способны делиться в отличие от большинства соматических клеток. Различают женские и мужские половые клетки. Половая принадлежность у высших форм (например, у позвоночных) определяется на генетическом уровне.

Мужские гаметы. Их называют **сперматозоидами** (если они подвижны) или **спермиями** (если они лишены жгутикового аппарата и не способны активно передвигаться). Сперматозоиды имеют очень маленькие размеры. Они состоят из головки, шейки, средней части и хвоста (рис. 5.14). В головке располагается ядро, содержащее ДНК. На переднем конце головки имеется **акросома** – видоизмененный аппарат Гольджи, который содержит литические ферменты для растворения оболочки яйцеклетки при оплодотворении. Хвост образован микротрубочками и служит для передвижения сперматозоида.

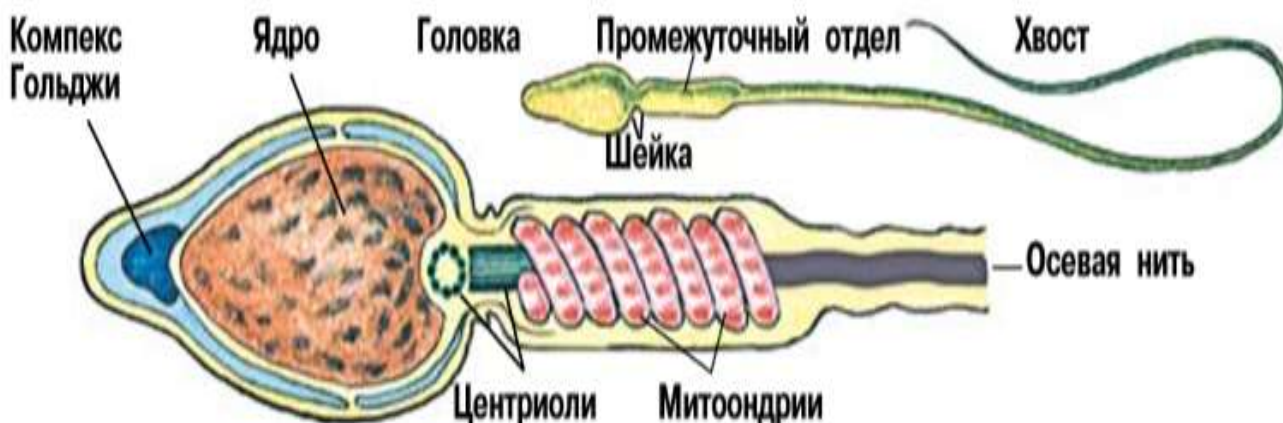


Рис. 5.14. Строение сперматозоида млекопитающих

Женские гаметы. Они носят название **яйцеклеток**. Яйцеклетки чаще всего неподвижны и имеют сферическую форму (рис. 5.15). Яйцеклетка содержит ядро и цитоплазму с набором различных органоидов и запасом питательных веществ для развития зародыша. Поэтому яйцеклетки как правило намного крупнее сперматозоидов и соматических клеток. Например, диаметр яйцеклеток человека достигает 200 мкм, в то время как длина сперматозоидов – около 60 мкм. Очень крупные размеры имеют яйцеклетки животных, эмбриональное развитие которых происходит вне тела матери, – птиц, рептилий, амфибий, рыб и др.

Так, у курицы диаметр яйцеклетки (яйца без белковой оболочки) – более 30 мм, у некоторых акул – 50-70 мм, а у страуса – 80 мм.

Яйцеклетки покрыты оболочками. По происхождению оболочки делят на первичные, вторичные и третичные. Первичная оболочка яйцеклетки является производной цитоплазмы и называется желточной. Она характерна для яйцеклеток всех животных. Вторичные оболочки образуются за счет деятельности клеток, питающих яйцеклетку. Они характерны, например, для членистоногих (хитиновая оболочка). Третичные оболочки возникают в результате деятельности желез половых путей. К третичным относятся скорлупная, подскорлупная, белковая оболочки яиц птиц и пресмыкающихся, студенистая оболочка яйцеклеток земноводных. Оболочки яйцеклеток выполняют защитные функции и обеспечивают обмен веществ с окружающей средой.

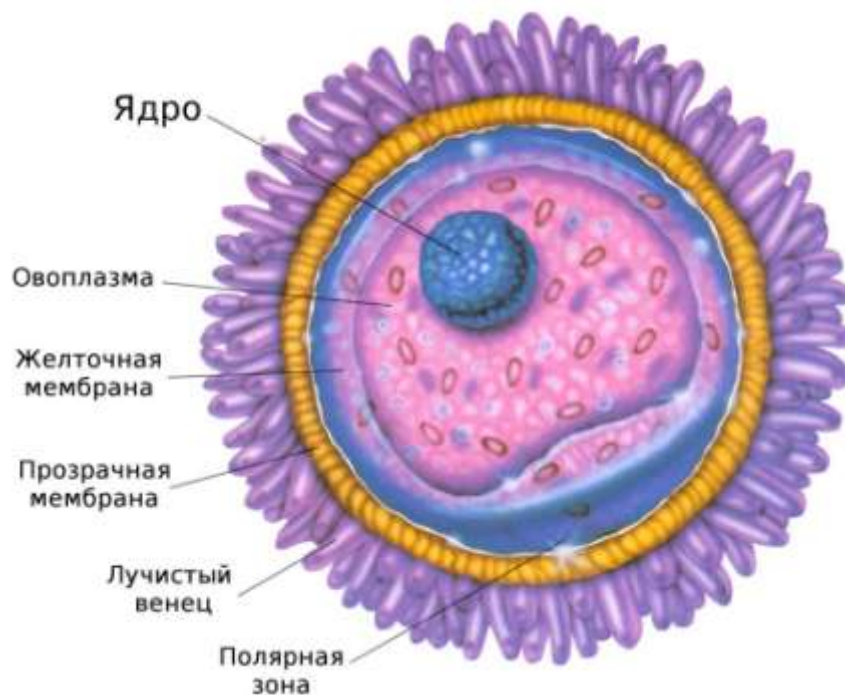


Рис. 5.15. Строение яйцеклетки млекопитающих

Типы яйцеклеток. Яйцеклетки разных организмов отличаются друг от друга. В зависимости от количества в яйцеклетке желтка их делят на алецитальные, олиголецитальные, мезолецитальные, полилецитальные. В зависимости от характера распределения желтка различают гомо- или изолецитальные, телолецитальные, центролецитальные яйцеклетки.

Изолецитальные (гомолецитальные) яйцеклетки относительно мелкие с небольшим количеством равномерно распределенного

желтка. Ядро в них располагается ближе к центру. Встречаются у червей, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, иглокожих, ланцетника.

Умереннотелолецитальные яйцеклетки осетровых рыб и земноводных имеют диаметр около 1,5-2 мм и содержат среднее количество желтка, основная масса которого сосредоточена на одном из полюсов (вегетативном). На противоположном полюсе (анимальном), где желтка мало, находится ядро яйцеклетки.

Резкотелолецитальные яйцеклетки некоторых рыб, пресмыкающихся, птиц и яйцекладущих млекопитающих содержат очень много желтка, занимающего почти весь объем цитоплазмы яйцеклетки. На анимальном полюсе находится зародышевый диск с активной, лишенной желтка цитоплазмой. Такие яйцеклетки очень крупные – диаметр 10-15 мм и более.

Центролецитальные яйцеклетки характеризуются концентрацией желтка вокруг ядра, расположенного в центре, а периферические слои лишены питательных веществ. Характерны для насекомых.

Алецитальные яйцеклетки практически лишены желтка, имеют микроскопически малые размеры (диаметр 0,1-0,3 мм). Характерны для плацентарных млекопитающих, в том числе и для человека.

5.2.2.2. Образование половых клеток

Процесс образования половых клеток – *гаметогенез* – протекает в половых железах (гонадах). У высших животных женские гаметы образуются в *яичниках*, мужские – в *семенниках*. Процесс образования сперматозоидов называют *сперматогенезом*; яйцеклеток – *оогенезом*.

Гаметогенез делят на несколько фаз: размножения, роста, созревания и выделяемую при сперматогенезе – фазу формирования (рис. 5.16). **Фаза размножения.** Характеризуется многократными митотическими делениями клеток стенки семенника или яичника, приводящими к образованию многочисленных *сперматогоний* и *оогоний*. Эти клетки, как и все клетки тела, диплоидны. Фаза размножения у мужчин начинается с наступлением половой зрелости и продолжается постоянно в течение почти всей жизни. В женском организме размножение оогоний начинается в эмбриогенезе и завершается к третьему году жизни.

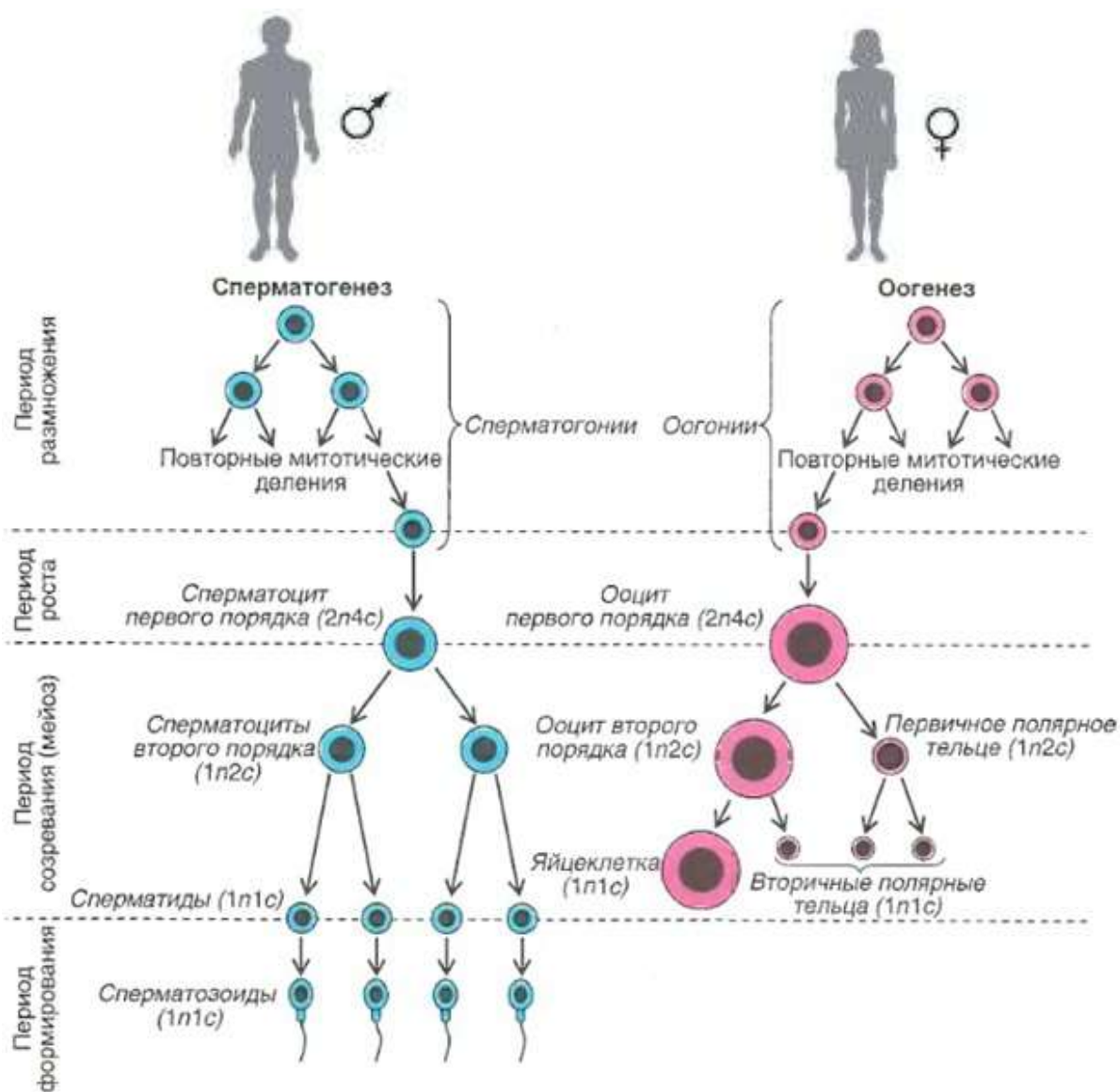


Рис. 5.16. Гаметогенез у человека

Фаза роста. Сопровождается увеличением объема цитоплазмы клеток, накоплением ряда веществ, необходимых для дальнейших делений, репликацией ДНК и удвоением хромосом. В фазе роста клетки получают название *сперматоцитов I порядка* и *ооцитов I порядка*. Фаза роста более выражена в оогенезе, поскольку ооциты I порядка накапливают значительные количества питательных веществ.

Фаза созревания. Характеризуется мейозом. При сперматогенезе в результате I мейотического деления образуются два одинаковых *сперматоцита II порядка*, каждый из которых после второго деления мейоза формирует по две *сперматиды*.

При оогенезе профазы первого мейотического деления осуществляется еще в эмбриональном периоде, а остальные события мейоза

продолжаются после полового созревания организма. Каждый месяц в одном из яичников половозрелой женщины созревает одна яйцеклетка. При этом завершается первое деление мейоза, образуются крупный *ооцит II порядка* и *первое полярное* (направительное) *тельце*, которые вступают во второе деление мейоза. На стадии метафазы второго мейотического деления ооцит II порядка овулирует – выходит из яичника в брюшную полость, откуда попадает в яйцевод. Дальнейшее созревание его возможно лишь после слияния со сперматозоидом. Если оплодотворения не происходит, ооцит II порядка погибает и выводится из организма. В случае оплодотворения он завершает второе мейотическое деление, образуя зрелую яйцеклетку – *ооциду* – и *второе полярное тельце*. Полярные тельца никакой роли в оогенезе не играют и, в конце концов, погибают. Таким образом, в результате фазы созревания из каждой диплоидной клетки формируются гаплоидные клетки: при сперматогенезе – четыре сперматиды, при оогенезе – одна ооцида и три полярных тельца.

Фаза формирования. Характерна только для сперматогенеза. Суть ее состоит в том, что сперматиды приобретают свойственную сперматозоидам морфологию и подвижность.

5.2.2.3. Оплодотворение

Оплодотворение – процесс слияния мужской и женской половых клеток (гамет), в результате которого образуется оплодотворенная яйцеклетка (зигота), т.е. из двух гаплоидных гамет образуется одна диплоидная клетка (зигота).

Виды оплодотворения: 1) *наружное*, когда половые клетки сливаются вне организма; 2) *внутреннее*, когда половые клетки сливаются внутри половых путей особи; 3) *перекрестное*, когда объединяются половые клетки разных особей; 4) *самооплодотворение* – при слиянии гамет, продуцируемых одним и тем же организмом; 5) *моноспермия*; 6) *полиспермия*.

Для большинства видов животных, обитающих или размножающихся в воде, свойственно наружное перекрестное оплодотворение, которое осуществляется по типу моноспермии. Подавляющее большинство наземных животных и некоторые водные виды имеют внутреннее перекрестное оплодотворение, причем для части птиц и

рептилий характерна полиспермия. Самооплодотворение встречается среди гермафродитов, да и то в исключительных случаях. Моноспермия или полиспермия – все зависит от числа сперматозоидов, оплодотворяющих одну яйцеклетку.

У человека процесс оплодотворения происходит в маточной трубе, куда после овуляции попадает ооцит II порядка и могут находиться многочисленные сперматозоиды. При контакте с яйцеклеткой акросома сперматозоида выделяет ферменты, разрушающие оболочки яйцеклетки и обеспечивающие проникновение сперматозоида внутрь. После проникновения сперматозоида яйцеклетка формирует на поверхности толстую непроницаемую *оболочку оплодотворения*, препятствующую полиспермии.

Проникновение сперматозоида стимулирует ооцит II порядка к дальнейшему делению. Он осуществляет анафазу и телофазу II мейотического деления и становится зрелым яйцом. В результате в цитоплазме яйцеклетки оказывается два гаплоидных ядра, называемых *мужским* и *женским пронуклеусами*, которые сливаются с образованием диплоидного ядра – *зиготы*.

У цветковых растений, кроме слияния гаплоидных гамет – одного из спермиев с яйцеклеткой и образования диплоидной зиготы, из которой развивается зародыш семени, происходит слияние *второго спермия* с диплоидной *вторичной клеткой* и формирование *триплоидных клеток*, из которых образуется *эндосперм*. Этот процесс называется *двойным оплодотворением* (рис. 5.18).

Для некоторых групп организмов характерны типы полового размножения (без оплодотворения), один из которых называется *партеногенез* – развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки. Характерен для многих общественных насекомых (муравьев, пчел, термитов), а также для коловраток, дафний и даже некоторых рептилий. Встречается и у растений (одуванчик).

5.2.3. Типы редукции числа хромосом

Мейоз и происходящая в ходе него *редукция* – уменьшение числа хромосом – у разных групп живых организмов происходит в разные периоды жизненного цикла.

Существует три типа редукции числа хромосом (рис. 5.17).

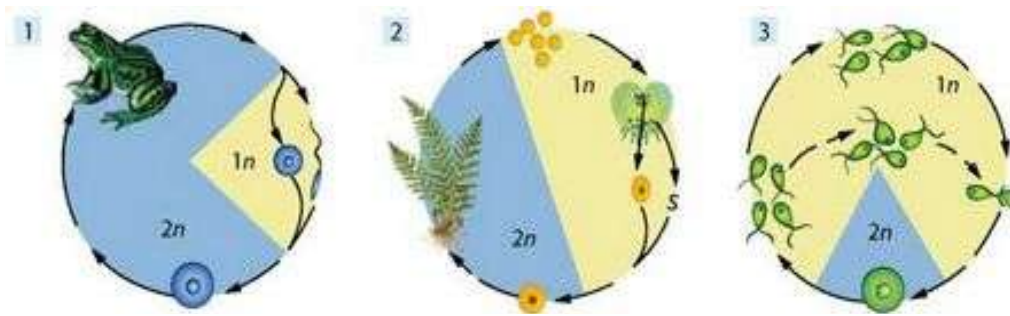


Рис. 5.17. Типы редукции числа хромосом:
1 – гаметическая; 2 – спорическая (смешанная); 3 – зиготическая

1. *Гаметическая редукция* характерна для большинства животных. Редукционное (мейотическое) деление происходит непосредственно перед образованием гамет. В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия, а гаплоидная представлена лишь гаметами.

2. *Зиготическая редукция* характерна для некоторых простейших (например, споровиков). Редукция числа хромосом осуществляется сразу после образования зиготы. В жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза, а диплоидная представлена зиготой.

3. *Спорическая (смешанная) редукция* характерна для всех высших растений. Уменьшение числа хромосом происходит перед образованием спор, а не гамет. Диплоидная и гаплоидная фазы жизненного цикла существуют более или менее значительное время (при этом у моховидных преобладает гаплоидная стадия – гаметофит, а у всех других групп высших растений – диплоидная – спорофит).

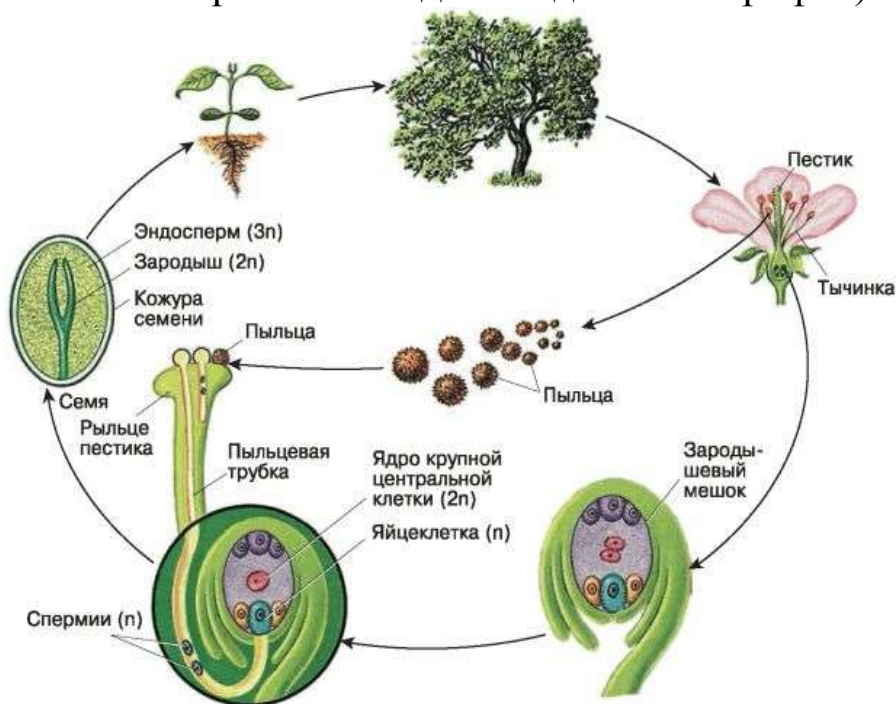


Рис. 5.18. Двойное оплодотворение у цветковых растений

5.3. Индивидуальное развитие организмов

5.3.1. Типы онтогенеза

Онтогенез – индивидуальное развитие организма от зарождения до конца жизни (смерти или нового деления). У видов, размножающихся половым путем, он начинается с оплодотворения яйцеклетки. У видов с бесполом размножением онтогенез начинается с обособления одной или группы клеток материнского организма. У прокариот и одноклеточных эукариотических организмов онтогенез представляет собой, по сути, клеточный цикл, обычно завершающийся делением или гибелью клетки. Онтогенез есть процесс реализации наследственной информации особи в определенных условиях среды.

Типы онтогенеза. Различают два основных типа онтогенеза: прямой и непрямой. При *прямом типе развития* рождающийся организм в основном сходен со взрослым, а стадия метаморфоза отсутствует. При *непрямом типе развития* образуется личинка, отличающаяся от взрослого организма внешним и внутренним строением, а также по характеру питания, способу передвижения и ряду других особенностей. Во взрослую особь личинка превращается в результате *метаморфоза*. Непрямое развитие дает организмам значительные преимущества. Непрямое развитие встречается в личиночной форме, прямое – в неличиночной и внутриутробной.

Непрямой (личиночный) тип развития проходят многие виды беспозвоночных и некоторые позвоночные животные (рыбы, земноводные). У них в процессе развития формируется одна или несколько личиночных стадий. Наличие личинки обусловлено относительно малыми запасами желтка в яйцах этих животных, а также необходимостью смены среды обитания в ходе развития либо необходимостью расселения видов, ведущих сидячий, малоподвижный или паразитический образ жизни. Личинки живут самостоятельно, активно питаются, растут, развиваются. У них имеется ряд специальных провизорных, т.е. временных, отсутствующих у взрослых форм, органов.

В зависимости от особенностей метаморфоза непрямой (личиночный) тип развития может быть: а) с неполным превращением;

б) с полным превращением (рис. 5.19). При развитии с *неполным превращением* личинка постепенно утрачивает временные личиночные органы и приобретает постоянные, характерные для взрослой особи (например, кузнечики). При развитии с *полным превращением* личинка сначала превращается в неподвижную куколку, из которой выходит взрослый организм, совершенно непохожий на личинку (например, бабочки).

Прямой неличиночный (яйцекладный) тип развития имеет место у ряда беспозвоночных, а также у рыб, пресмыкающихся, птиц и некоторых млекопитающих, яйца которых богаты желтком. При этом зародыш длительное время развивается внутри яйца. Основные жизненные функции у таких зародышей осуществляются специальными провизорными органами – зародышевыми оболочками.

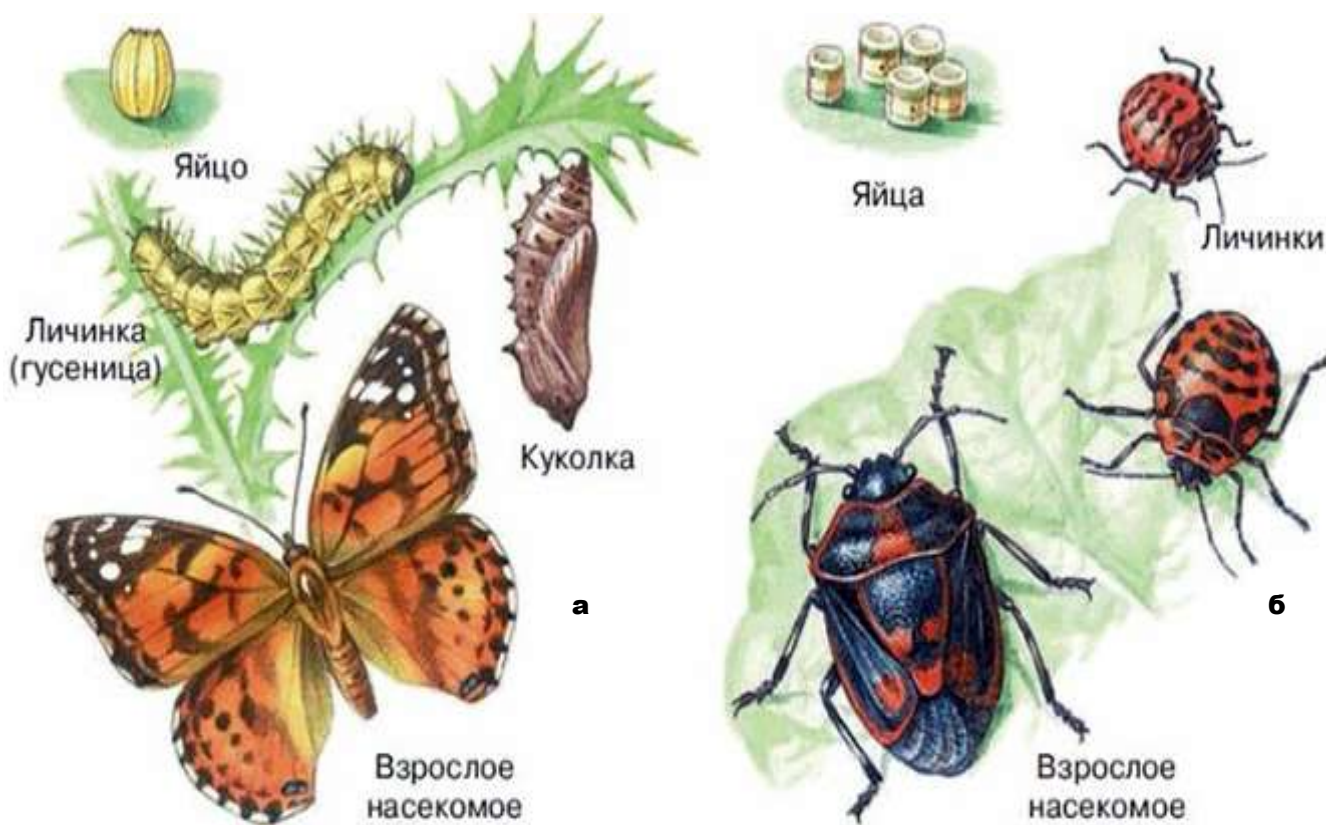


Рис. 5.19. Непрямой (личиночный) тип развития:

а – с полным превращением; б – с неполным превращением

Прямой внутриутробный тип развития характерен для высших млекопитающих и человека, яйцеклетки которых почти лишены

желтка. Все жизненные функции зародыша осуществляются через материнский организм. Для этого из тканей матери и зародыша развивается сложный провизорный орган – *плацента*. Завершается этот тип развития процессом деторождения.

Периоды онтогенеза. Онтогенез многоклеточных организмов подразделяют на периоды: *эмбриональный* (развитие зародыша) и *постэмбриональный* (послезародышевое развитие). Для плацентарных животных различают *пренатальный* (до рождения) и *постнатальный* (после рождения) периоды. Нередко выделяют также *проэмбриональный* период (сперматогенез и оогенез).

5.3.2. Эмбриональное развитие

Эмбриональное развитие (эмбриогенез) начинается с момента оплодотворения, представляет собой процесс преобразования зиготы в многоклеточный организм и завершается выходом из яйцевых или зародышевых оболочек (при личиночном и неличиночном типах развития) либо рождением (при внутриутробном). Эмбриогенез включает процессы дробления, гастрюляции, гисто- и органогенеза.

Дробление. Это ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых происходит образование *бластомеров* (рис. 5.20). Образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. В процессе дробления суммарный объем зародыша не изменяется, а размеры составляющих его клеток уменьшаются. Характер дробления у разных групп организмов различен и определяется типом яйцеклетки. Различают *полное* дробление, когда зигота дробится целиком, и *неполное*, когда дробится только часть ее. Полное дробление, в свою очередь, бывает *равномерным*, если образующиеся бластомеры примерно одинаковы по величине, и *неравномерным*, если они различаются по размерам. Дробление бывает *синхронным* или *асинхронным* в зависимости от того, одновременно или нет происходит деление бластомеров.

В результате ряда дроблений образуется морула, а из нее – бластула или сразу бластула. *Морула* – многоклеточный зародыш, состоящий из группы тесно прилегающих друг к другу клеток и напоминающий тутовую ягоду. *Бластула* – многоклеточный шаровидный зародыш с однослойной стенкой и полостью внутри – образуется в результате *бластуляции*.

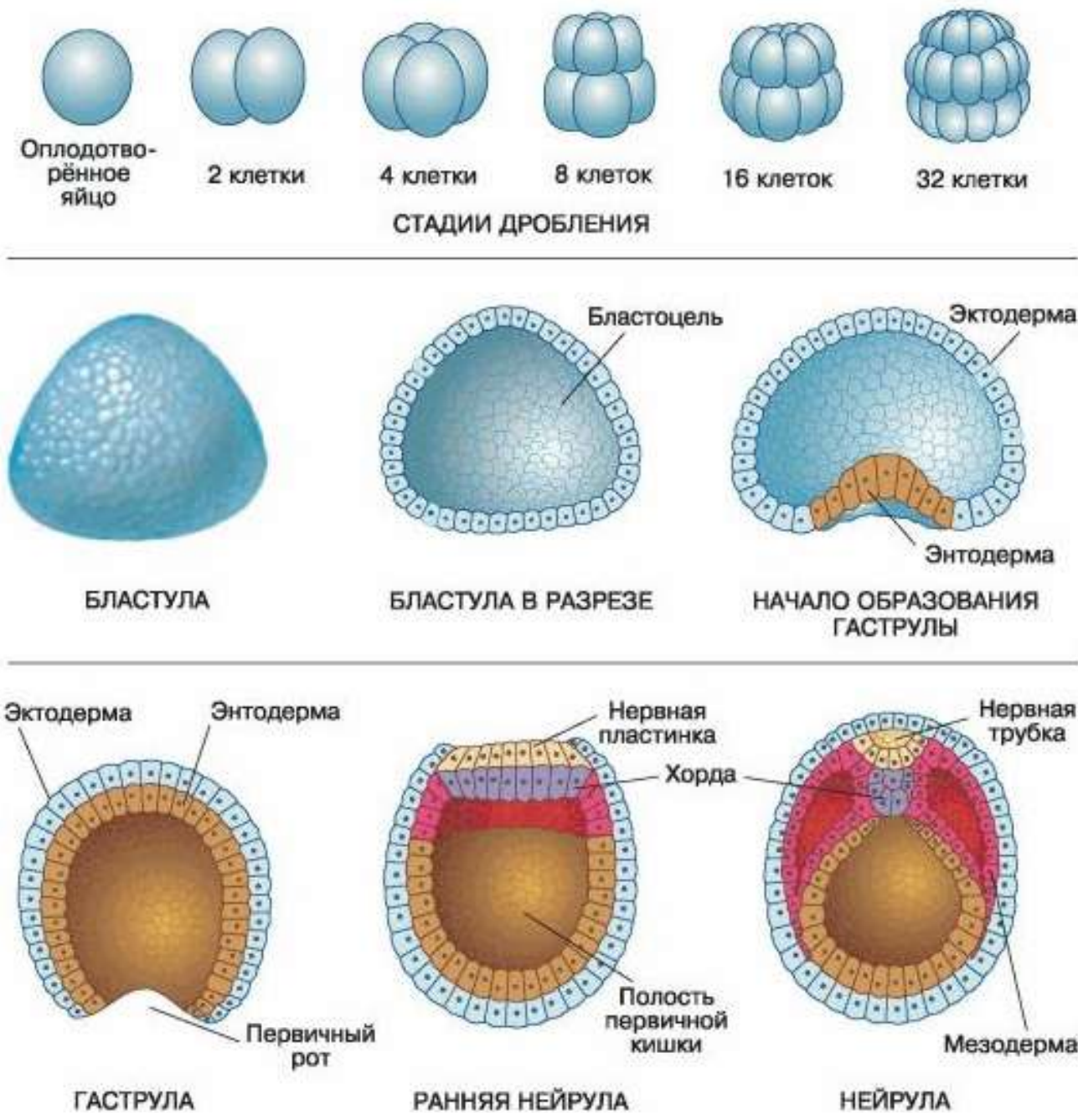


Рис. 5.20. Дробление зиготы и образование зародышевых листков (на примере ланцетника)

При бластуляции бластомеры смешаются к периферии, образуя **бластодерму**. Появившаяся при этом внутренняя полость заполняется жидкостью и становится первичной полостью тела – **бластоцелью**.

Гастрюляция. После образования бластулы начинается гастрюляция – процесс образования двух- или трехслойного зародыша – **гастрюлы**. Она формируется в результате перемещения клеток бластодермы. Образующиеся слои клеток называют **зародышевыми листками**: наружный – **эктодермой**; внутренний – **энтодермой**, находящийся между ними – **мезодермой**. Каждый из зародышевых листков

дает начало тем или иным органам. В ряде случаев возможно смешанное происхождение.

В зависимости от типа бластулы клетки в ходе гаструляции перемещаются по-разному. Существует четыре основных способа гаструляции: *инвагинация* (впячивание), *эпиволия* (обрастание), *иммиграция* (проникновение внутрь), *деламинация* (расслоение), которые в чистом виде почти не встречаются, что дает основание выделять пятый способ – *смешанный (комбинированный)*. За гаструляцией следуют гисто- и органогенез.

Гисто- и органогенез. При этих процессах происходит формирование тканей и органов зародыша в результате дифференцировки клеток и зародышевых листков. Процесс появления и нарастания морфологических, биохимических и функциональных различий между отдельными клетками и частями развивающегося зародыша называют *дифференцировкой*. Процесс дифференцировки обеспечивается дифференциальной активностью генов, т.е. активностью разных групп генов в различных типах клеток; из эктодермы образуются нервная система, эпидермис кожи и его производные (роговые чешуи, перья и волосы, зубы); из мезодермы – мускулатура, скелет, выделительная, половая и кровеносная системы; из энтодермы – пищеварительная система и ее железы (печень, поджелудочная железа), дыхательная система.

5.3.3. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональное (послезародышевое) развитие начинается с момента рождения (при внутриутробном развитии зародыша у млекопитающих) или с момента выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до смерти живого организма. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом. При этом он может быть ограничен определенным сроком или длиться в течение всей жизни.

Все стадии индивидуального развития любого организма подвержены влиянию факторов внешней среды, в которой он формируется. Температура, свет, влажность, разнообразные химические вещества (ядохимикаты, алкоголь, никотин, ряд лекарственных препаратов и др.) могут нарушать нормальный ход онтогенеза и приводить к различным заболеваниям и смерти.

Контрольные вопросы и задания

1. Чем отличаются, в каких клетках содержатся гаплоидный и диплоидный хромосомные наборы?
2. Из каких периодов состоит клеточный цикл?
3. Какие способы деления эукариотических клеток вам известны?
4. Как протекает митоз? Его биологическое значение.
5. Как протекает мейоз? Его биологическое значение.
6. Как происходит деление прокариотических клеток?
7. Назовите отличия полового и бесполого размножения.
8. Какие существуют типы бесполого размножения живых организмов?
9. Из каких четырех основных процессов складывается половое размножение?
10. Каково строение, как проходит процесс образования половых клеток?
11. Расскажите о процессе оплодотворения.
12. Какие типы онтогенеза существуют?
13. Как протекает эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов?

ГЛАВА 6

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

Генетика – наука, изучающая наследственность и изменчивость организмов. **Наследственность** – способность организмов передавать из поколения в поколение свои признаки (особенности строения, функций, развития). **Изменчивость** – способность организмов приобретать новые признаки. Наследственность и изменчивость – два противоположных, но взаимосвязанных свойства организма.

6.1. Наследственность

6.1.1. Основные понятия

Ген и аллели. Единицей наследственной информации является **ген** (с точки зрения генетики) – участок хромосомы, определяющий развитие у организма одного или нескольких признаков. **Аллели** – различные состояния одного и того же гена, располагающиеся в определенном локусе (участке) гомологичных хромосом и определяющие развитие одного какого-то признака. Гомологичные хромосомы имеются только в клетках, содержащих диплоидный набор хромосом. Их нет в половых клетках (гаметах) эукариот и у прокариот.

Доминантные и рецессивные признаки и аллели. **Признак (фен)** – некоторое качество или свойство, по которому можно отличить один организм от другого. Явление преобладания у гибрида признака одного из родителей называется **доминированием**. Признак, проявляющийся в первом поколении гибридов, называют **доминантным**, а внешне исчезающий – **рецессивным**. Аллель, определяющий доминантный признак, называют **доминантным**, он обозначается латинской заглавной буквой **A, B, C, ...**, а аллель, определяющий рецессивный признак, – **рецессивным**; он обозначается строчной буквой **a, b, c, ...** Доминантный аллель обеспечивает развитие признака как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии, рецессивный аллель проявляется только в гомозиготном состоянии.

Гомозигота и гетерозигота. Организмы (зиготы) могут быть гомозиготными и гетерозиготными. **Гомозиготные организмы** имеют в своем генотипе два одинаковых аллеля – оба доминантные или оба рецессивные (**AA** или **aa**). **Гетерозиготные организмы** имеют один из аллелей в доминантной форме, а другой – в рецессивной (**Aa**).

Гомозиготные особи не дают расщепления в следующем поколении, а гетерозиготные дают расщепление.

Разные аллельные формы генов возникают в результате мутаций. Ген может мутировать неоднократно, образуя много аллелей. **Множественный аллелизм** – явление существования более двух альтернативных аллельных форм гена, имеющих различные проявления в фенотипе. Два и более состояний гена возникают в результате мутаций. Ряд мутаций вызывает появление серии аллелей (A, a_1, a_2, \dots, a_n , и т.д.), которые находятся в разных доминантно-рецессивных отношениях друг к другу.

Фенотип и генотип. Генотип – совокупность всех генов организма. **Фенотип** – совокупность всех признаков организма. К ним относят морфологические (внешние) признаки (цвет глаз, окраска цветков), биохимические (форма молекулы структурного белка или фермента), гистологические (форма и размер клеток), анатомические и т.д. С другой стороны, признаки можно разделить на качественные (цвет глаз) и количественные (масса тела). Фенотип зависит от генотипа и условий внешней среды

Фенотип развивается в результате взаимодействия генотипа и условий внешней среды. Последние в меньшей степени влияют на качественные признаки и в большей – на количественные.

Скрещивание (гибридизация). Один из основных методов генетики – скрещивание, или гибридизация, – **гибридологический метод. Гибридологический метод** – система скрещиваний в ряду поколений, дающая возможность при половом размножении анализировать наследование отдельных свойств и признаков организмов, а также обнаруживать возникновение наследственных изменений.

В результате скрещивания (гибридизации) организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам, получают потомков, называемых **гибридами**.

В зависимости от числа признаков, по которым различаются между собой родители, выделяют следующие виды скрещивания: 1) **моногибридное** – скрещивание, при котором родители различаются только по одному признаку; 2) **дигибридное** – скрещивание, при котором родители различаются по двум признакам; 3) **полигибридное** – скрещивание, при котором родители различаются по нескольким признакам.

Для записи результатов скрещиваний используют следующие общепринятые обозначения:

P – родители (от лат. *parental* – родитель);

F – потомство (от лат. *filial* – потомство): F_1 – гибриды первого поколения – прямые потомки родителей P ; F_2 – гибриды второго поколения – потомки от скрещивания между собой гибридов F_1 , и т.д.;

G – гаметы;

♂ – мужская особь (щит и копье – знак Марса);

♀ – женская особь (зеркало с ручкой – знак Венеры);

x – знак скрещивания;

: – расщепление гибридов, разделяет цифровые соотношения различающихся (по фенотипу или генотипу) классов потомков.

Гибридологический метод был разработан в 1865 г. австрийским естествоиспытателем Г. Менделем. Он использовал самоопыляющиеся растения гороха садового. Г. Мендель провел скрещивание чистых линий (гомозиготных особей), отличающихся друг от друга по одному, двум и более признакам. Им были получены гибриды первого, второго поколений и т.д. Полученные данные Г. Мендель обработал математически и сформулировал в виде законов наследственности.



Грегор Иоганн Мендель

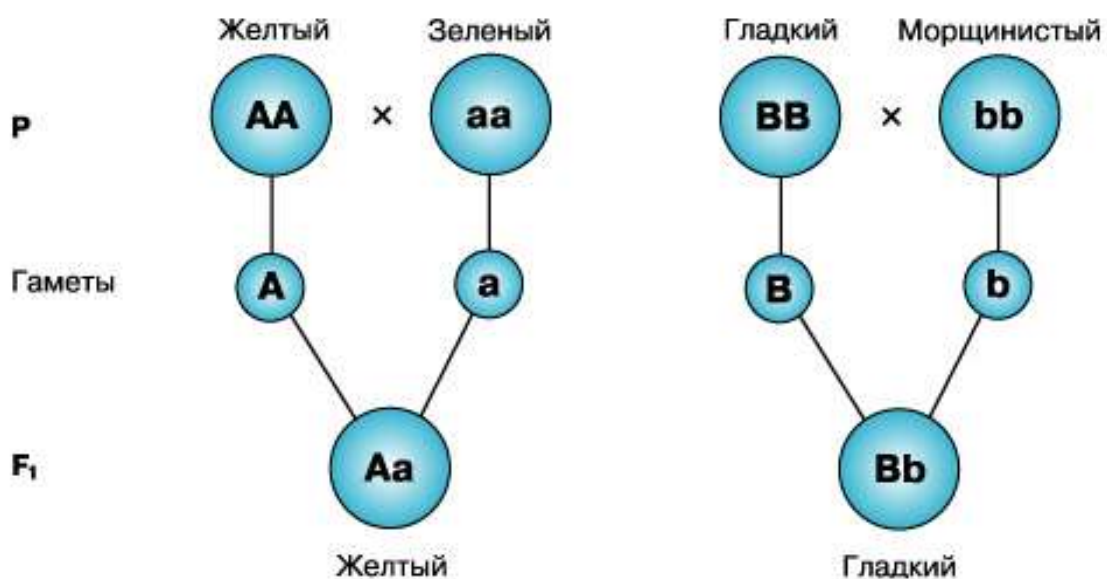
(1822-1884) – австрийский ученый, основоположник генетики. Впервые применил гибридологический метод и обнаружил существование наследственных факторов, впоследствии названных генами.

6.1.2. Законы Г. Менделя

Первый закон Менделя. Мендель начал работу с постановки эксперимента по наиболее простому, *моногибридному скрещиванию*, в котором родительские особи отличались друг от друга по одному изучаемому признаку. Г. Мендель скрестил растения гороха с жел-

тыми семенами и растения гороха с зелеными семенами. И те, и другие были чистыми линиями, т.е. гомозиготами.

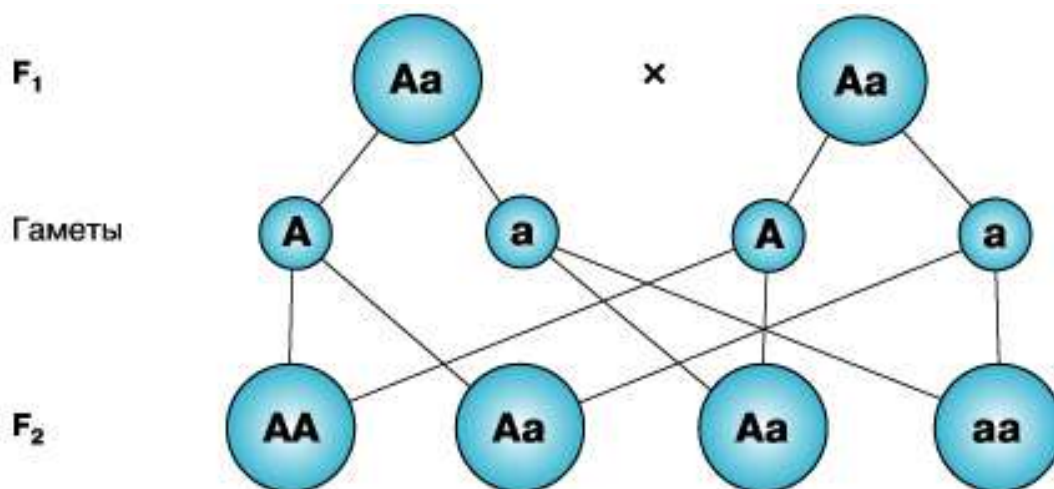
В результате такого скрещивания была установлена важнейшая закономерность наследования, получившая название *закона единообразия гибридов первого поколения*, или *закона доминирования (первый закон Менделя)*: *при скрещивании двух гомозиготных организмов, обладающих альтернативными признаками, все гибриды первого поколения будут иметь признак одного из родителей, т.е. будут единообразны по фенотипу.*



Впоследствии при изучении наследования разнообразных признаков у животных, растений, грибов было установлено, что явление доминирования широко распространено и является общей закономерностью для наследования многих признаков у большинства организмов.

Второй закон Менделя. Из гибридных семян гороха Мендель вырастил растения, которые в результате самоопыления произвели семена второго поколения (рис. 6.1). Среди них оказались не только желтые, но и зеленые семена, т.е. произошло *расщепление* потомства на две группы, одна из которых обладала доминантным признаком, а вторая – рецессивным. Причем это расщепление не было случайным, а подчинялось строгим количественным закономерностям: $\frac{3}{4}$ семян оказалось желтыми и $\frac{1}{4}$ – зелеными. Таким образом, Мендель установил, что *во втором поколении гибридов появляются особи с доминантными и рецессивными признаками, причем их соотноше-*

ние 3:1. Эта закономерность была названа **законом расщепления**, а впоследствии – вторым законом Менделя.



Мендель не ограничился изучением второго поколения гибридов. Чтобы выяснить, как будут наследоваться признаки в третьем поколении, он вырастил гибриды второго поколения и проанализировал потомство, которое получилось в результате самоопыления. Оказалось, что все растения, выросшие из зеленых семян, производят только зеленые семена, $\frac{1}{3}$ растений, развивающихся из желтых семян, образуют только желтые, а оставшиеся $\frac{2}{3}$ растений, выросших из желтых семян, дают желтые и зеленые семена в соотношении 3:1.

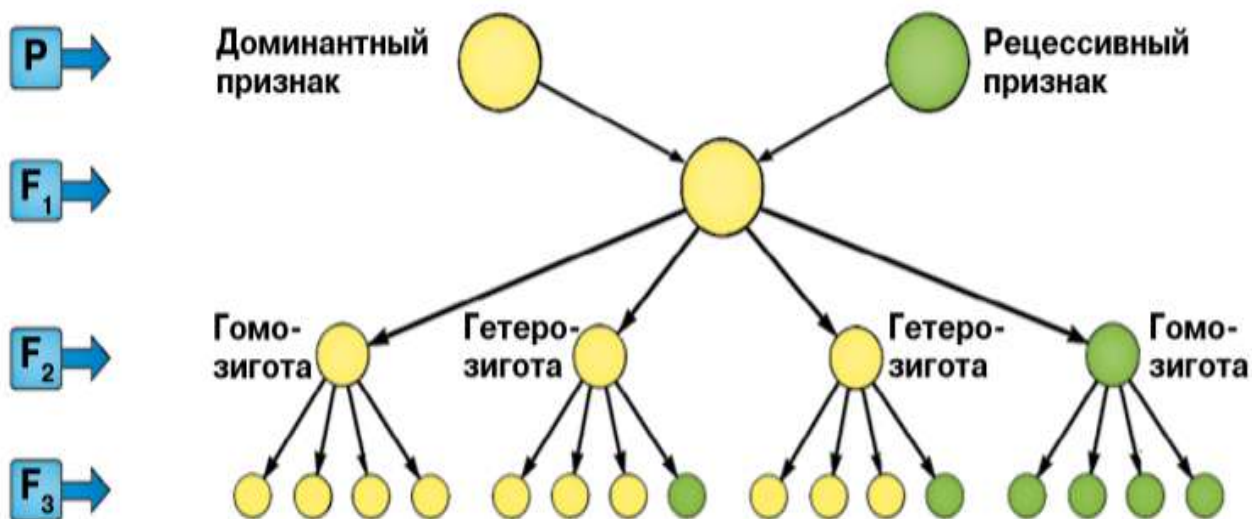


Рис. 6.1. Схема моногибридного скрещивания у гороха

Последующие исследования позволили установить, что законы Менделя имеют всеобщий характер для диплоидных организмов, размножающихся половым путем.

Цитологические основы единообразия первого поколения и расщепления признаков во втором поколении состоят в расхождении гомологичных хромосом и образовании гаплоидных половых клеток в мейозе.

Гипотеза (закон) чистоты гамет. Она заключается в следующем: 1) при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один аллель из аллельной пары, т.е. гаметы генетически чисты; 2) у гибридного организма гены не гибридизуются (не смешиваются) и находятся в чистом аллельном состоянии.

Статистический характер явления расщепления. Из гипотезы чистоты гамет следует, что закон расщепления есть результат случайного сочетания гамет, несущих разные гены. При случайном характере соединения гамет общий результат оказывается закономерным. Отсюда следует, что при моногибридном скрещивании отношение 3:1 (в случае полного доминирования) или 1:2:1 (при неполном доминировании) следует рассматривать как закономерность, основанную на статистических явлениях. Это касается и случая полигибридного скрещивания. Точное выполнение числовых соотношений при расщеплении возможно лишь при большом количестве изучаемых гибридных особей. Таким образом, законы генетики носят статистический характер.

Анализ потомства. Анализирующее скрещивание позволяет установить, гомозиготен или гетерозиготен организм по доминантному гену. Для этого скрещивают особь, генотип которой следует определить, с особью, гомозиготной по рецессивному гену. Если потомство от такого скрещивания окажется однородным, значит, особь гомозиготна (ее генотип АА). Если же в потомстве будет 50% особей с доминантными признаками, а 50% с рецессивными, значит, особь гетерозиготна (рис. 6.2.). Часто скрещивают одного из родителей с одним из потомков. Такое скрещивание называется *возвратным*.

Третий закон Менделя. Г. Мендель провел дигибридное скрещивание растений гороха с желтыми и гладкими семенами и растений гороха с зелеными и морщинистым и семенами (и те, и другие – чистые линии), а затем скрестил их потомков (рис. 6.3).

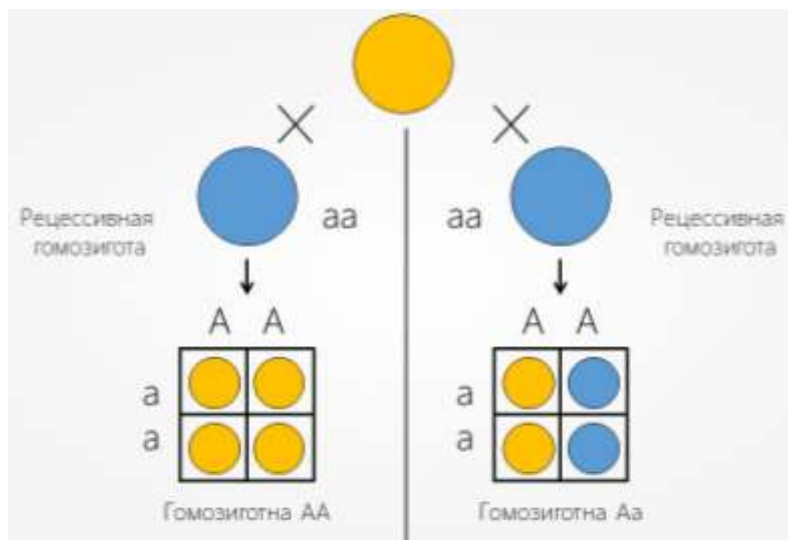


Рис. 6.2. Схема анализирующего скрещивания

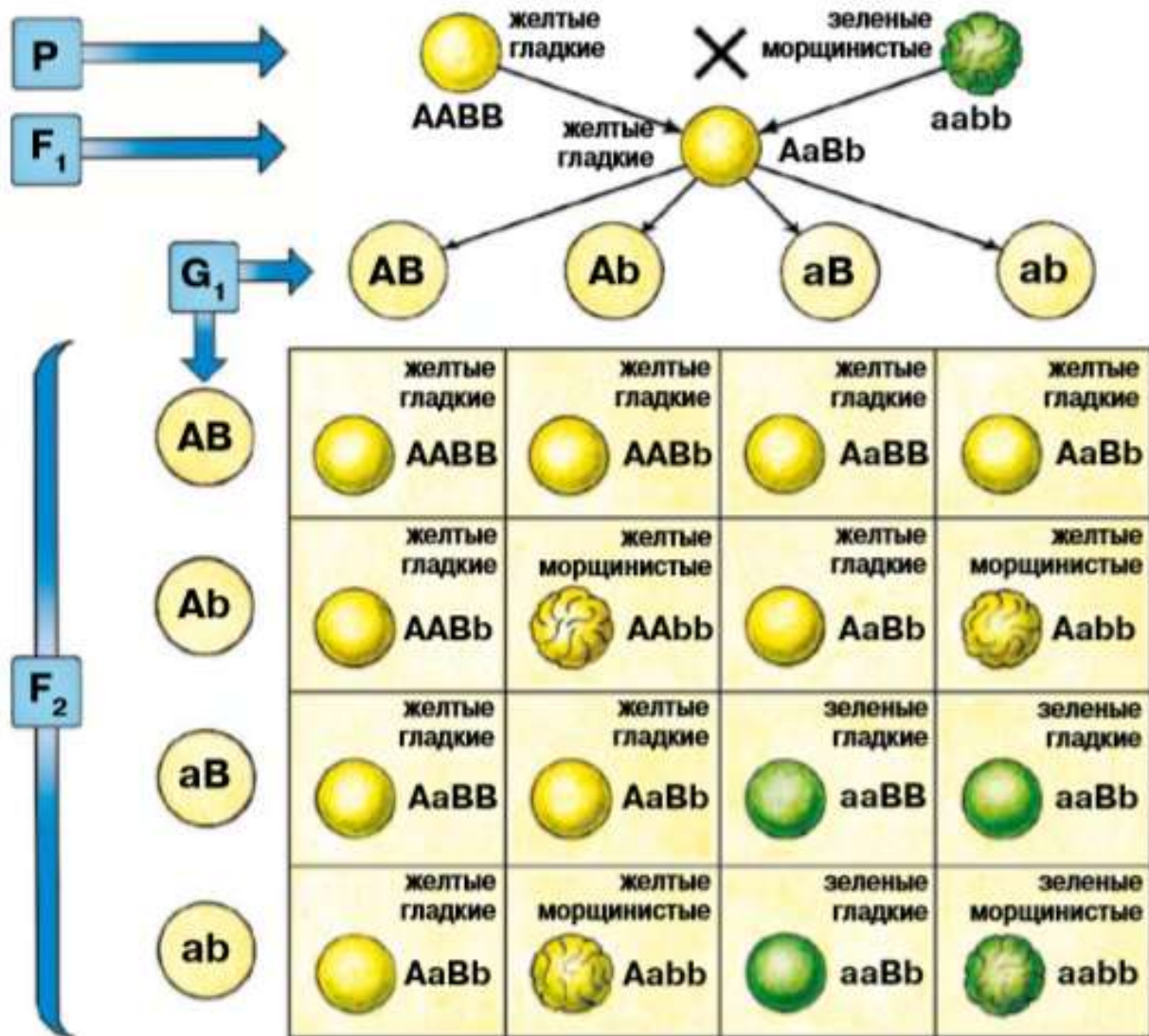


Рис. 6.3. Схема дигибридного скрещивания

В результате им было установлено, что каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как при моногибридном скрещивании (расщепляется 3:1), т.е. независимо от другой пары признаков.

В итоге были получены следующие данные:

$\frac{9}{16}$ – растения гороха с желтыми гладкими семенами;

$\frac{3}{16}$ – растения гороха с желтыми морщинистыми семенами;

$\frac{3}{16}$ – растения гороха с зелеными гладкими семенами;

$\frac{1}{16}$ – растения гороха с зелеными морщинистыми семенами.

Третий закон Менделя – закон независимого комбинирования (наследования) признаков: расщепление по каждому признаку идет независимо от других признаков.

Цитологической основой независимого комбинирования является случайный характер расхождения гомологичных хромосом каждой пары к разным полюсам клетки в процессе мейоза независимо от других пар гомологичных хромосом. Этот закон справедлив только в том случае, когда гены, отвечающие за развитие разных признаков, находятся в разных хромосомах. Исключения составляют случаи сцепленного наследования.

6.1.3. Сцепленное наследование. Нарушение сцепления

Развитие генетики показало, что не все признаки наследуются в соответствии с законами Менделя. Закон независимого наследования генов справедлив только для генов, расположенных в разных хромосомах.

Закономерности сцепленного наследования генов были изучены в начале 20-х гг. XX в. Т. Морганом и его учениками. Объектом их исследований была плодовая мушка дрозофила (срок ее жизни невелик, но за год можно получить несколько десятков поколений, ее карิโอтип составляют всего четыре пары хромосом).

Закон Моргана – гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются преимущественно вместе. Гены, лежащие в одной хромосоме, называют сцепленными. Все гены одной хромосомы называют группой сцепления.

В ряде случаев сцепление может нарушаться. Причина нарушения сцепления – ***кроссинговер*** (перекрест хромосом) – обмен участками хромосом в профазе первого мейотического деления. Кроссинговер приводит к ***генетической рекомбинации***. Чем дальше друг от

друга расположены гены, тем чаще между ними происходит кроссинговер. На этом явлении основано построение *генетических карт* – определение последовательности расположения генов в хромосоме и примерного расстояния между ними.



Томас Хант Морган (1866-1945) – американский генетик. Лауреат Нобелевской премии 1933 г.

6.1.4. Генетика пола

Хромосомное определение пола. Впервые подробно генетику пола изучил Т. Морган в опытах с дрозофилой. Ему удалось установить, что самцы и самки мухи-дрозофилы отличаются по хромосомному набору. И у тех, и у других в клетках тела присутствовало по 8 хромосом, 6 из которых были одинаковы у самцов и у самок, а одна пара хромосом различалась у особей мужского и женского пола. Три пары хромосом, одинаковых у самца и самки, были названы *аутосомами*, а пара, по которой женский пол отличался от мужского, – *половыми хромосомами*. В клетках тела самок дрозофил присутствуют две одинаковые половые хромосомы, которые обозначают XX, а в клетках самцов половые хромосомы разные – X и Y.

При образовании половых клеток в процессе мейоза в гамету попадает только одна хромосома из каждой пары. Все яйцеклетки, образующиеся у самки дрозофилы, получают X-хромосому из пары по-

ловых хромосом, т.е. все будут одного типа. Пол, который формирует гаметы одного типа по половым хромосомам, называют *гомогаметным* (от греч. *homos* – одинаковый). В процессе сперматогенеза у самца дрозофилы с равной вероятностью будут образовываться гаметы двух типов, содержащие *X*- и *Y*-хромосомы, т.е. мужской пол у дрозофилы – *гетерогаметный* (от греч. *heteros* – иной, другой) (рис. 6.4). При оплодотворении, если яйцеклетка сливается со сперматозоидом, содержащим *X*-хромосому, образуется пара половых хромосом *XX*, и формируется самка. Если сперматозоид содержал *Y*-хромосому, то разовьется самец. Пол будущей особи определяется в момент оплодотворения и зависит от набора половых хромосом.

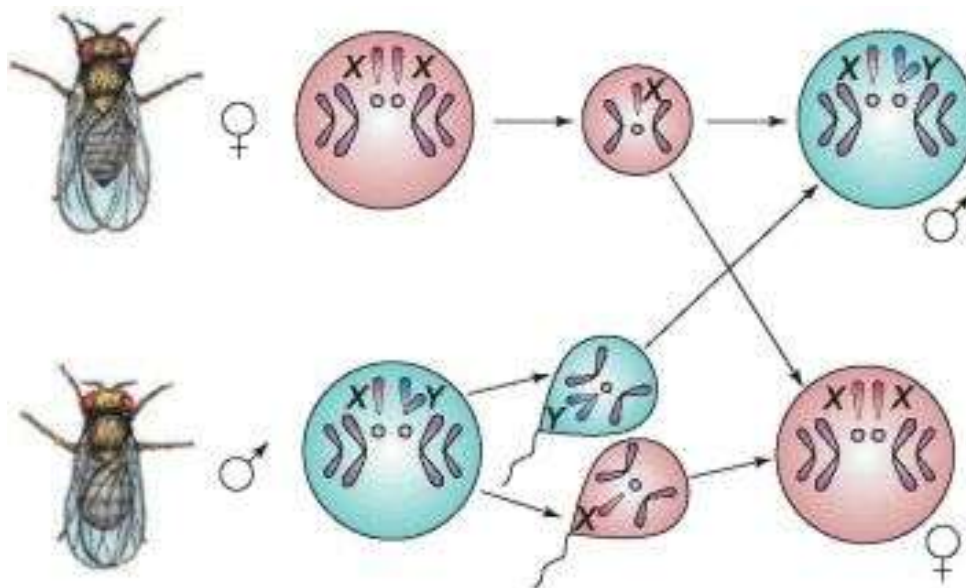


Рис. 6.4. Расщепление по признаку пола у дрозофилы

По такому же механизму определяется пол и у человека. Половые хромосомы у женщины одинаковы, их называют *X*-хромосомами, у мужчин имеется одна *X*-хромосома и одна *Y*-хромосома (рис. 6.5). Остальные 22 пары хромосом одинаковы у мужчин и женщин, это аутосомы. Следовательно, пол младенца зависит от того, какой сперматозоид оплодотворит яйцеклетку (рис. 6.6).

Изначально зародыш человека бисексуален, однако присутствие *Y*-хромосомы направляет развитие еще недифференцированных половых органов плода по мужскому типу, превращая их в семенники. В *Y*-хромосоме находится специальный ген, вызывающий на 4-8-й неделе эмбрионального периода эту специализацию. В отсутствие *Y*-хромосомы развитие зародыша идет по женскому типу.

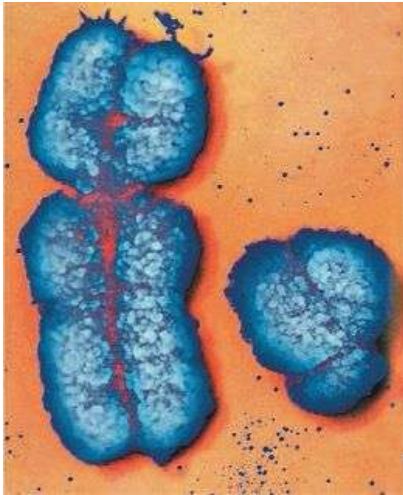


Рис. 6.5. Половые хромосомы человека:
X и Y – хромосомы
(электронная фотография)

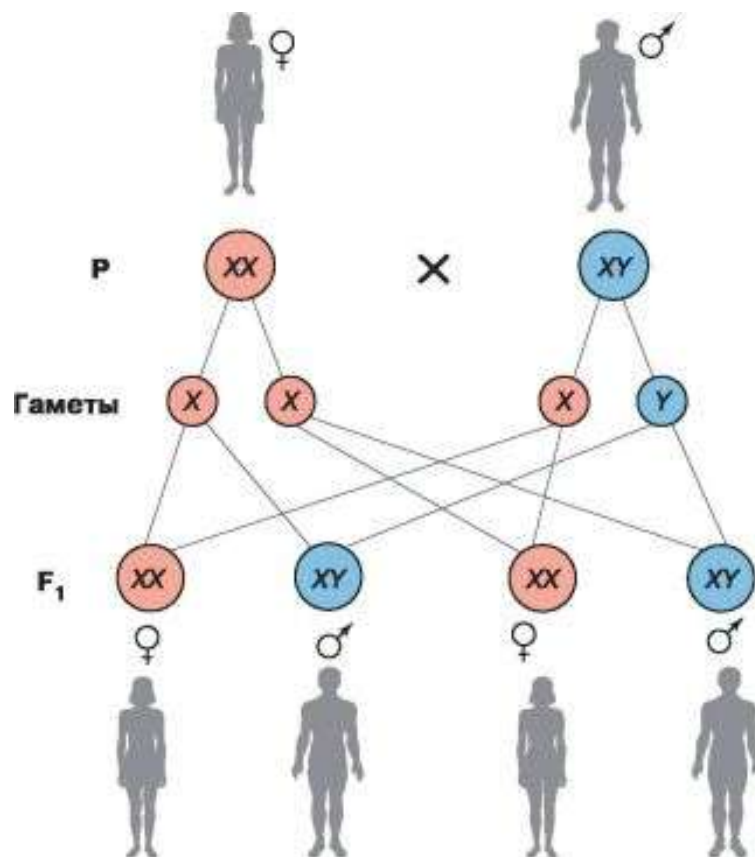


Рис. 6.6. Расщепление по признаку пола у человека

Ведущая роль Y-хромосомы в определении мужского пола подтверждается следующим примером. Иногда в процессе мейоза нарушается расхождение хромосом и образуется гамета, содержащая только аутосомы. Если такая яйцеклетка будет оплодотворена сперматозоидом, несущим X-хромосому, сформируется зародыш только с одной половой X-хромосомой (X0). Рожденный ребенок будет женского пола. Эмбрионы Y0 нежизнеспособны, потому что

в X -хромосомах находятся гены, наличие которых обязательно для развития организма.

Почти у всех млекопитающих, у большинства насекомых и многих паукообразных женский пол – гомогаметный (XX), а мужской – гетерогаметный (XY). У птиц и бабочек гетерогаметным является женский пол (ZW), а гомогаметным – мужской (ZZ). Существуют и иные механизмы определения пола, например, у кузнечиков самки имеют две одинаковые половые хромосомы (XX), а самцы всего одну ($X0$) (рис. 6.7.). У пчел особи женского пола (матки и рабочие пчелы) развиваются из диплоидных оплодотворенных яйцеклеток ($2n$), а мужские особи (трутни) – из неоплодотворенных ($1n$), хромосомный набор которых удваивается в процессе индивидуального развития.

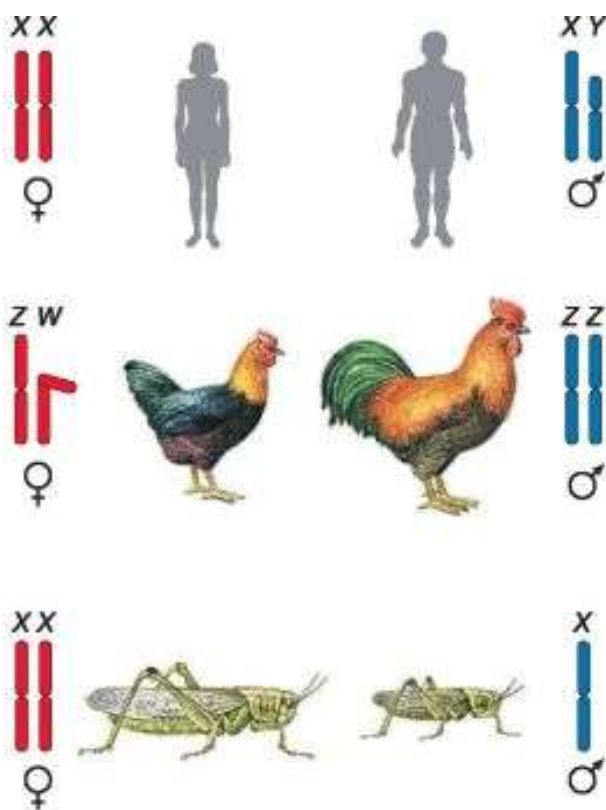


Рис. 6.7. Определение пола у разных видов организмов

Принадлежность особей к тому или иному полу может определяться не только в момент оплодотворения, как это происходит у большинства организмов. Иногда пол определяется влиянием окружающей среды уже после оплодотворения. Например, у морского червя боннелии пол личинки будет зависеть от того места, куда она попадет после завершения периода свободного плавания. Если личинка, оседая на дно, попадет на тело взрослой самки, из нее под действием химических веществ, выделяемых самкой, сформируется са-

мец. Если личинка оседает на дно, и рядом нет половозрелой женской особи, она превращается в самку.

Сцепленное с полом наследование. Половые хромосомы, как и аутосомы, содержат гены, отвечающие за развитие определенных признаков организма. Разбирая опыты Менделя, мы рассматривали особенности наследования признаков, гены которых находились в неполовых хромосомах – аутосомах. В этом случае наследование осуществлялось независимо от того, кто из родителей (мать или отец) имел тот или иной генотип. Мы могли в качестве женской особи взять растение гороха, выросшее из желтого семени, и опылить его пылью растения, выросшего из зеленой горошины, а могли сделать наоборот, и результат скрещивания остался бы неизменным. Однако ситуация кардинально меняется, если мы рассматриваем наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах. Такое наследование называют *сцепленным с полом*.

Гены, расположенные в Y-хромосоме, передаются только по мужской линии, от отца к сыну, поэтому признаки, за которые они отвечают, у женщин отсутствуют. Кроме уже вышеупомянутого гена, отвечающего за дифференцировку половых желез, в Y-хромосоме находятся гены, которые контролируют раннее облысение, повышенную волосатость ушей, развитие перепонки между пальцами ног.

В X-хромосоме находится ген, определяющий свертываемость крови. Его рецессивный аллель вызывает тяжелое заболевание – гемофилию. Кроме этого, в X-хромосоме находятся гены, влияющие на размер и форму зубов, развитие дальтонизма (неспособность различать зеленый и красный цвета), атрофию зрительного нерва и многие другие признаки. X-хромосома и Y-хромосома содержат разные гены, т.е. не являются гомологичными хромосомами, это и определяет особенность наследования признаков, сцепленных с полом.

Для того чтобы у женщины проявился признак, за развитие которого отвечает рецессивный аллель, локализованный в X-хромосоме, необходимо, чтобы обе X-хромосомы содержали такие рецессивные аллели. Наличие в одной из X-хромосом доминантного аллеля не позволит данному признаку сформироваться. Иное дело мужской гетерогаметный пол. Рецессивный аллель, расположенный в X-хромосоме, обязательно проявится в фенотипе, потому что в негомологичной Y-хромосоме нет доминантного аллеля, подавляющего действие рецессивного аллеля. Именно поэтому признаки, сцепленные с полом, гораздо чаще проявляются у мужчин.

Было установлено, что дальтонизм (рис. 6.8) обусловлен рецессивным аллелем (X^d), нормальное цветоощущение – доминантным аллелем (X^D), поэтому женщины, гетерозиготные по этому гену ($X^D X^d$), обладали нормальным зрением. Рассмотрим, какие дети могут родиться у женщины-носительницы гена дальтонизма ($X^D X^d$), вышедшей замуж за мужчину с нормальным цветоощущением ($X^D Y$). Женщина передаст половине своих сыновей и дочерей X -хромосому с геном дальтонизма (X^d), а половине – X -хромосому с геном нормального цветоощущения (X^D). В то же время все дочери получают от отца вторую X -хромосому с геном нормального цветовосприятия (X^D), поэтому у всех них будет нормальное зрение, но половина из них будет носительницами рецессивного гена дальтонизма, полученного от матери ($1X^D X^D : 1X^D X^d$). Все сыновья получают от отца Y -хромосому, и половина из них будет дальтониками ($1X^D Y : 1X^d Y$).

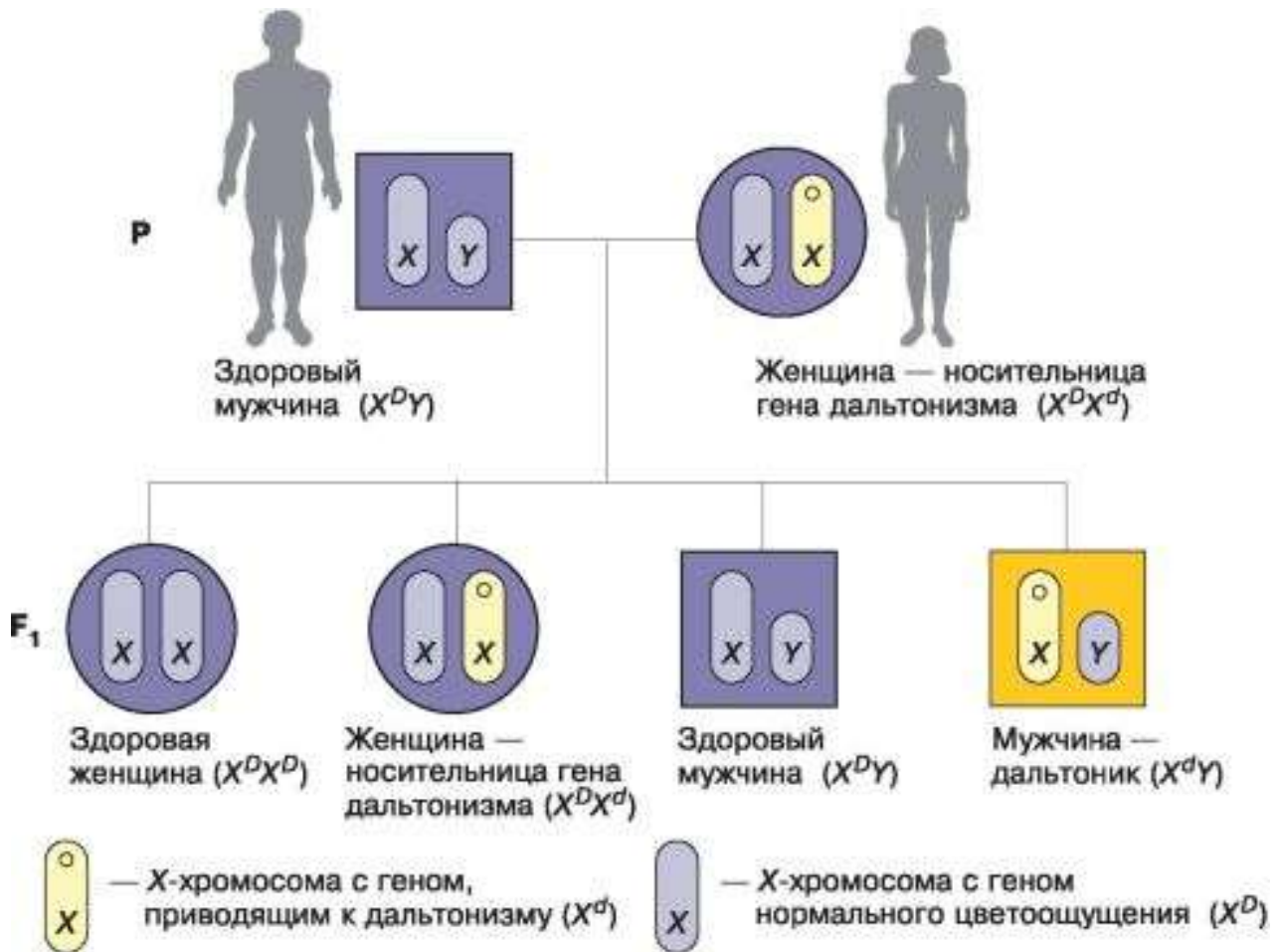


Рис. 6.8. Наследование дальтонизма

6.1.5. Взаимодействие генов

Генотип – не просто механический набор генов, это исторически сложившаяся система из взаимодействующих между собой генов. Точнее, взаимодействуют не сами гены (участки молекул ДНК), а образуемые на их основе продукты (РНК и белки). Взаимодействовать могут как аллельные гены, так и неаллельные.

Взаимодействие аллельных генов. Различают три типа взаимодействия аллельных генов: полное доминирование, неполное доминирование, кодоминирование.

Полное доминирование – участие только одного аллеля в определении признака у гетерозиготной особи. Полное доминирование проявляется в случае полного подавления действия рецессивного аллеля доминантным. В этом случае у всех гетерозиготных особей – гибридов первого поколения – фенотип совпадает с фенотипом одной из родительских особей (рис. 6.9). При полном доминировании фенотипы гетерозиготного организма (Aa) и гомозиготного по доминантному аллелю (AA) одинаковы.

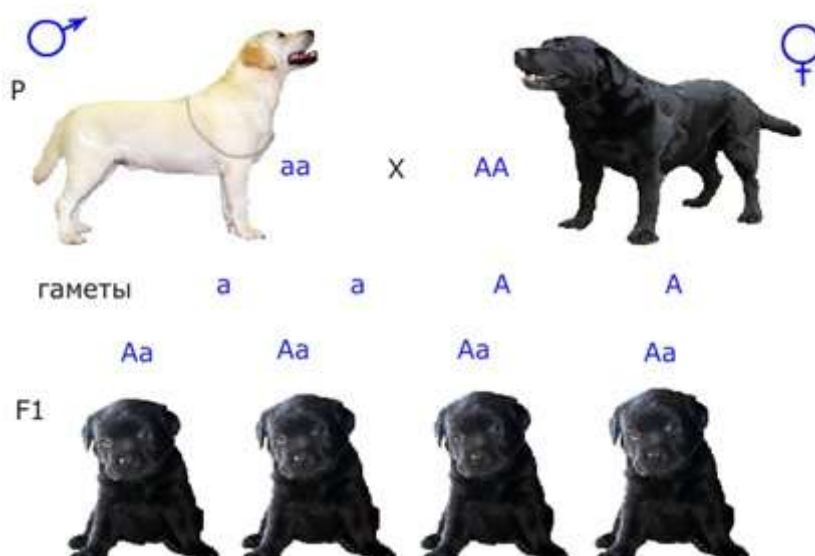


Рис. 6.9. Схема наследования признака при полном доминировании

Неполное доминирование – явление, когда доминантный аллель не полностью подавляет рецессивный, поэтому у гибридов первого поколения – у гетерозиготных организмов (Aa) – наблюдается промежуточное состояние признака, так называемый промежуточный фенотип (рис. 6.10).

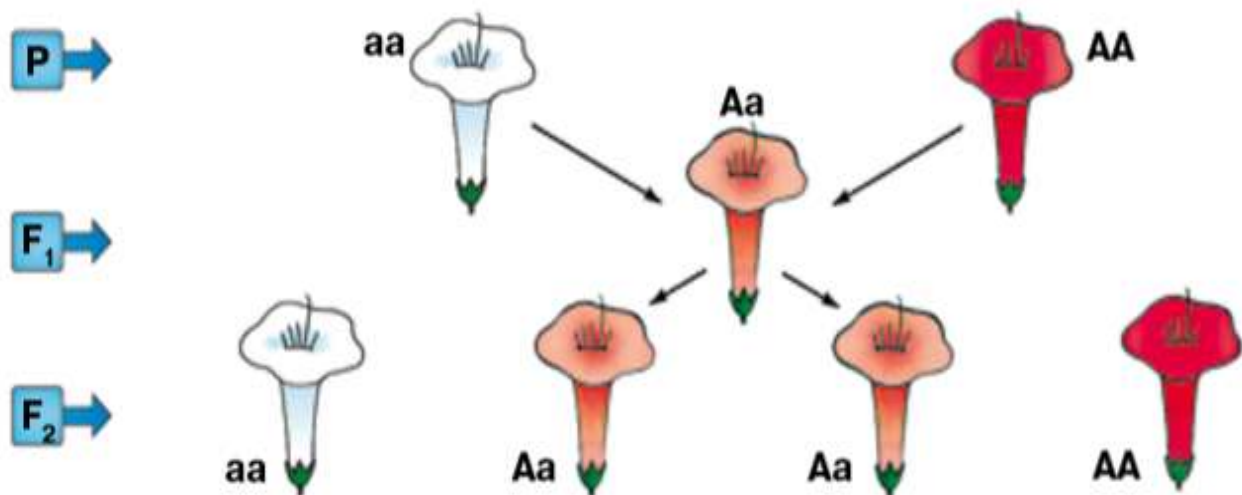


Рис. 6.10. Схема наследования признака при неполном доминировании

Впервые подобное явление описал Г. Мендель. В одном из скрещиваний, которые он проводил, доминантный признак не полностью исключал проявление рецессивного. При скрещивании крупнолистного сорта гороха с мелколистным в первом поколении все листья имели среднюю величину. В дальнейшем выяснилось, что подобное неполное доминирование одного аллеля над другим и как следствие формирование промежуточного фенотипа у гибридов первого поколения встречается у разных организмов. Например, у человека неполное доминирование проявляется при наследовании структуры волос. Аллель, определяющий формирование курчавых волос, не полностью доминирует над аллелем прямых волос. В результате у гетерозигот наблюдается промежуточное проявление признака – волнистые волосы. При неполном доминировании во втором поколении расщепление по генотипу и фенотипу совпадают ($1AA:2Aa:1aa$).

Кодоминирование – проявление у гетерозигот обоих аллелей одного гена. Примером кодоминирования является наследование IV группы крови у человека.

Группы крови по системе АВ0 детерминируются аутосомным геном I . Существует три основных аллеля этого гена, два из которых – доминантные (I^A и I^B), а один – рецессивный (I^0). Каждый доминантный аллель контролирует синтез соответствующего антигена в эритроцитах – агглютиногена А (I^A) или В (I^B). Группа крови определяется наличием или отсутствием того или иного агглютиногена. У людей с генотипами $I^A I^A$ или $I^A I^0$ эритроциты имеют только поверхностный агглютиноген А (группа крови А, или II). У людей с ге-

нотипами $I^B I^B$ или $I^B I^0$ эритроциты имеют только поверхностный агглютиноген В (группа крови В, или III). При генотипе $I^0 I^0$ эритроциты лишены обоих антигенов (группа крови 0, или I). У гетерозигот с генотипом $I^A I^B$ имеет место кодоминирование – эритроциты несут оба антигена – А и В (группа крови АВ, или IV).

Наследование групп крови АВ0 иллюстрирует еще одно генетическое явление – множественный аллелизм. Далеко не всегда ген может находиться только в двух альтернативных состояниях. Довольно часто в результате мутаций возникает не два, а три и более состояний какого-либо гена. Такое явление называют множественным аллелизмом. Так, в человеческой популяции присутствует три аллеля аутосомного гена I , определяющего группу крови. Однако у каждого человека, как у диплоидного организма, в генотипе будет только два аллеля.

Взаимодействие неаллельных генов. Различают три типа взаимодействия неаллельных генов: комплементарность, эпистаз и полимерию.

Комплементарность – явление, когда признак развивается только при взаимном действии двух доминантных неаллельных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развитие признака (рис. 6.11).

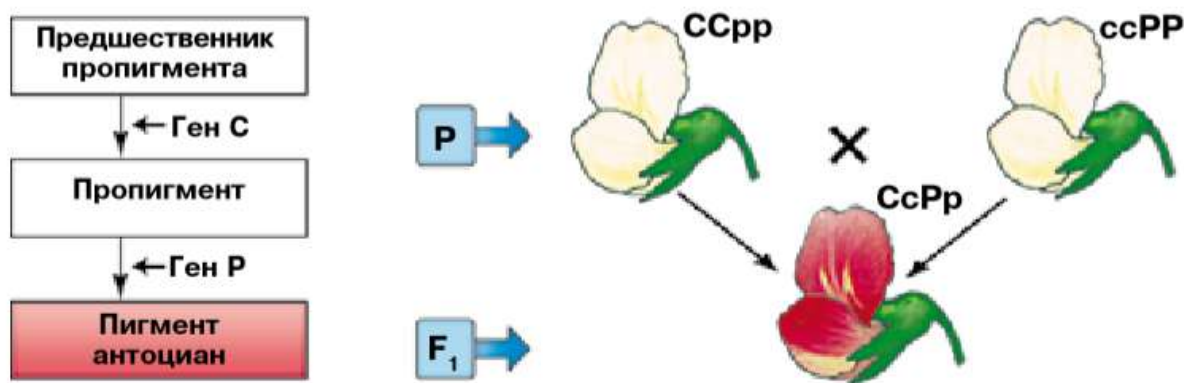


Рис. 6.11. Схема наследования признака при комплементарном действии генов

Эпистаз – явление, когда один ген (как доминантный, так и рецессивный) подавляет действие другого (неаллельного) гена (как доминантного, так и рецессивного). **Ген-подавитель (супрессор)** может быть доминантным (доминантный эпистаз) или рецессивным (рецессивный эпистаз) (рис. 6.12). Ген-подавитель называют **эпистатическим** (эпистатическим), подавляемый ген – **гипостатическим** (гипо-

статическим). Если эпистатичный ген не имеет собственного фенотипического проявления, то он называется **ингибитором**.

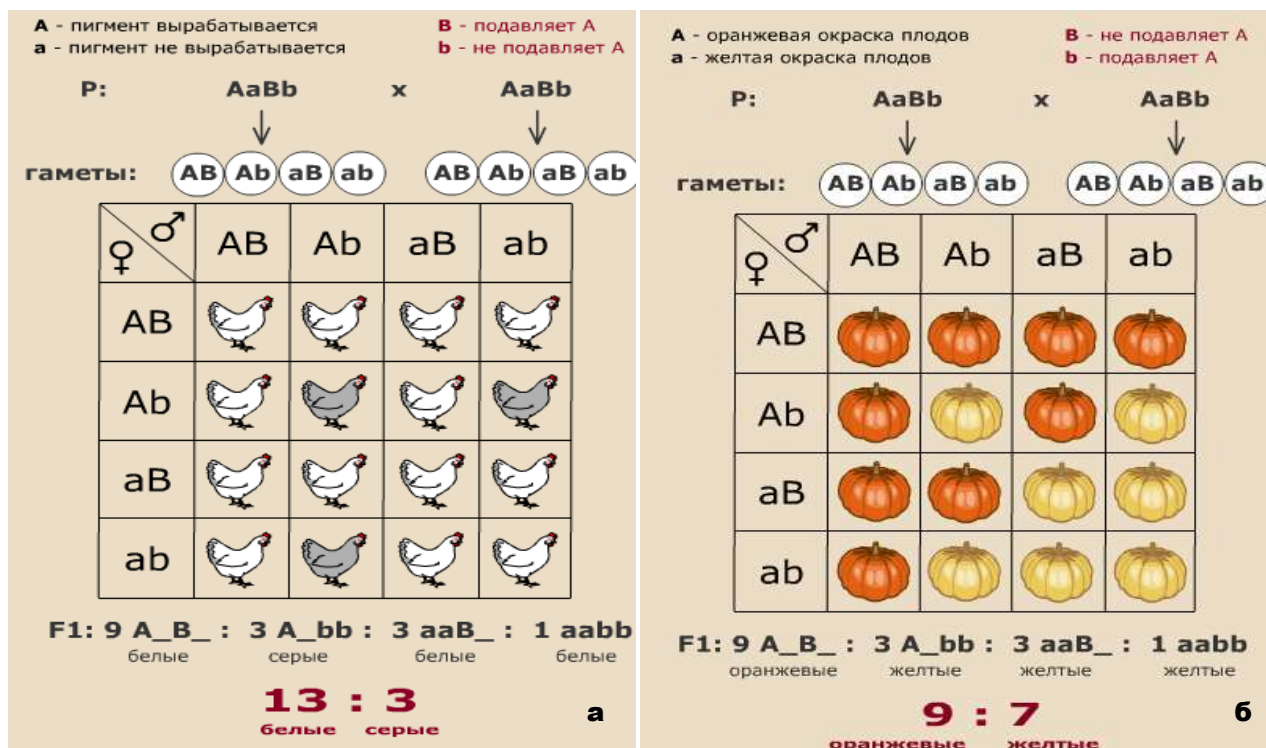


Рис. 6.12. Схема наследования признака при доминантном (а) и рецессивном (б) эпистазе

Полимерия – вид взаимодействия двух и более пар неаллельных генов, доминантные аллели которых однозначно влияют на развитие одного и того же признака. Полимерное действие генов может быть **кумулятивным** и **некумулятивным**. При кумулятивной полимерии (рис. 6.13) интенсивность значения признака зависит от суммирующего действия генов: чем больше доминантных аллелей, тем больше степень выраженности признака. При некумулятивной полимерии количество доминантных аллелей на степень выраженности признака не влияет, и признак проявляется при наличии хотя бы одного из доминантных аллелей. Полимерные гены обозначаются одной буквой, аллели одного локуса имеют одинаковый цифровой индекс, например $A_1a_1A_2a_2A_3a_3$. Кумулятивная полимерия имеет место при наследовании окраски зерновок пшеницы, чешуек семян овса, роста и цвета кожи человека и т.д.

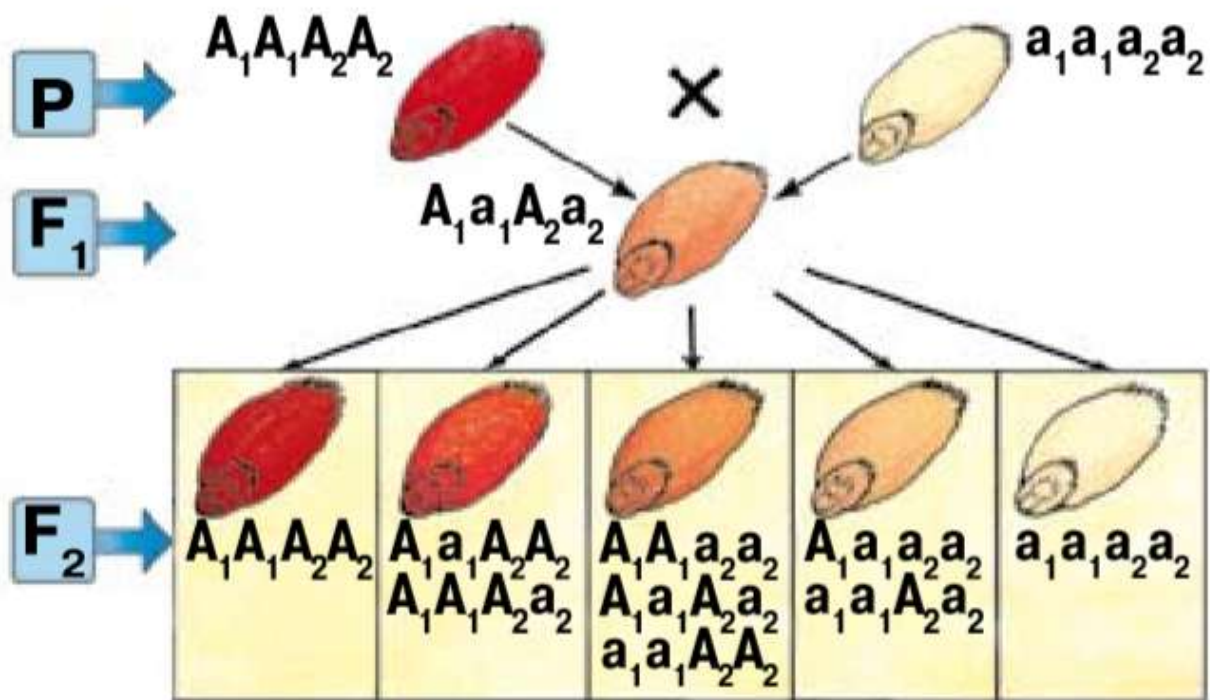


Рис. 6.13. Схема наследования признака при кумулятивной полимерии

Плейотропия – множественное действие генов. Плейотропное действие генов имеет биохимическую природу: один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, определяет не только развитие данного признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза других признаков и свойств, вызывая их изменение.

Плейотропное действие генов впервые было обнаружено Г. Менделем, который установил, что у растений с пурпурными цветками всегда имелись красные пятна в пазухах листьев, а семенная кожура была серого или бурого цвета. То есть развитие этих признаков определяется действием одного наследственного фактора (гена).

У человека встречается рецессивная наследственная болезнь – серповидно-клеточная анемия. Первичным дефектом этой болезни является замена одной из аминокислот в молекуле гемоглобина, что приводит к изменению формы эритроцитов. Одновременно с этим возникают нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварительной, выделительной системах. Это приводит к тому, что гомозиготный по этому заболеванию ребенок погибает в детстве. Причиной синдрома Марфана является доминантная мутация гена, контролирующего одновременно рост, длину пальцев, формирование интеллекта и форму хрусталика. Для человека с этим синдромом характерно

рен комплекс следующих признаков – высокий рост, очень длинные гибкие («паучьи») пальцы, повышенный интеллект, близорукость. Плейотропия широко распространена. Изучение действия генов показало, что плейотропным эффектом, обладают многие, если не все, гены.

Таким образом, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов – от генотипической среды. На проявление действия генов влияют и условия окружающей внешней среды. Следовательно, генотип является системой взаимодействующих генов.

6.1.6. Хромосомная теория наследственности. Нехромосомное наследование

Основные положения хромосомной теории наследственности:

1. Ведущую роль в наследственности играют хромосомы.
2. Гены расположены в хромосоме в определенной линейной последовательности.
3. Каждый ген расположен в определенном месте (локусе) хромосомы.
4. Аллельные гены занимают одинаковые локусы в гомологичных хромосомах.
5. Гены гомологичных хромосом образуют группу сцепления; число их равно гаплоидному набору хромосом.
6. Между гомологичными хромосомами возможен обмен аллельными генами (кроссинговер).
7. Частота кроссинговера между генами пропорциональна расстоянию между ними.

Нехромосомное наследование. Согласно хромосомной теории наследственности ведущую роль в наследственности играют ДНК хромосом. Однако ДНК содержатся также в митохондриях, хлоропластах и в цитоплазме. Нехромосомные ДНК называют *плазмидами*. Клетки не имеют специальных механизмов равномерного распределения плазмид в процессе деления, поэтому одна дочерняя клетка может получить одну генетическую информацию, а вторая – совершенно другую. Наследование генов, содержащихся в плазмидах, не подчиняется менделевским закономерностям наследования, а их роль в формировании генотипа еще изучена недостаточно.

6.1.7. Основные методы генетики

Гибридологический метод – скрещивание (гибридизация) организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам. Потомков от таких скрещиваний называют гибридами.

Генеалогический метод (метод родословных) – изучение наследования какого-либо признака у человека в ряде поколений. Позволяет прогнозировать вероятность передачи потомкам наследственных заболеваний.

Близнецовый метод – изучение проявления признаков у однояйцовых близнецов. Позволяет оценить роль внешней среды в формировании фенотипа.

Цитогенетический метод – изучение количества, формы и размеров хромосом. Позволяет обнаружить хромосомные и геномные мутации.

Биохимический метод – изучение наследственно обусловленных нарушений обмена веществ. Позволяет обнаружить генные мутации.

Популяционный метод – изучение частоты встречаемости генов и генотипов в популяциях. Дает информацию о степени гетерозиготности и полиморфизма (неоднородности) человеческих популяций.

6.2. Механизмы реализации генетической информации

Генетическая информация у всех организмов хранится в виде определенной последовательности нуклеотидов ДНК (или РНК у РНК-содержащих вирусов). Единицей наследственной информации служит *ген*, определяющий возможность развития признака.

Участок хромосомы, где расположен ген, называют *локусом*. Совокупность генов клеточного ядра представляет собой *генотип*, совокупность генов гаплоидного набора хромосом – *геном*, совокупность генов внеядерных ДНК (митохондрий, пластид, цитоплазмы) – *плазмон*.

Реализация информации, записанной в генах, через синтез белков называется *экспрессией* (проявлением) генов. Генетическая информация хранится в виде определенной последовательности нуклеотидов ДНК, а реализуется в виде последовательности аминокислот в белке. Посредниками, переносчиками информации, выступают РНК. Процесс реализации генетической информации можно представить в

виде очень простой схемы, которая получила название «Центральная догма молекулярной биологии» (рис. 6.14).

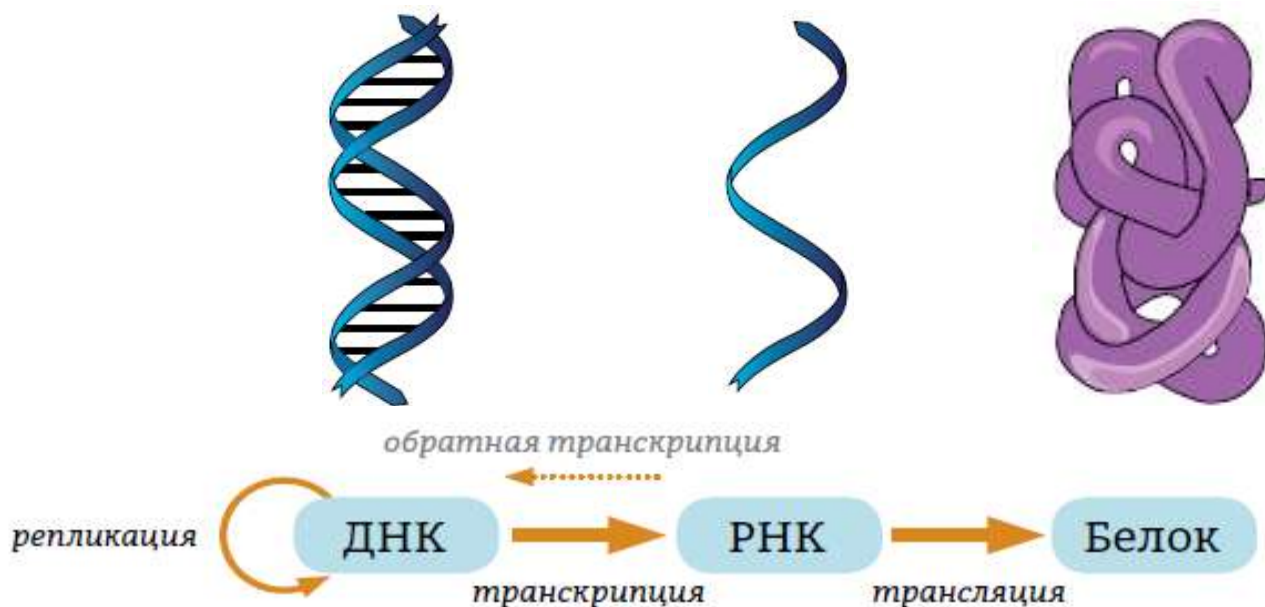


Рис. 6.14. Схема передачи генетической информации

Репликация (самоудвоение ДНК), **транскрипция** (образование мРНК, тРНК и рРНК на молекуле ДНК) и **трансляция** (биосинтез белка на мРНК) относятся к **реакциям матричного синтеза** (рис. 6.15). Все эти реакции объединяет то, что молекула ДНК в одном случае или молекула мРНК в другом, выступают в роли матрицы, на которой происходит образование одинаковых молекул. На реакциях матричного синтеза основана способность живых организмов к воспроизведению себе подобных.

6.2.1. Репликация ДНК

Репликация ДНК – процесс самоудвоения, главное свойство молекулы ДНК. Репликация относится к категории реакций матричного синтеза, идет с участием ферментов. Под действием ферментов молекула ДНК раскручивается, и около каждой цепи, выступающей в роли матрицы, по принципам комплементарности и антипараллельности достраивается новая цепь (рис. 6.16). Таким образом, в каждой дочерней ДНК одна цепь является материнской, а вторая – вновь синтезированной. Такой способ синтеза называется **полуконсервативным**.

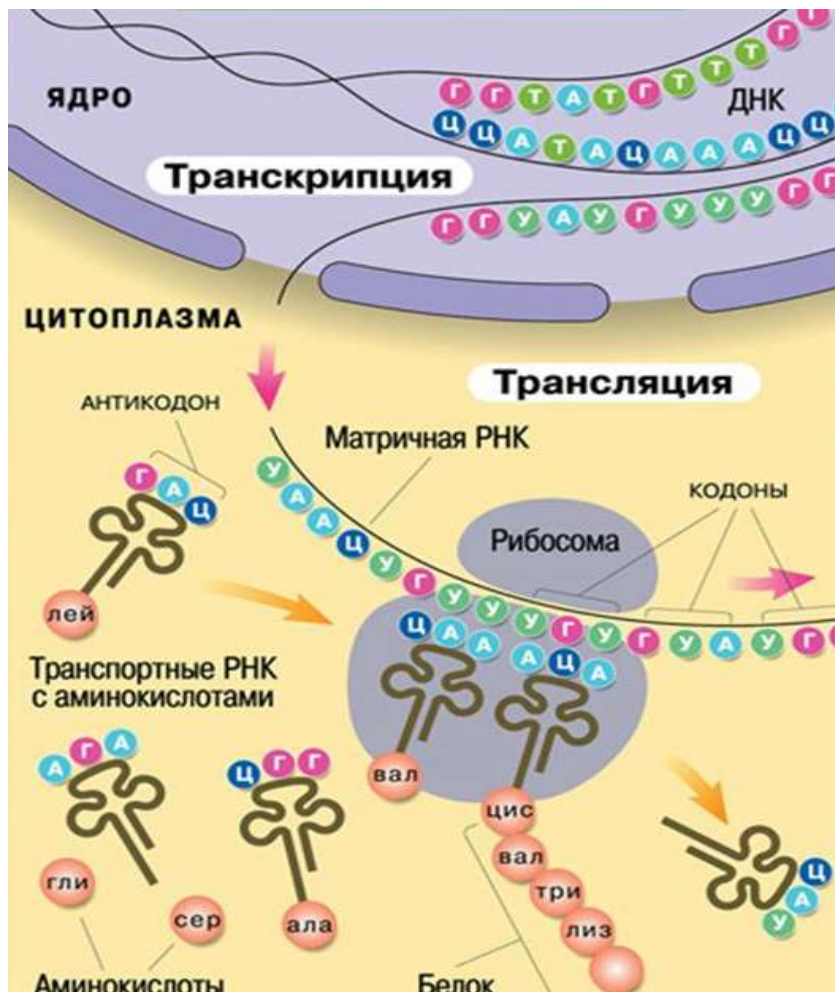


Рис. 6.15. Реакции матричного синтеза в клетке

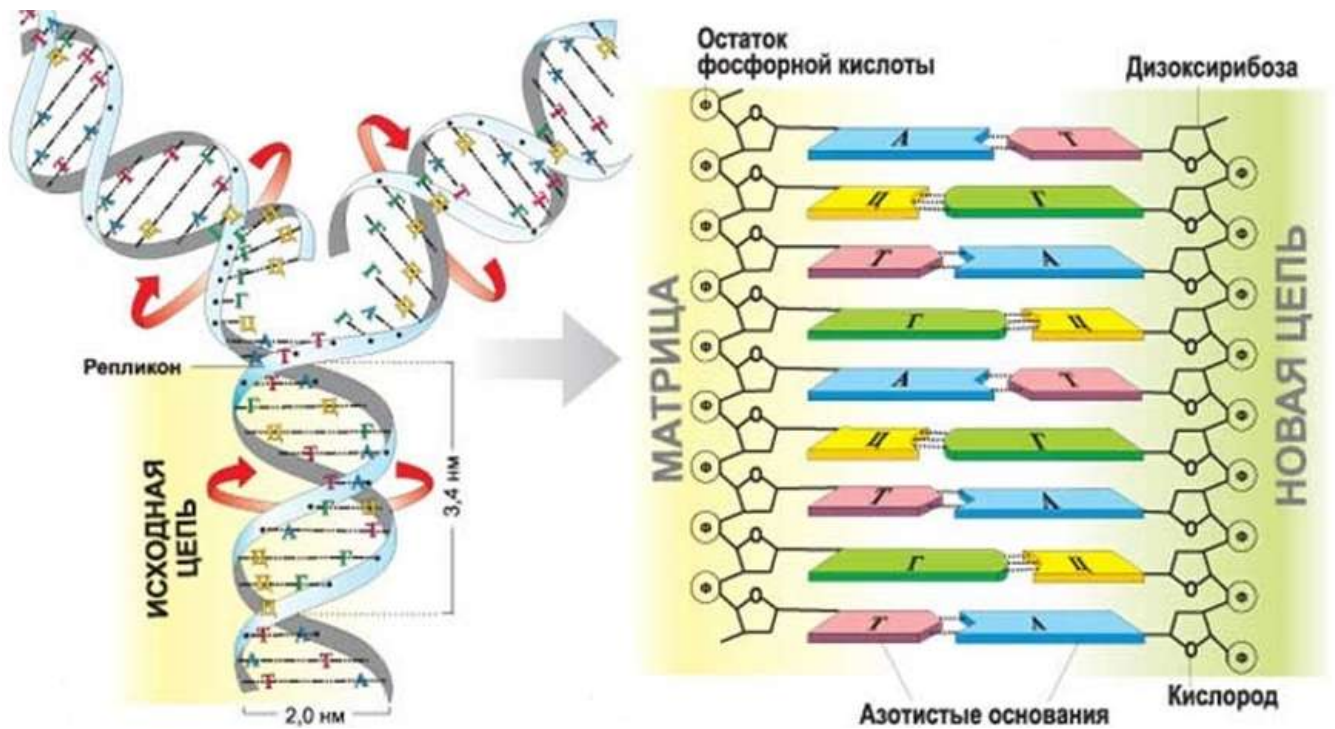


Рис. 6.16. Схема удвоения ДНК

«Строительным материалом» и источником энергии для репликации являются **дезоксирибонуклеозидтрифосфаты** (АТФ, ТТФ, ГТФ, ЦТФ), содержащие три остатка фосфорной кислоты. При включении дезоксирибонуклеозидтрифосфатов в полинуклеотидную цепь два концевых остатка фосфорной кислоты отщепляются, и освободившаяся энергия используется на образование фосфодиэфирной связи между нуклеотидами.

В репликации участвуют следующие ферменты:

- 1) **геликазы** («расплетают» ДНК);
- 2) **дестабилизирующие белки**;
- 3) **ДНК-топоизомеразы** (разрезают ДНК);
- 4) **ДНК-полимеразы** (подбирают дезоксирибонуклеозидтрифосфаты и комплементарно присоединяют их к матричной цепи ДНК);
- 5) **РНК-праймазы** (образуют РНК-затравки, праймеры);
- 6) **ДНК-лигазы** (сшивают фрагменты ДНК).

С помощью геликаз в определенных участках ДНК расплетается, одноцепочечные участки ДНК связываются дестабилизирующими белками, образуется **репликационная вилка** (рис. 6.17).

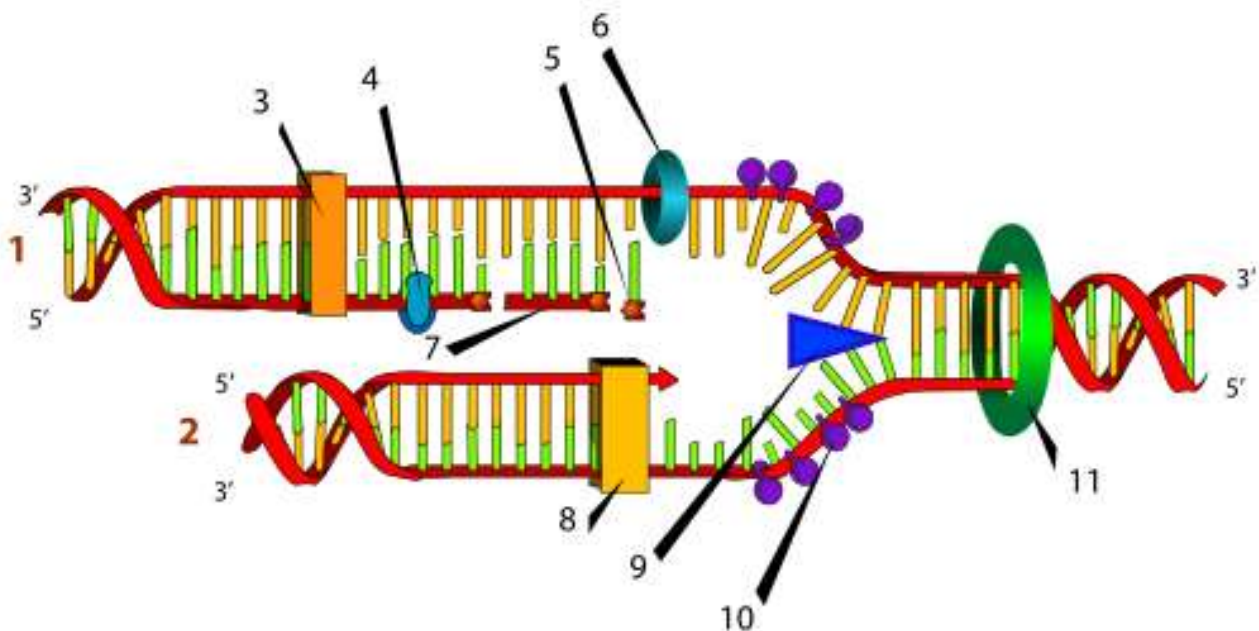


Рис. 6.17. Схема процесса репликации:

- 1 – запаздывающая нить; 2 – лидирующая нить; 3 – ДНК-полимераза;
 4 – ДНК-лигаза; 5 – РНК-праймер; 6 – праймаза; 7 – фрагмент Оказаки;
 8 – ДНК-полимераза; 9 – геликаза; 10 – белки, связывающие одноцепочечную ДНК; 11 – топоизомераза

При расхождении 10 пар нуклеотидов (один виток спирали) молекула ДНК должна совершить полный оборот вокруг своей оси.

Чтобы предотвратить это вращение, ДНК-топоизомераза разрезает одну цепь ДНК, что дает ей возможность вращаться вокруг второй цепи.

ДНК-полимераза может присоединять нуклеотид только к 3'-углероду дезоксирибозы предыдущего нуклеотида, поэтому данный фермент способен передвигаться по матричной ДНК только в одном направлении: от 3'-конца к 5'-концу этой матричной ДНК. Так как в материнской ДНК цепи антипараллельны, то на ее разных цепях сборка дочерних полинуклеотидных цепей происходит по-разному и в противоположных направлениях. На цепи 3'-5' синтез дочерней полинуклеотидной цепи идет без перерывов; эта дочерняя цепь будет называться **лидирующей**. На цепи 5'-3' – прерывисто, фрагментами (**фрагменты Оказаки**), которые после завершения репликации ДНК-лигазами сшиваются в одну цепь; эта дочерняя цепь будет называться **запаздывающей (отстающей)**.

Особенностью ДНК-полимеразы является то, что она может начинать свою работу только с «затравки» (**праймера**). Роль «затравок» выполняют короткие последовательности РНК, образуемые при участии фермента РНК-праймазы и спаренные с матричной ДНК. РНК-затравки после окончания сборки полинуклеотидных цепочек удаляются.

Репликация протекает сходно у прокариот и эукариот. Скорость синтеза ДНК у прокариот на порядок выше (1000 нуклеотидов в секунду), чем у эукариот (100 нуклеотидов в секунду). Репликация начинается одновременно в нескольких участках молекулы ДНК. Фрагмент ДНК от одной точки начала репликации до другой образует единицу репликации – **репликон**. Репликация происходит перед делением клетки. Благодаря этой способности ДНК осуществляется передача наследственной информации от материнской клетки дочерним.

Репарацией называется процесс устранения повреждений нуклеотидной последовательности ДНК. Осуществляется особыми ферментными системами клетки (**ферменты репарации**). В процессе восстановления структуры ДНК можно выделить следующие этапы: 1) ДНК-репарирующие нуклеазы распознают и удаляют поврежденный участок, в результате чего в цепи ДНК образуется брешь; 2) ДНК-полимераза заполняет эту брешь, копируя информацию со второй («хорошей») цепи; 3) ДНК-лигаза «сшивает» нуклеотиды, завершая репарацию.

Наиболее изучены три механизма репарации: 1) фоторепарация; 2) эксцизная, или дорепликативная репарация; 3) пострепликативная репарация. Изменения структуры ДНК происходят в клетке постоянно под действием реакционно-способных метаболитов, ультрафиолетового излучения, тяжелых металлов и их солей и др. Поэтому дефекты систем репарации повышают скорость мутационных процессов, являются причиной наследственных заболеваний (пигментная ксеродерма, прогерия и др.).

6.2.2. Биосинтез белка

Процесс биосинтеза белка включает два этапа: транскрипцию и трансляцию.

Транскрипция (от лат. *transcriptio* – переписывание) – синтез РНК с использованием ДНК в качестве матрицы (рис. 6.18). В результате образуются мРНК, тРНК и рРНК. Процесс транскрипции требует больших затрат энергии в виде АТФ и осуществляется ферментом РНК-полимеразой.

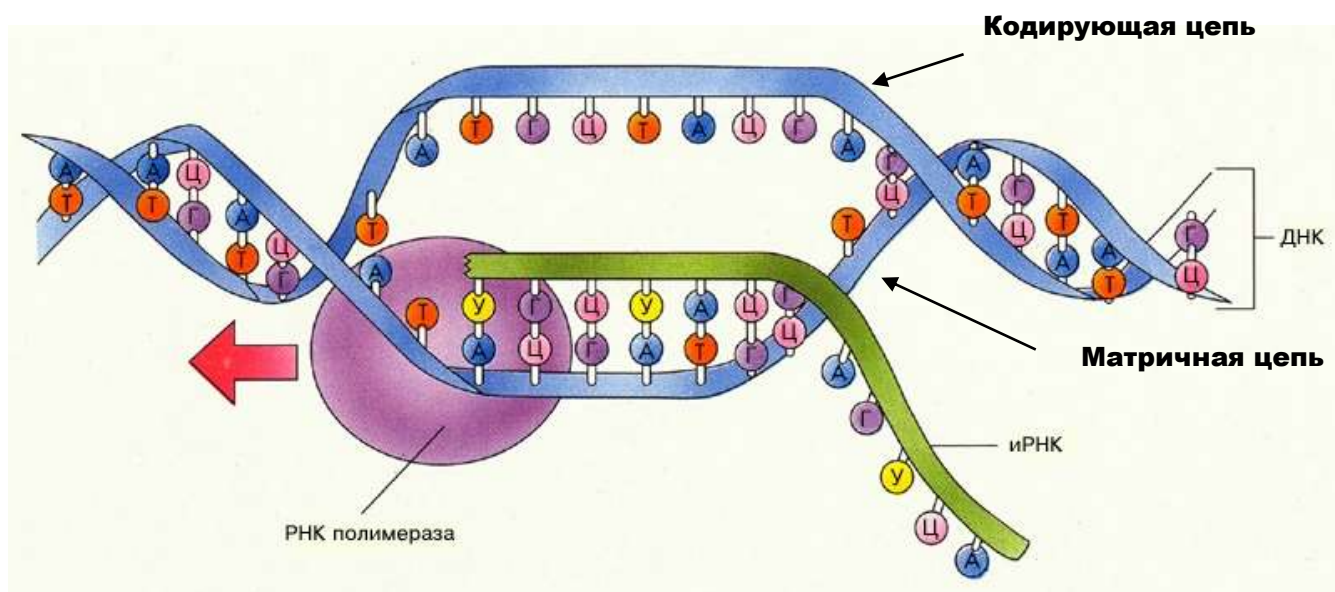


Рис. 6.18. Схема процесса транскрипции

На время транскрипции двойная цепь ДНК разрывается, и синтез РНК происходит на одной из двух цепочек ДНК. Одновременно транскрибируется не вся молекула ДНК, а лишь отдельные ее отрезки. Такой отрезок (*транскриптон*) начинается *промотором* (участок ДНК, куда присоединяется РНК-полимераза и откуда начинается транскрипция) и заканчивается *терминатором* (участок ДНК, содержащий сигнал окончания транскрипции).

РНК-полимераза может присоединиться только к промотору, который находится на 3'-конце матричной цепи ДНК, и двигаться только от 3'- к 5'-концу этой матричной цепи ДНК. Синтез РНК происходит в соответствии с принципами комплементарности и антипараллельности. Строительным материалом и источником энергии для транскрипции являются рибонуклеозидтрифосфаты (АТФ, УТФ, ГТФ, ЦТФ).

Продвигаясь вдоль цепи ДНК, РНК полимераза осуществляет последовательное точное переписывание информации до тех пор пока она не встречает на своем пути стоп-кодон транскрипции. В результате транскрипции образуется «незрелая» иРНК (пре-иРНК), которая проходит стадию *созревания* или *процессинга*.

Трансляция (от лат. *translatio* – перевод) – синтез полипептидной цепи с использованием мРНК в роли матрицы (рис. 6.19). В трансляции участвуют все три типа РНК: мРНК служит информационной матрицей; тРНК доставляют аминокислоты и узнают кодоны; рРНК вместе с белками образуют рибосомы, которые удерживают мРНК; тРНК и белок осуществляют синтез полипептидной цепи.

мРНК транслируется не одной, а одновременно несколькими (до 80) рибосомами. Такие группы рибосом называются *полирибосомами* (*полисомами*). На включение одной аминокислоты в полипептидную цепь необходима энергия четырех АТФ.

Трансляция имеет 3 фазы: *инициация*, *элонгация* и *терминация*.

Инициация – фаза начала синтеза полипептида. Сначала происходит объединение находящихся порознь в цитоплазме субчастиц рибосомы (большой и малой). Формируется рибосома, в составе которой различают пептидилный и аминоацильный центры. Затем происходит присоединение к рибосоме первой аминоацил- тРНК.

В молекуле любой мРНК вблизи 5'-конца имеется участок комплементарной последовательности нуклеотидов рРНК малой субчастицы рибосомы. Рядом с этим участком расположен стартовый кодон АУГ, кодирующий аминокислоту – метионин. Малая субчастица рибосомы соединяется с мРНК. Затем происходит объединение малой субчастицы с большой субчастицей, формируется рибосома.

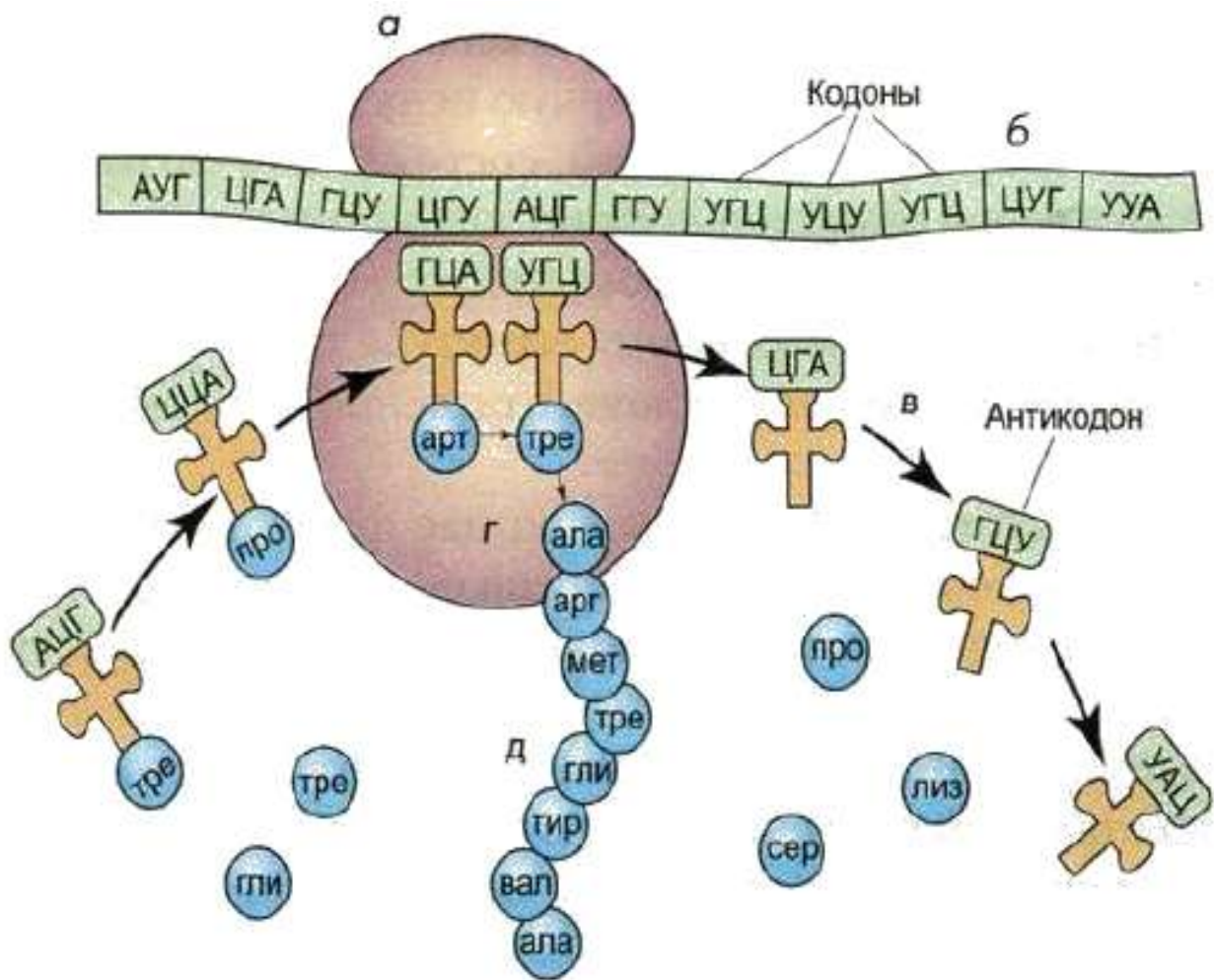


Рис. 6.19. Схема биосинтеза белка:
а – рибосома; *б* – иРНК; *в* – тРНК; *г* – образование пептидной связи;
д – растущая полипептидная цепь

В рибосоме образуется два важных участка – пептидилный центр – П-участок и аминокислотный центр – А-участок. К концу фазы инициации П-участок занят аминокислот тРНК, связанной со стартовой аминокислотой – метионином, а А-участок готов принять следующий за стартовым кодон. В рибосомы транспортируются молекулы тРНК. Молекулы тРНК состоят из 75-95 нуклеотидов и по форме напоминают лист клевера. В своем составе они имеют два активных центра: 1) акцепторный конец, к которому присоединяется транспортируемая аминокислота путем ковалентной связи с затратой энергии 1 АТФ. Формируется аминокислот-тРНК; 2) антикодоновая петля, комплементарная кодону мРНК.

Элонгация – удлинение полипептида. Внутри большой субчастицы рибосомы одновременно находятся около 30 нуклеотидов мРНК и только 2 информативных триплета-кодона: один – в аминокислотном

А-участке, другой – в пептидильном П-участке. Молекула тРНК с аминокислотой вначале подходит к А-центру рибосомы. В том случае, если антикодон тРНК комплементарен кодону мРНК, происходит временное присоединение аминоацил-тРНК к кодону мРНК. После этого рибосома передвигается на 1 кодон по мРНК, а тРНК с аминокислотой перемещается в П-участок. К освободившемуся А-участку приходит новая аминоацил-тРНК с аминокислотой и вновь останавливается там в том случае, если антикодон тРНК комплементарен кодону мРНК. Между аминокислотой и полипептидом образуется пептидная связь и одновременно разрушается связь между аминокислотой и ее тРНК, а также между тРНК и мРНК. Освободившаяся от аминокислоты тРНК выходит из рибосомы в цитоплазму. Она готова соединиться со следующей аминокислотой. Рибосома снова перемещается на 1 триплет.

Терминация – завершение синтеза полипептидной молекулы. Рибосома достигает одного из трех стоп-кодонов мРНК, а так как не существует тРНК с антикодонами, комплементарными стоп-кодонам, синтез полипептидной цепи прекращается. Она высвобождается и отделяется от рибосомы. Рибосомные субчастицы диссоциируют, отделяются от мРНК и могут принять участие в синтезе следующей полипептидной цепи.

После окончания синтеза белки модифицируются в результате **процессинга**. Они приобретают вторичную и третичную структуру, вводятся метильные, фосфатные, ацетильные группы. Это делает разнообразие белков бесконечным. Все реакции биосинтеза белка находятся под генетическим контролем; каждый этап контролируется определенным геном.

Генетический код. Информация о структуре белков «записана» в ДНК в виде последовательности нуклеотидов. В процессе транскрипции она переписывается на синтезирующуюся молекулу мРНК, которая выступает в качестве матрицы в процессе биосинтеза белка. Определенному сочетанию нуклеотидов ДНК, а следовательно, и мРНК, соответствует определенная аминокислота в полипептидной цепи белка (рис. 6.20).

Это соответствие называют **генетическим кодом** (табл. 6.1). Три стоящих рядом нуклеотида в молекуле ДНК называются **триплетом**. Триплет, находящийся на иРНК, называется **кодоном**. В молекуле тРНК имеется **антикодон** – участок из трех нуклеотидов.

У каждой аминокислоты есть свой антикодон, комплементарный кодону.



Рис. 6.20. Соотношение последовательности триплетов в ДНК и мРНК и аминокислот в полипептиде

Одну аминокислоту определяют три нуклеотида, объединенных в *триплет* (кодон). Поскольку существует четыре типа нуклеотидов, объединяясь по три в триплет, они дают $4^3 = 64$ варианта триплетов (в то время как кодируется только 20 аминокислот).

Среди триплетов есть 4 специальных последовательности, выполняющих функции «знаков препинания»: триплет АУГ, кодирующий метионин, называется *старт-кодоном*. С этого кодона начинается синтез молекулы белка. Таким образом, во время синтеза белка, первой аминокислотой в последовательности всегда будет метионин. Триплеты УАА, УАГ и УГА называются *стоп-кодонами* и не кодируют ни одной аминокислоты. На этих последовательностях синтез белка прекращается.

Свойства генетического кода:

1. Триплетность. Каждая аминокислота кодируется последовательностью из трех нуклеотидов – триплетом или кодоном:

AGCTAGCTAGCT

2. Непрерывность. Между триплетами нет никаких дополнительных нуклеотидов, информация считывается непрерывно.

AGC~~TA~~CTAGCT

3. Неперекрываемость. Один нуклеотид не может входить одновременно в два триплета:

AGCTAGC~~TA~~CTAGCT

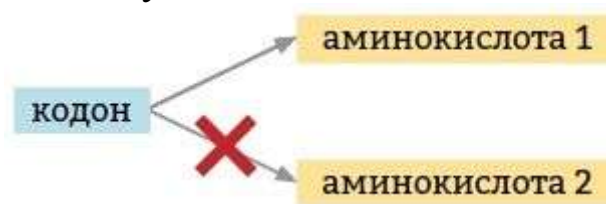
Таблица 6.1

Стандартный генетический код

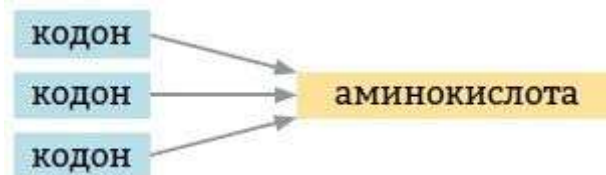
Нуклеотид					
1-й	2-й				3-й
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ } Фенилаланин УУЦ } УУА } Лейцин УУГ }	УЦУ } УЦЦ } Серин УЦА } УЦГ }	УАУ } Тирозин УАЦ } УАА } стоп-кодона УАГ }	УГУ } Цистеин УГЦ } УГА } стоп-кодон УГГ } Триптофан	У Ц А Г
Ц	ЦУУ } ЦУЦ } Лейцин ЦУА } ЦУГ }	ЦЦУ } ЦЦЦ } Пролин ЦЦА } ЦЦГ }	ЦАУ } Гистидин ЦАЦ } ЦАА } Глутамин ЦАГ }	ЦГУ } ЦГЦ } Аргинин ЦГА } ЦГГ }	У Ц А Г
А	АУУ } АУЦ } Изолейцин АУА } Метионин АУГ } старт-кодон	АЦУ } АЦЦ } Треонин АЦА } АЦГ }	ААУ } ААЦ } Аспарагин ААА } Лизин ААГ }	АГУ } Серин АГЦ } АГА } Аргинин АГГ }	У Ц А Г
Г	ГУУ } ГУЦ } Валин ГУА } ГУГ }	ГЦУ } ГЦЦ } Аланин ГЦА } ГЦГ }	ГАУ } Аспарагиновая ГАЦ } кислота ГАА } Глутаминовая ГАГ } кислота	ГГУ } ГГЦ } Глицин ГГА } ГГГ }	У Ц А Г

Примечание: первое азотистое основание в триплете находится в левом вертикальном ряду, второе – в верхнем горизонтальном, третье – в правом вертикальном; на пересечении линий трех оснований выявляется искомая аминокислота.

4. Однозначность (специфичность). Один кодон может кодировать только одну аминокислоту.



5. Вырожденность (избыточность). Одна аминокислота может кодироваться несколькими разными кодонами.



6. Коллинеарность. Последовательность аминокислот в синтезируемой молекуле белка совпадает с последовательностью триплетов в мРНК.

7. Универсальность. Генетический код одинаков для всех живых организмов.

6.2.3. Молекулярная организация генома и строение гена у про- и эукариот

Различные организмы значительно отличаются по количеству ДНК, составляющей их геном. У вирусов размеры генома колеблются от нескольких сотен до нескольких тысяч пар нуклеотидов. У прокариот размеры генома значительно больше. Их единственная кольцевая молекула ДНК содержит около 10^6 пар нуклеотидов. Гены прокариот состоят только из кодирующих нуклеотидных последовательностей.

Геном эукариот значительно превышает по размерам геном прокариот и достигает 10^9 - 10^{12} пар нуклеотидов. Генетический материал в эукариотических клетках распределен в нескольких хромосомах, каждая из которых несет одну молекулу ДНК. Основная часть полинуклеотидной последовательности ДНК эукариот не кодирует белки и другие макромолекулы. Она состоит из коротких многократно повторяющихся нуклеотидов и называется *молчащей ДНК*. Например, около 95% ДНК в клетках человека не кодирует белки.

Ген представляет собой участок молекулы ДНК (реже РНК), в котором закодирована информация о первичной структуре одной полипептидной цепи, рРНК или тРНК.

Все гены по функциям подразделяются на **структурные** и **функциональные**. Структурные гены несут информацию о белках-ферментах и гистонах, о последовательности нуклеотидов в различных видах РНК. Среди функциональных генов выделяют: 1) *гены-модуляторы*, усиливающие или ослабляющие действие структурных генов (*супрессоры (ингибиторы), активаторы, модификаторы*); 2) *гены, регулирующие работу структурных генов (регуляторы и операторы)*.

Все клетки многоклеточного организма, возникая из зиготы путем митоза, получают полноценный набор генетической информации. Несмотря на это, они отличаются друг от друга по морфологии, биохимическим и функциональным свойствам. В основе этих различий лежит активное функционирование в разных клетках неодинаковых частей генома.

Большая часть генома находится в клетках организма в неактивном, репрессированном, состоянии, и только 7-10% генов активны, т.е. транскрибируются. Спектр функционирующих генов зависит от тканевой принадлежности клетки, периода ее жизненного цикла и стадии индивидуального развития организма.

Конститутивные гены, или **гены «домашнего хозяйства»** (от англ. *housekeeping*), обеспечивают функции, свойственные всем типам клеток. Эти гены кодируют белки общего назначения (гистоны, белки рибосом, тубулины и др.), тРНК, рРНК. **Индукцибельные гены** или **гены «роскоши»** (англ. *luxury*) – гены, обеспечивающие специализированные функции различным типам клеток. Изменение условий может привести к активации «молчащих» генов и репрессии активных. Дифференцированная экспрессия одного генома у млекопитающих обуславливает развитие огромного множества типов клеток.

Структура гена. Ген, кроме непосредственно кодирующей части, включает в себя регуляторные и иные структурные элементы. Общий план строения генов у прокариот и эукариот не отличается – и те, и другие содержат регуляторную область с промотором и оператором, единицу транскрипции с кодирующей и нетранслируемыми последовательностями и терминатор (рис. 6.21).

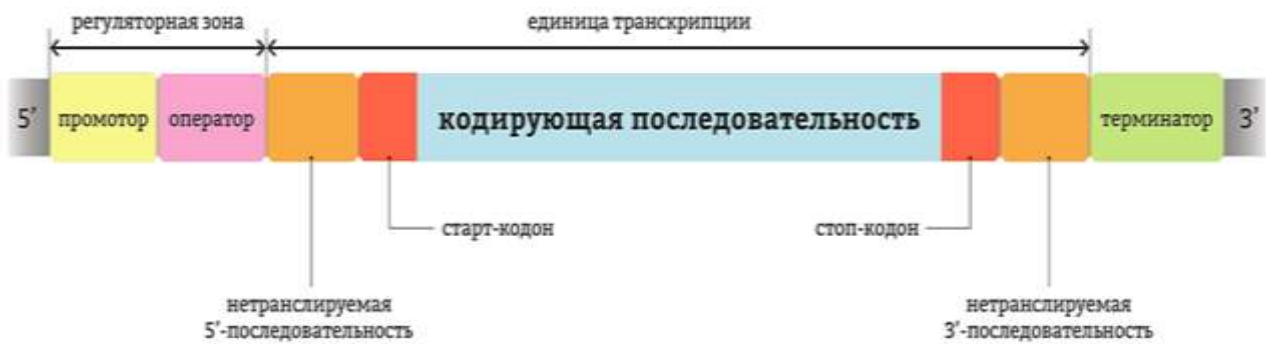


Рис. 6.21. Общая схема строения гена

Кодирующая последовательность – основная структурно-функциональная единица гена, именно в ней находятся триплеты нуклеотидов, кодирующие аминокислотную последовательность. Она начинается со **старт-кодона** и заканчивается **стоп-кодоном**.

До и после кодирующей последовательности находятся **нетранслируемые 5'- и 3'-последовательности**. Они выполняют регуляторные и вспомогательные функции, например, обеспечивают посадку рибосомы на и-РНК.

Нетранслируемые и кодирующая последовательности составляют единицу транскрипции – транскрибируемый участок ДНК, т.е. участок ДНК, с которого происходит синтез и-РНК.

В начале гена находится **регуляторная область**, включающая в себя **промотор** и **оператор**. **Промотор** – участок молекулы ДНК, связывающий фермент РНК-полимеразу. **Промотор** определяет начало транскрипции (участок инициации).

Оператор – область, с которой могут связываться специальные белки – **репрессоры**, которые могут уменьшать активность синтеза РНК с этого гена – иначе говоря, уменьшать его **экспрессию**. **Оператор** располагается поблизости от промотора или внутри него. Этот участок может быть свободным, тогда РНК-полимераза соединяется с промотором и начинается транскрипция. Если оператор связан с белком-репрессором, РНК-полимераза не может нормально соединиться с промотором, и транскрипция невозможна.

Терминатор – нетранскрибируемый участок ДНК, находится за структурной областью гена, на котором останавливается синтез РНК.

Организация генов у прокариот. Генетическая система прокариот называется **опероном**. Оперон представляет собой объединение нескольких генов в единую функциональную единицу (рис. 6.22).

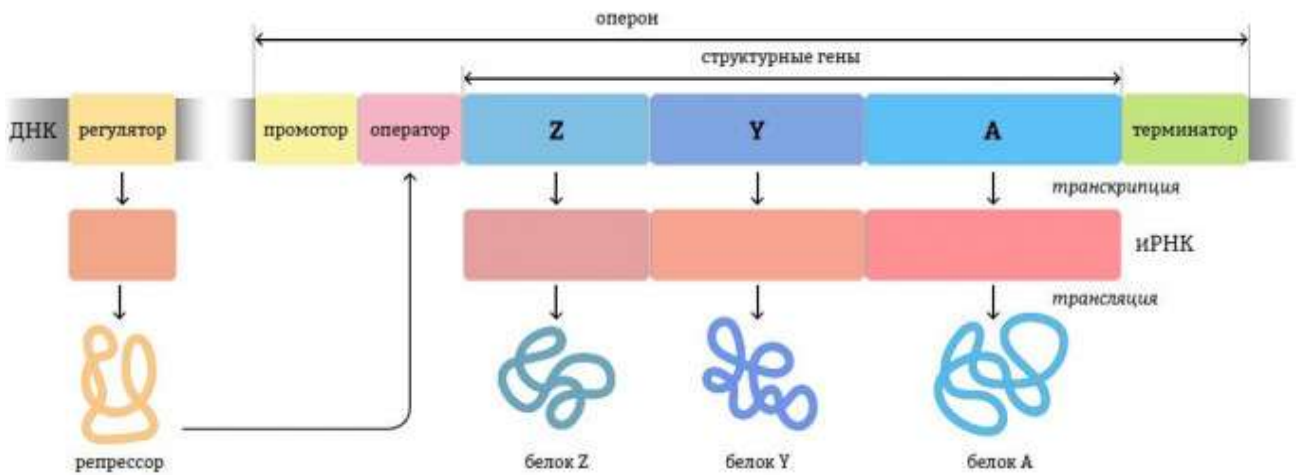


Рис. 6.22. Схема строения гена у прокариот

Оперон содержит регуляторную (неинформативную) часть (10%) и структурную (информативную) – (90%). В структурной части содержится информация об одном или нескольких белках (полицистронная единица транскрипции). Со структурной части считывается иРНК. Регуляторная часть включает промотор, оператор и терминатор – элементы, которые управляют работой гена.

В начале и в конце оперона есть единые регуляторные области для нескольких структурных генов. С транскрибируемого участка оперона считывается одна молекула и-РНК, которая содержит несколько кодирующих последовательностей, в каждой из которых есть свой *старт*- и *стоп*-кодон. С каждого из таких участков синтезируется один белок. Таким образом, *с одной молекулы и-РНК синтезируется несколько молекул белка*. Молекула и-РНК, кодирующая последовательности более чем одного белка, образующаяся при транскрипции двух или нескольких соседствующих генов, входящих в состав одного оперона, называется **полицистронной информационной РНК**. Она характерна для прокариотических организмов и вирусов.

Работу оперона могут регулировать другие гены, которые могут быть заметно удалены от самого оперона – **регуляторы**. Белок, транслируемый с этого гена, называется **репрессором**. Он связывается с оператором оперона, регулируя экспрессию сразу всех генов, в нем содержащихся (если оператор связан с белком-репрессором, тогда транскрипция заблокирована, а если оператор свободен, то транскрипция возможна).

Этапы транскрипции у прокариот: 1 – *инициация* – обнаружение ферментом РНК-полимеразой промотора и соединение с ним; 2 – *элонгация* – синтез и удлинение иРНК; 3 – *терминация* – остановка транскрипции.

Для прокариот характерно явление **сопряжения транскрипции и трансляции** (рис. 6.23). Такое сопряжение не встречается у эукариот из-за наличия у них ядерной оболочки, отделяющей цитоплазму, где происходит трансляция, от генетического материала, на котором происходит транскрипция. У прокариот во время синтеза РНК на матрице ДНК с синтезируемой молекулой РНК может сразу связываться рибосома. Таким образом, трансляция начинается еще до завершения транскрипции. Более того, с одной молекулой РНК может одновременно связываться несколько рибосом, синтезируя сразу несколько молекул одного белка.

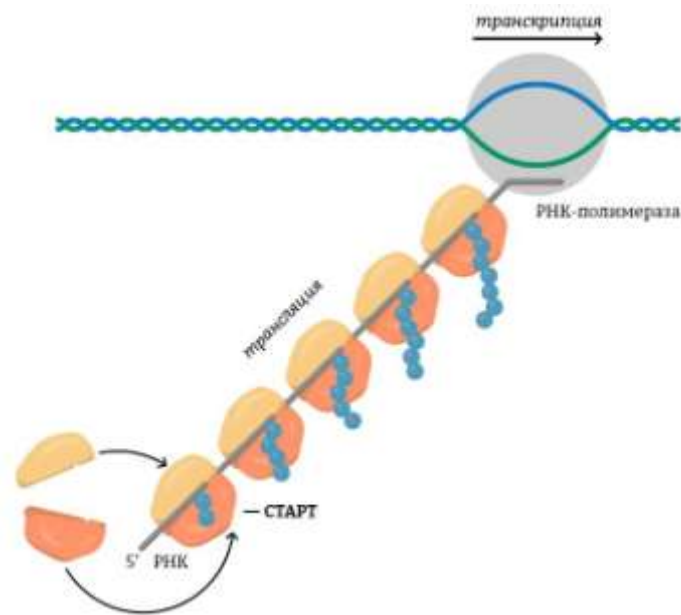


Рис. 6.23. Явление сопряжения транскрипции и трансляции у прокариот

Организация генов у эукариот. Число генов у эукариот до сих пор точно не определено и по приблизительным оценкам составляет около 30 тыс. Генетическая система эукариот называется **транскриптоном**. На долю регуляторной части приходится 90%, структурной (информативной) – (10%).

Регуляторная зона транскриптона представляет ряд последовательно расположенных промоторов и терминаторов. Кроме того, либо в составе гена, но чаще – на некотором расстоянии от промотора у эукариот имеется регуляторный элемент, в котором локализуются специальные участки: энхансеры – усилители транскрипции, сайленсеры – гасители транскрипции. Регуляторные элементы у эукариот

могут влиять на скорость транскрипции, даже если они расположены за тысячи пар нуклеотидов от промотора.

У эукариот практически не встречается объединение генов в опероны. Однако кодирующая последовательность гена эукариот имеет «прерывистое» строение: кодирующие участки (*экзоны*) чередуются с некодирующими (*интронами*) (рис. 6.24). Число экзонов и интронов различных генов разное; экзоны чередуются с интронами, общая длина последних может превышать длину экзонов в два и более раз.



Рис. 6.24. Схема строения гена у эукариот

В отличие от генов прокариот, регуляция транскрипции у эукариот значительно сложнее. Этапы транскрипции генов эукариот: 1 – *инициация* – соединение промотора с РНК-полимеразой, сборка сложного ферментного и белкового комплекса на регуляторных участках ДНК и начало процесса; 2 – *элонгация* – синтез пре-иРНК – первичного РНК-транскрипта; 3 – *процессинг и сплайсинг*; 4 – *терминация* – остановка транскрипции.

С каждого гена сначала синтезируется незрелая, или пре-РНК, которая содержит в себе как интроны, так и экзоны. *Процессинг* – процесс формирования зрелой мРНК из ее предшественника пре-мРНК (рис. 6.24). Он включает два основных события: 1) присоединение к концам мРНК коротких последовательностей нуклеотидов, обозначающих место начала и место конца трансляции; 2) *сплайсинг* – удаление неинформативных последовательностей мРНК, соответствующих

интронам ДНК. В результате сплайсинга молекулярная масса мРНК уменьшается в 10 раз.

Такая организация генов позволяет осуществить **процесс альтернативного сплайсинга** – когда с одного гена могут быть синтезированы разные формы белка, за счет того, что в процессе сплайсинга экзоны могут сшиваться в разных последовательностях (рис. 6.25).

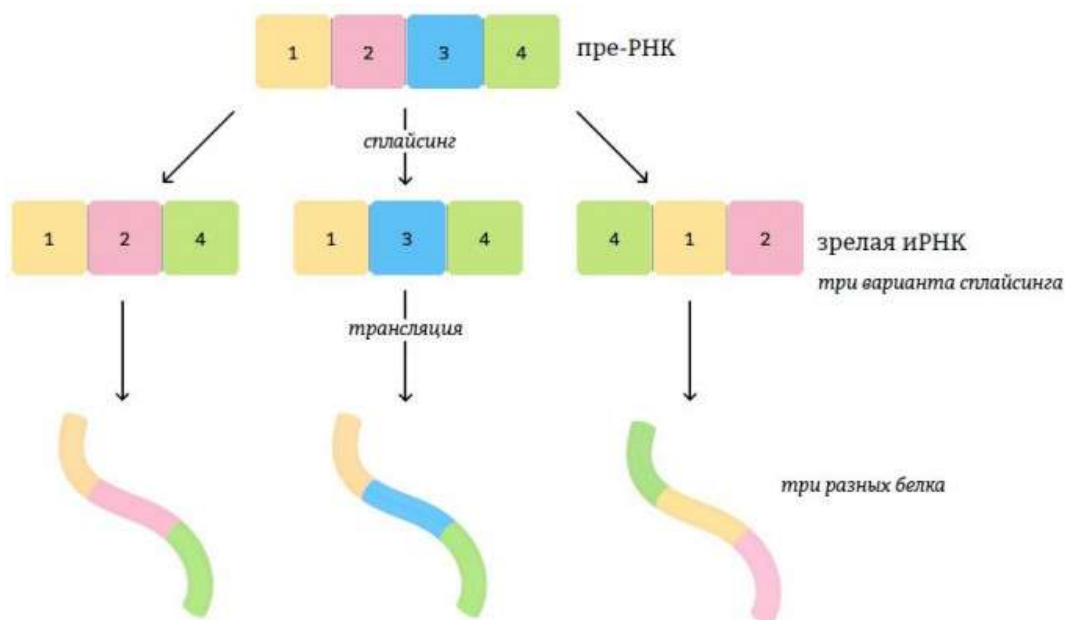


Рис. 6.25. Процесс альтернативного сплайсинга

Транскрипция и процессинг происходят в клеточном ядре. Зрелая иРНК приобретает определенную пространственную конформацию, окружается белками и в таком виде через ядерные поры транспортируется к рибосомам; иРНК эукариот, как правило, моноцистронны (кодируют только одну полипептидную цепь).

У ретровирусов обнаружено явление **обратной транскрипции**. Эти онкогенные вирусы содержат РНК в качестве носителей наследственной информации. Если вирус проникает в клетку, на нем синтезируется ДНК хозяина. В данном случае РНК является матрицей. Генетическая информация переносится не от ДНК к РНК, а от РНК к ДНК. Этот синтез ведет фермент обратная транскриптаза (ревертаза).

Регуляция экспрессии генов. Экспрессия генов начинается с момента связывания промотора с ферментом транскрипции – РНК-полимеразой. При позитивном контроле оператор находится перед промотором, регуляторный белок, присоединяясь к оператору, облегчает связывание с ним РНК-полимеразы, запуская, тем самым, транскрипцию. При этом регуляторный белок называется *белком-апоиндуктором*.

При негативном контроле оператор находится после промотора, и, взаимодействуя с регуляторным белком, препятствует связыванию РНК-полимеразы с промотором, останавливая транскрипцию. В этом случае регуляторный белок называется *белком-репрессором*.

Как и у прокариот, регуляция транскрипции у эукариот опосредована ДНК-белковыми взаимодействиями. Белки позитивной и негативной регуляции связываются со специфическими областями ДНК и стимулируют или ингибируют транскрипцию. Группу таких белков называют *транскрипционными факторами*.

Индукция генной экспрессии может быть обусловлена влиянием факторов внешней среды: температуры, света, а также действием факторов внутренней среды, таких как гормоны. У многоклеточных эукариот один тип клеток может подавать сигнал другому путем секреции гормонов. Гормоны циркулируют по телу. Разные гормоны проникают в разные клетки, вступая в контакт с соответствующими целевыми клетками и затем инициируют серию событий, которые регулируют экспрессию определенных тканеспецифических генов.

В эмбриональный период развития особей гормоны являются одним из факторов дифференцировки клеток. Тело многоклеточного организма построено из разнообразных клеточных типов. Они отличаются структурой и функциями, т.е. дифференцированы. Различия проявляются в том, что помимо белков, необходимых любой клетке организма, клетки каждого типа синтезируют еще и специализированные белки: в эпидермисе образуется кератин, в эритроцитах – гемоглобин и т.д. Клеточная дифференцировка обусловлена изменением набора экспрессируемых генов и не сопровождается какими-либо необратимыми изменениями в структуре самих последовательностей ДНК.

6.3. Изменчивость

Изменчивость – способность организмов приобретать новые признаки. Это приводит к разнообразию свойств и признаков у особей различной степени родства. Изменения фенотипа могут быть связаны либо с влиянием среды на *экспрессию* генов, либо с изменениями самого генетического материала. В зависимости от этого различают ненаследственную (модификационную) изменчивость и наследственную (генетическую) изменчивость.

6.3.1. Ненаследственная (модификационная) изменчивость

Ненаследственная изменчивость: 1) затрагивает только фенотип (генотип не изменяется); 2) не передается по наследству; 3) носит приспособительный характер к условиям среды.

В основе модификационной изменчивости лежит то обстоятельство, что наследуется не сам признак, а лишь способность к его развитию. В зависимости от условий среды признак может проявляться в различной степени (варьировать) (рис. 6.26). Границы варьирования (изменчивости) признака называют *нормой реакции*. Норма реакции зависит от генов, а условия среды определяют, какой вариант в пределах этой нормы реакции реализуется в данном случае.

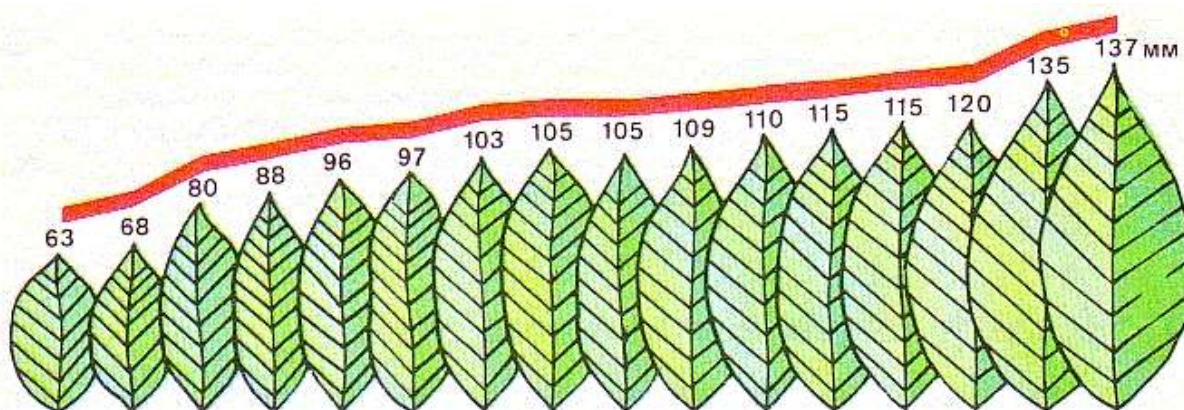


Рис. 6.26. Вариационный ряд листьев лавровишни

(Цифрами показана длина листьев в миллиметрах)

Нормы реакции различных признаков неодинаковы. Как правило, качественные признаки обладают узкой нормой реакции (например, группа крови), количественные – широкой (например, рост и масса тела).

Дать объективную оценку изменчивому признаку можно, только проанализировав большое количество особей. Для оценки признака строят *вариационную кривую* и находят среднюю величину признака. Значения величины признака образуют непрерывный ряд вокруг средней величины. Наиболее часто встречаются особи со средними значениями развития признака, и чем больше признак отклоняется от среднего значения, тем меньше особей им обладают.

Как было отмечено ранее, генотип – не механический набор генов, т.е. если есть ген, то обязательно должен развиваться признак. От взаимодействия генов в генотипе и влияния окружающей среды зави-

сят степень выраженности и частота проявления отдельных генов в фенотипе.

Экспрессивность – степень проявления варьирующего признака. Экспрессивность характеризует степень отклонения признака от его средней величины.

Пенетрантность – степень пробиваемости генов в признак. Этот показатель измеряется в процентах, выражается как отношение числа особей, несущих данный признак, к числу особей, несущих ген, потенциально способный реализоваться в признак. Пенетрантность какого-либо гена может быть полной (100%), если данный признак отмечен у всех особей, и неполной, если он проявляется только у части особей популяции.

6.3.2. Наследственная (генотипическая) изменчивость

Наследственная изменчивость: 1) затрагивает генотип; 2) передается по наследству; 3) носит случайный характер.

Наследственная изменчивость бывает комбинативной и мутационной.

Комбинативная изменчивость. Она возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов в процессе полового размножения. Источниками комбинативной изменчивости являются: 1) независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении и их случайное сочетание при оплодотворении; 2) рекомбинация генов в результате кроссинговера. Таким образом, в процессе комбинативной изменчивости молекулярная структура генов не изменяется, однако новые сочетания аллелей в генотипах приводят к появлению организмов с новыми фенотипами.

Мутационная изменчивость. Она возникает в результате мутаций. **Мутации** – качественные или количественные изменения ДНК организмов, приводящие к изменениям их генотипа.

Мутации характеризуются следующими свойствами:

1. Внезапные скачкообразные изменения в наследственности.
2. Стойкие изменения наследственного материала (передаются по наследству).
3. Качественные (дискретные) изменения (не образуют непрерывного ряда вокруг средней величины).
4. Ненаправленные изменения (носят случайный характер).

Мутации могут быть полезными (очень редко), вредными (большинство мутаций) и нейтральными (безразличными для данных условий существования организма); могут повторяться (сходные мутации могут возникать неоднократно).

Существует несколько принципов классификации мутаций:

- 1) по изменению генотипа: генные; хромосомные; геномные;
- 2) изменению фенотипа: морфологические; биохимические; физиологические; летальные и др.;
- 3) отношению к генеративному пути: соматические; генеративные;
- 4) проявлению мутации в гетерозиготе: доминантные; рецессивные;
- 5) локализации в клетке: ядерные, цитоплазматические;
- 6) причинам возникновения: спонтанные; индуцированные.

Генные (точковые) мутации связаны с изменением нуклеотидной последовательности ДНК одного гена (рис. 6.27). Существует два механизма генных мутаций: замена одного нуклеотида другим и выпадение или вставка одного из них. В результате происходит изменение в транскрипции РНК и синтезе белков, что обуславливает появление новых или измененных признаков. Вставка и выпадение нуклеотидов приводят к более значительным последствиям, чем их замена, так как происходит сдвиг триплетов и изменяется не одна аминокислота, а вся дальнейшая последовательность аминокислот.

Серповидно-клеточная анемия – заболевание крови, передающееся по наследству. Рецессивный аллель, вызывающий в гомозиготном состоянии это наследственное заболевание, выражается в замене всего одного аминокислотного остатка в цепи молекулы гемоглобина (**глутаминовая кислота → валин**). Это приводит к тому, что в крови эритроциты с таким гемоглобином деформируются (из округлых становятся серповидными) и быстро разрушаются. При этом развивается острая анемия и наблюдается снижение количества кислорода, переносимого кровью. Анемия вызывает физическую слабость, нарушение деятельности сердца и почек и может привести к ранней смерти людей, гомозиготных по мутантному аллелю.

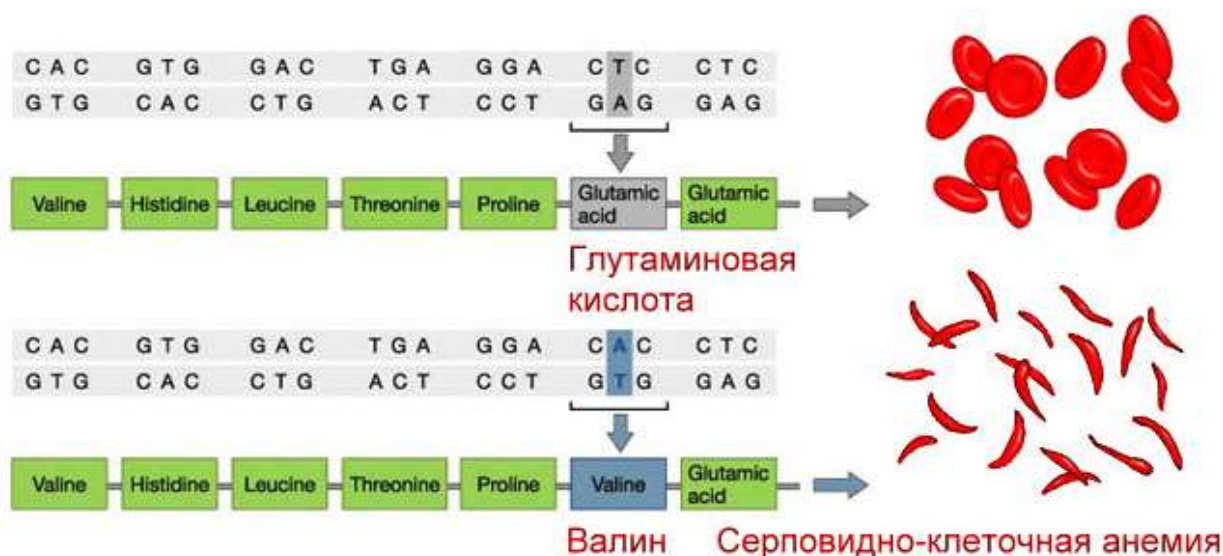


Рис. 6.27. Пример генной мутации вследствие замены нуклеотида

Хромосомные мутации связаны с перемещением участков хромосом (рис. 6.28). В изменении структуры хромосом могут быть задействованы участки одной хромосомы или разных, негомологичных, хромосом. Различают разные виды хромосомных мутаций: утрата участка (делеция); удвоение участка (дупликация); поворот участка на 180° (инверсия); обмен участков между негомологичными хромосомами (транслокация); перемещение участка внутри одной хромосомы (транспозиция).

Механизм хромосомных мутаций заключается в образовании при воздействии мутагенов разрывов хромосом с возможной утратой некоторых фрагментов и воссоединении частей хромосомы в ином порядке по сравнению с исходной хромосомой.

Геномные мутации связаны с изменением числа хромосом. Различают полиплоидию (рис. 6.29) и гетероплоидию.

Полиплоидия – увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору ($3n$ – триплоидия, $4n$ – тетраплоидия и т.д.). Причины полиплоидии могут быть различны: образование в процессе мейоза гамет с нередуцированным числом хромосом; слияние соматических клеток или их ядер; удвоение хромосом без последующего деления клеток. Полиплоидия часто встречается у растений и редко – у животных.

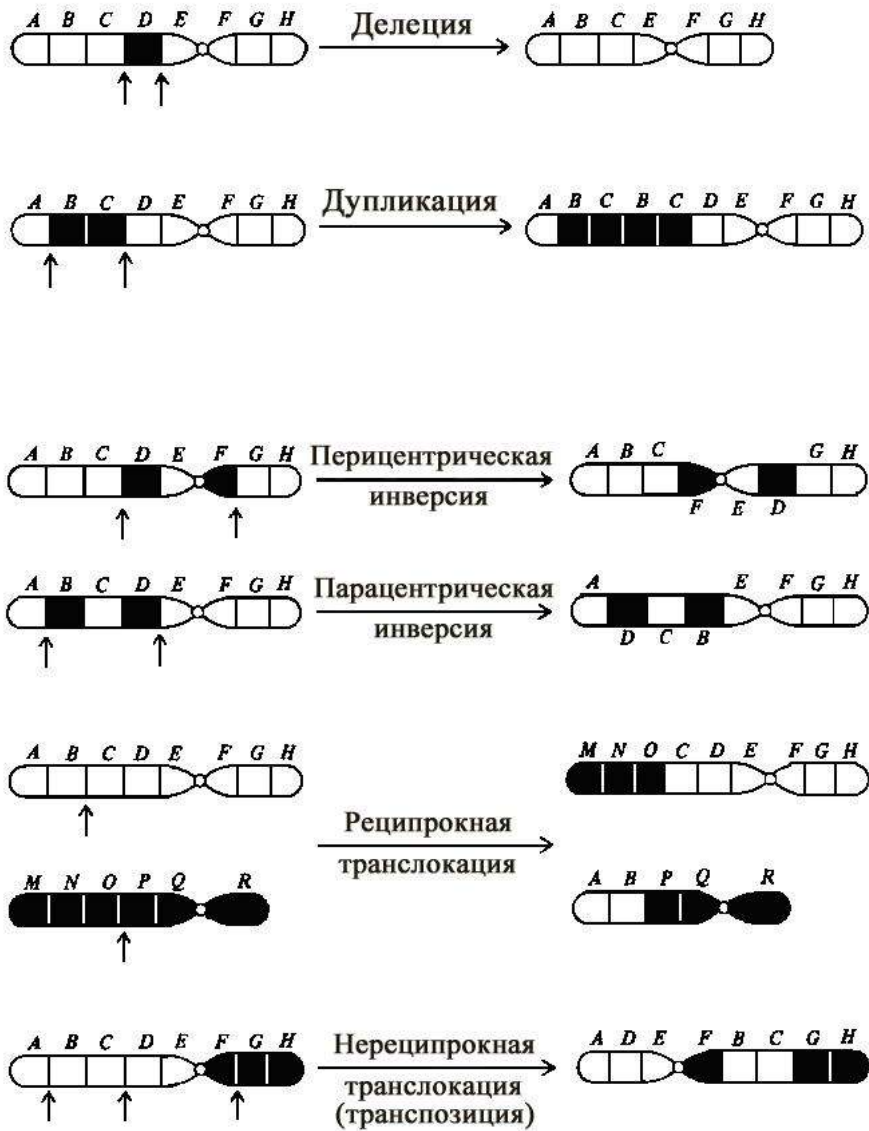


Рис. 6.28. Схемы хромосомных мутаций

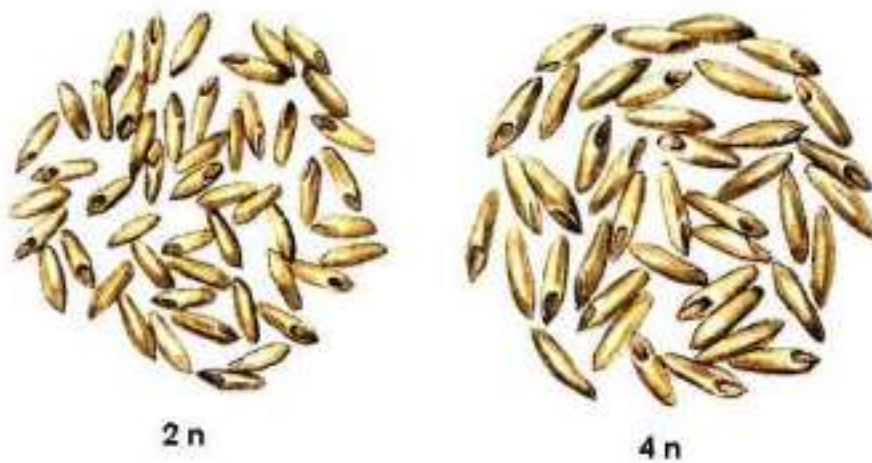


Рис. 6.29. Семена ржи диплоидного ($2n$) и тетраплоидного сортов ($4n$)

Гетероплоидия – изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору ($2n - 1$ – моносомия; $2n + 1$ – трисомия; полисомия и другие по отдельным хромосомам). Причина гетероплоидии – нерасхождение отдельных гомологичных хромосом при гаметогенезе, в результате чего появляются гаметы, в которых некоторые хромосомы либо отсутствуют, либо представлены в двойном количестве. Изменение числа хромосом часто приводит к нарушению развития и даже летальности. Например, болезнь Дауна обусловлена наличием трех хромосом 21-й пары.

Соматические мутации – мутации соматических клеток – передаются при вегетативном размножении. **Генеративные мутации** – мутации половых клеток – передаются при половом размножении.

6.3.3. Мутагенные факторы

Мутагенные факторы можно разделить на две группы. С одной стороны, мутации могут происходить самопроизвольно вследствие ошибок в ходе репликации, репарации и рекомбинации ДНК. С другой стороны, они могут быть вызваны внешними причинами – мутагенами. **Мутагены** – факторы внешней (окружающей) среды, вызывающие мутацию. Их делят на физические (ультрафиолетовые, рентгеновские и гамма-лучи, повышенная или пониженная температура); химические (бенз(а)пирен, азотистая кислота); биологические (некоторые вирусы).

В настоящее время в результате производственной деятельности человека увеличивается загрязнение окружающей среды мутагенами. Как следствие – растет число мутаций как среди людей, так и среди других живых организмов. Подавляющее большинство мутаций носит вредный характер: они способствуют увеличению заболеваемости и смертности.

Зачастую мутагены одновременно являются и **канцерогенами** – факторами, вызывающими развитие злокачественных опухолей.

6.4. Селекция

Селекция – создание новых сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с нужными человеку свойствами. **Породы животных, сорта растений, штаммы микроорганизмов** – совокупности особей, созданные человеком и обладающие какими-либо ценными для него качествами. Теоретической основой селекции служит генетика.

6.4.1. Основные методы селекции

Основные методы селекции – отбор, гибридизация, полиплоидия, мутагенез, а также клеточная и генная инженерия.

Отбор. В селекции действует естественный и искусственный отбор (табл. 6.2). *Искусственный отбор* бывает бессознательным и методическим. *Бессознательный отбор* проявляется в сохранении человеком лучших особей для разведения и употребления в пищу худших без сознательного намерения вывести более совершенный сорт или породу. *Методический отбор* осознанно направлен на выведение нового сорта или породы с желаемыми качествами.

В процессе селекции наряду с искусственным отбором не прекращает своего действия и *естественный отбор*, который повышает приспособляемость организмов к условиям окружающей среды.

Таблица 6.2

Сравнительная характеристика естественного и искусственного отбора

Признак	Естественный отбор	Искусственный отбор
Исходный материал для отбора	Индивидуальные признаки организмов	Индивидуальные признаки организмов
Отбирающий фактор	Условия среды (живая и неживая природа)	Человек
Путь благоприятных изменений	Остаются, накапливаются, перелаются по наследству	Отбираются, становятся производительными
Путь неблагоприятных изменений	Уничтожаются в борьбе за существование	Отбираются, бракуются, уничтожаются
Направленность действия	Отбор признаков, полезных особи, популяции, виду	Отбор признаков, полезных человеку
Результат отбора	Новые виды	Новые сорта растений, породы животных, штаммы микроорганизмов
Формы отбора	Движущий, стабилизирующий, дизруптивный	Массовый, индивидуальный, бессознательный (стихийный), методический (сознательный)

Отбор бывает массовым и индивидуальным. *Массовый отбор* – выделение из исходного материала целой группы особей с желательными признаками и получение от них потомства. *Индивидуальный отбор* – выделение отдельных особей с желательными признаками и получение от них потомства. Массовый отбор чаще применяют в селекции растений, а индивидуальный – в селекции животных, что связано с особенностями размножения растений и животных.

Гибридизация. Методом отбора нельзя получить новые генотипы. Для создания новых благоприятных комбинаций признаков (генотипов) применяют гибридизацию. Различают внутривидовую и межвидовую (отдаленную) гибридизацию.

Внутривидовая гибридизация – скрещивание особей одного вида. Применяют близкородственное скрещивание и скрещивание неродственных особей.

Близкородственное скрещивание (инбридинг) (например, самоопыление у растений) ведет к повышению гомозиготности, что, с одной стороны, способствует закреплению наследственных свойств, а с другой – приводит к снижению жизнеспособности, продуктивности и вырождению.

Скрещивание неродственных особей (аутбридинг) позволяет получить гетерозисные гибриды. Если сначала вывести гомозиготные линии, закрепив желательные признаки, а затем провести перекрестное опыление между разными самоопыляющимися линиями, то в результате в ряде случаев появляются высокоурожайные гибриды. Явление повышенной урожайности и жизнеспособности у гибридов первого поколения, полученных при скрещивании родителей чистых линий, называется *гетерозисом*. Основная причина эффекта гетерозиса – отсутствие проявления вредных рецессивных аллелей в гетерозиготном состоянии. Однако уже со второго поколения эффект гетерозиса быстро снижается.

Межвидовая (отдаленная) гибридизация – скрещивание разных видов. Используется для получения гибридов, сочетающих ценные свойства родительских форм (тритикале – гибрид пшеницы и ржи, мул – гибрид кобылы и осла, лошак – гибрид коня и ослицы). Обычно отдаленные гибриды бесплодны, так как хромосомы родительских видов отличаются настолько, что невозможен процесс конъюгации, в результате чего нарушается мейоз. Преодолеть бесплодие у отдаленных гибридов растений удастся с помощью полиплоидии. Восстановление плодовитости у гибридов животных – бо-

лее сложная задача, так как получение полиплоидов у животных невозможно.

Полиплоидия – увеличение числа хромосомных наборов. Полиплоидия позволяет избежать бесплодия межвидовых гибридов. Кроме того, многие полиплоидные сорта культурных растений (пшеница, картофель) имеют более высокую урожайность, чем родственные диплоидные виды. В основе явления полиплоидии лежит три причины: удвоение хромосом в неделящихся клетках, слияние соматических клеток или их ядер, нарушение процесса мейоза с образованием гамет с нередуцированным (двойным) набором хромосом. Искусственно полиплоидию вызывают обработкой семян или проростков растений колхицином. Колхицин разрушает нити веретена деления и препятствует расхождению гомологичных хромосом в процессе мейоза.

Мутагенез. В естественных условиях частота возникновения мутаций сравнительно невелика. Поэтому в селекции используют *индуцированный (искусственно вызванный) мутагенез* – воздействие на организм в условиях эксперимента каким-либо мутагенным фактором для возникновения мутации. Делают это с целью изучения влияния фактора на живой организм или получения нового признака. Мутации носят ненаправленный характер, поэтому селекционер сам отбирает организмы с новыми полезными свойствами.

Клеточная инженерия – выращивание клеток вне организма на специальных питательных средах, где они растут и размножаются, образуя культуру ткани. Из клеток животных нельзя вырастить организм, а из растительных – можно. Так получают и размножают ценные сорта растений. Клеточная инженерия позволяет приводить гибридизацию (слияние) как половых, так и соматических клеток. Гибридизация половых клеток позволяет проводить оплодотворение «в пробирке» и имплантацию оплодотворенной яйцеклетки в материнский организм. Гибридизация соматических клеток делает возможным создание новых сортов растений, обладающих полезными признаками и устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды.

Генная инженерия – искусственная перестройка генома – позволяет встраивать в геном организма одного вида гены другого вида. Так, введя в генотип кишечной палочки соответствующий ген человека, получают гормон инсулин. В настоящее время человечество вступило в эпоху конструирования генотипов клеток.

6.4.2. Селекция растений, животных и микроорганизмов

6.4.2.1. Селекция растений

Для селекционера очень важно знать свойства исходного материала, используемого в селекции. В этом плане очень важны два достижения отечественного селекционера Н.И. Вавилова: 1) закон гомологических рядов в наследственной изменчивости; 2) учение о центрах происхождения культурных растений.



Николай Иванович Вавилов (1887-1943) – отечественный ботаник, генетик, растениевод, географ. Автор закона гомологических рядов наследственной изменчивости и учения о центрах происхождения культурных растений.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Основная идея закона: виды и роды, генетически близкие (связанные друг с другом единством происхождения), характеризуются сходными рядами в наследственной изменчивости. Так, например, у мягкой, твердой пшеницы и ячменя существуют остистые, короткоостые и безостые колосья (рис. 6.30). Зная наследственные изменения у одного вида, можно предвидеть сходные изменения у родственных видов и родов, что используется в селекции. Чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходство в изменчивости их признаков. Закон был сформулирован Н.И. Вавиловым применительно к растениям, а позднее подтвержден для животных и микроорганизмов.

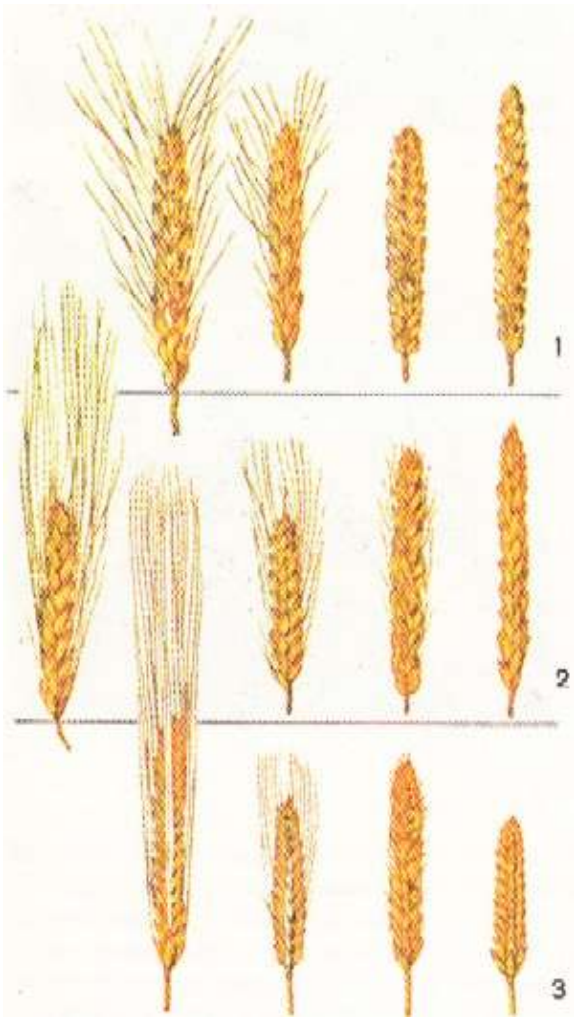


Рис. 6.30. Гомологичные ряды изменчивости по форме колосьев у мягкой (1) и твердой (2) пшеницы и ячменя (3)

Во всех случаях есть остистые, короткоостистые, вздутые и безостые формы.

Учение о центрах происхождения культурных растений. Суть учения состоит в следующем: каждая сельскохозяйственная культура лучше развивается в тех условиях, которые в большей степени соответствуют экологическим условиям той местности, откуда произошло это растение. Н.И. Вавилов выделил семь центров происхождения культурных растений (рис. 6.31, табл. 6.3). *В селекции растений наиболее широко используют такие методы, как массовый отбор, внутривидовая гибридизация, отдаленная гибридизация, полиплоидия.*

Большой вклад в селекцию плодовых растений внес отечественный селекционер И.В. Мичурин. На основе методов межсортовой и межвидовой гибридизации, отбора и воздействия условий среды им были созданы многие сорта плодовых культур. Благодаря его работам, многие южные сорта плодовых культур удалось распространить на средней полосе нашей страны.

Многие сорта культурных растений являются полиплоидными. Таковы некоторые сорта пшеницы, ржи, клевера, картофеля, свеклы.

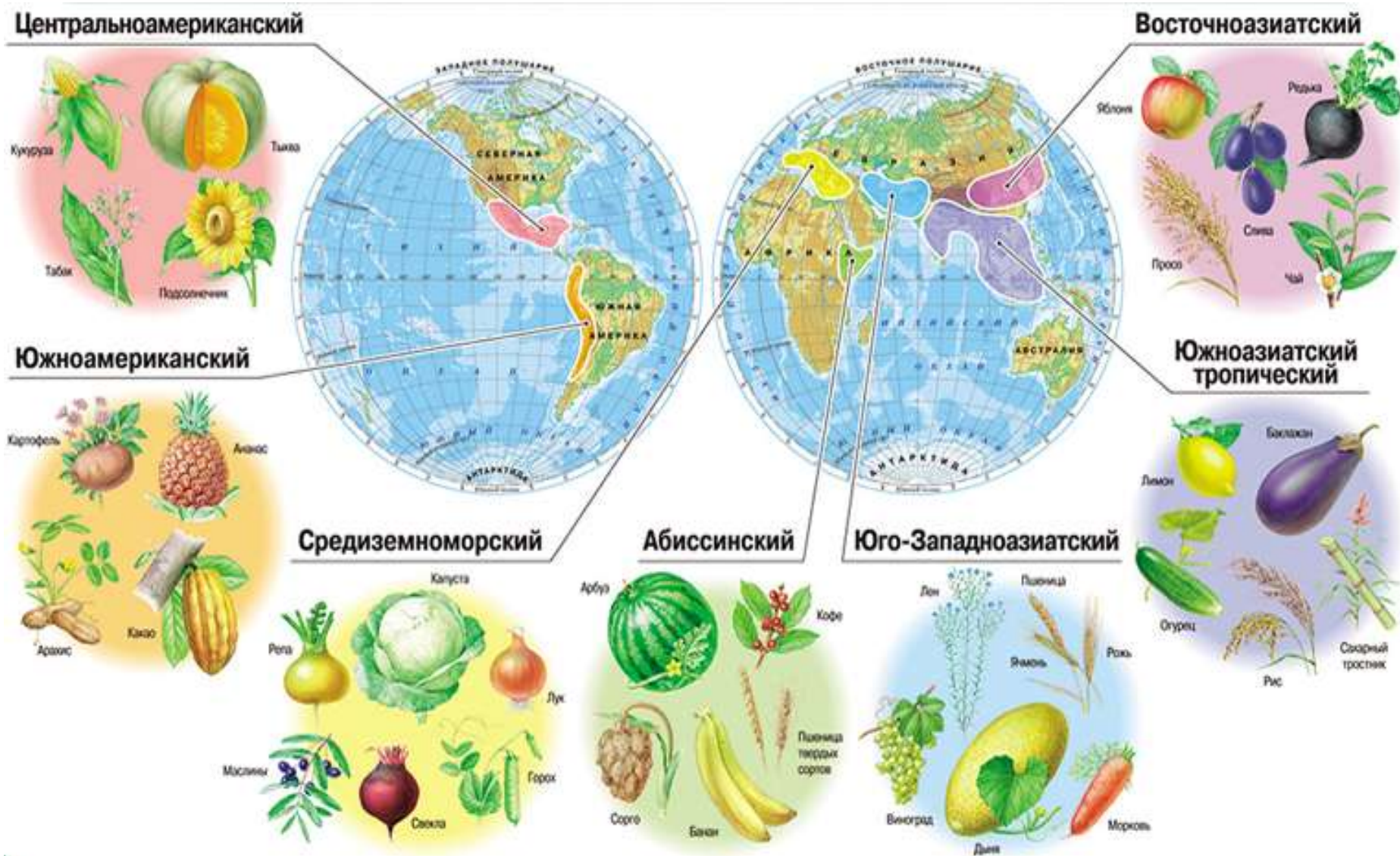


Рис. 6.31. Центры происхождения культурных растений

Центры происхождения культурных растений

Центр происхождения	Местоположение	Культурное растение
<i>Южно-азиатский тропический</i>	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан и др. (50% культурных растений)
<i>Восточно-азиатский</i>	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры – слива, вишня и др. (20% культурных растений)
<i>Юго-западно-азиатский</i>	Малая и Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, морковь, виноград, чеснок, груша, абрикос и др. (14% культурных растений)
<i>Средиземноморский</i>	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, кормовые травы (11% культурных растений)
<i>Абиссинский</i>	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, сорго, кофейное дерево, банан
<i>Центрально-американский</i>	Южная Мексика	Кукуруза, какао, тыква, табак, хлопчатник
<i>Южно-американский</i>	Западное побережье Южной Америки	Картофель, ананас, хинное дерево, кокаиновый куст

Сочетание отдаленной гибридизации с последующим получением полиплоидных форм позволило преодолеть бесплодие отдаленных гибридов. В результате многолетних работ академика Н.В. Цицина и его сотрудников были получены гибриды пырея и пшеницы, пшеницы и ржи (тритикале).

К наиболее важным достижениям селекции растений следует отнести создание большого количества высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных растений.

6.4.2.2. Селекция животных

Так же, как культурные растения, домашние животные имеют диких предков (табл. 6.4). Процесс превращения диких животных в

домашних называют *одомашниванием (доместикацией)*. Почти все домашние животные относятся к высшим позвоночным животным – птицам и млекопитающим.

Таблица 6.4

Происхождение основных домашних животных

Вид	Дикий предок	Первичный центр одомашнивания	Время одомашнивания, тыс. лет назад
Собака	Волк	Европа, Передняя Азия. Северная Азия (Сибирь), Восточная Азия	15-10
Овца	Азиатский муфлон	Передняя Азия	10-9
Коза	Безоаровый козел	Передняя Азия	10-9
Свинья	Дикий кабан	Передняя Азия	9-8
Корова	Тур	Малая Азия, Европа, Северная Африка	8-6
Буйвол	Индийский дикий буйвол	Южная и Юго-Восточная Азия	7,5-5
Осел	Кулан	Передняя Азия, Северо-Восточная Африка	6-5
Лошадь	Тарпан	Евразия	6-5
Куры	Банкивские и красные куры	Южная и Юго-Восточная Азия	6-5
Кошка	Дикая кошка	Северная Африка (Египет), Ближний и Средний Восток	5,5-5
Тутовый шелкопряд	Дикий тутовый шелкопряд	Южная и Юго-Восточная Азия	5,5-5
Пчелы	Дикие пчелы	Центральная Африка, Южная Азия	5
Гусь	Серый гусь	Европа, Северо-Восточная Азия, Африка	5-4
Утка	Кряква	Европа, Азия	4-3
Северный олень	Дикий северный олень	Саяны – Алтай	3
Кролик	Дикий кролик	Европа	3
Индюк	Дикий индюк	Мексика	2

В селекции животных наиболее широко используются такие методы, как *индивидуальный отбор*, *внутривидовая гибридизация* (*родственное и неродственное скрещивание*), *отдаленная* (*межвидовая*) *гибридизация*.

Использование индивидуального отбора связано с половым размножением животных, когда получить сразу много потомков затруднительно. В связи с этим, селекционеру важно определить наследственные признаки самцов, которые непосредственно у них не проявляются (жирномолочность, яйценоскость). Поэтому оценка животных может быть осуществлена по родословной и качеству их потомства. Кроме того, следует учитывать *экстерьер*, т.е. совокупность внешних признаков животного. Подбор производителей в животноводстве особенно актуален в связи с применением в настоящее время искусственного осеменения, позволяющего получить от одного организма значительное число потомков.

Родственное скрещивание ведет к гомозиготности и чаще всего сопровождается уменьшением устойчивости животных к неблагоприятным факторам среды, снижением плодовитости и т.п. Для устранения неблагоприятных последствий используют неродственное скрещивание разных линий и пород. На основе межпородного скрещивания были созданы высокопродуктивные сельскохозяйственные животные (например, Иванов М.Ф. создал высокопродуктивную породу свиней белая украинская, породу овец асканийский рамбулье). Неродственное скрещивание сопровождается *гетерозисом*. Суть данного явления состоит в том, что гибриды первого поколения имеют повышенную жизнеспособность и усиленное развитие. Примером эффективного использования гетерозиса служит выведение гибридных цыплят (бройлеров).

Отдаленная (межвидовая) гибридизация животных приводит к бесплодию гибридов, но благодаря явлению гетерозиса широко используется человеком. Среди достижений по отдаленной гибридизации животных следует отметить мула (гибрид кобылы и осла), бестера (гибрид белуги и стерляди), продуктивного гибрида карпа и карася, гибридов, полученных от скрещивания крупного рогатого скота с яками и зебу, отдаленных гибридов свиней и т.д.

6.4.2.3. Селекция микроорганизмов

К микроорганизмам относят: прокариоты – бактерии, сине-зеленые водоросли; эукариоты – грибы, микроскопические водоросли, простейшие.

В селекции микроорганизмов наиболее широко используются *индуцированный мутагенез* и последующий *отбор групп генетически идентичных клеток (клонов)*, методы *клеточной и генной инженерии*.

Деятельность микроорганизмов используют в промышленности, сельском хозяйстве, медицине, их ферментативную активность (грибов и бактерий) – при производстве молочных продуктов, хлебопечении, виноделии и др. С помощью микроорганизмов получают аминокислоты, белки, ферменты, спирты, полисахариды, антибиотики, витамины, гормоны, интерферон и пр.

Выведены штаммы бактерий, способные разрушать нефтепродукты, что позволит использовать их для очистки окружающей среды. Ведутся работы по перенесению генетического материала азотфиксирующих микроорганизмов в геном почвенных бактерий, которые этими генами не обладают, а также непосредственно в геном растений. Это достижение избавит промышленность от необходимости производить огромное количество азотных удобрений.

Контрольные вопросы и задания

1. Что представляют собой ген и аллели, гомозигота и гетерозигота, генотип и фенотип?
2. Расскажите об опытах Г. Менделя. Какие законы он сформулировал?
3. Что такое сцепленное наследование и нарушение сцепления?
4. Какие типы хромосомного определения пола известны?
5. Какие существуют заболевания, сцепленные с полом?
6. Как генетически определяются группы крови и резус-фактор человека?
7. Охарактеризуйте формы взаимодействия аллельных и неаллельных генов.
8. Сформулируйте основные положения хромосомной теории наследственности.
9. Охарактеризуйте основные методы генетики.
10. В чем состоят отличия между наследственной и ненаследственной изменчивостью живых организмов?

11. Что такое мутация? Какие бывают мутации? Какие мутагенные факторы существуют?
12. Как осуществляется процесс биосинтеза белка?
13. Что такое генетический код, каковы его свойства?
14. Что такое реакции матричного синтеза?
15. Что такое репликация ДНК, как она происходит?
16. Что такое селекция? Охарактеризуйте основные методы селекции.
17. Каковы основные достижения селекции растений, животных и микроорганизмов?

ГЛАВА 7 ЭВОЛЮЦИЯ

7.1. Эволюционное учение

Эволюционное учение (теория эволюции) – наука, изучающая историческое развитие жизни: причины, закономерности и механизмы. Различают микро- и макроэволюцию. *Микроэволюция* – эволюционные процессы на уровне популяций, приводящие к образованию новых видов. *Макроэволюция* – эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В их основе лежат одинаковые принципы и механизмы.

7.1.1. Развитие эволюционных идей

Гераклит, Эмпедокл, Демокрит, Лукреций, Гиппократ, Аристотель и другие античные философы высказали первые представления о развитии живой природы.



Карл Линней (1707-1778) – шведский естествоиспытатель. Основатель принципов и методов систематики органического мира. Впервые последовательно применил бинарную номенклатуру растений и животных.

Карл Линней верил в сотворение природы богом и постоянство видов, но допускал возможность возникновения новых видов путем скрещивания или под влиянием условий среды. В книге «Система природы» К. Линней обосновал вид как универсальную единицу и основную форму существования живого; каждому виду животных и растений присвоил двойное обозначение, где существительное – на-

звание рода, прилагательное – наименование вида (например, человек разумный); описал огромное количество растений и животных; разработал основные принципы систематики растений и животных и создал их первую классификацию.

Жан Батист Ламарк создал первое целостное эволюционное учение. В работе «Философия зоологии» (1809) он выделил основное направление эволюционного процесса – постепенное усложнение организации от низших форм к высшим. Также он развил гипотезу о естественном происхождении человека от обезьяноподобных предков, перешедших к наземному образу жизни. Ламарк считал движущей силой эволюции стремление организмов к совершенству и утверждал, что благоприобретенные признаки наследуются, т.е. органы, необходимые в новых условиях, в результате упражнения развиваются (шея у жирафа), а ненужные органы вследствие неупражнения атрофируются (глаза у крота). Однако Ламарк не смог раскрыть механизмы эволюционного процесса. Его гипотеза о наследовании приобретенных признаков оказалась несостоятельной, а утверждение о внутреннем стремлении организмов к усовершенствованию – ненаучным.

Эволюционное учение Чарльза Дарвина. Оно основывалось на понятиях «борьба за существование» и «естественный отбор». Предпосылками возникновения учения Ч. Дарвина были следующие: накопление к тому времени богатого материала по палеонтологии, географии, геологии, биологии; развитие селекции; успехи систематики; появление клеточной теории; собственные наблюдения ученого во время кругосветного плавания на корабле «Бигль». Свои эволюционные идеи Ч. Дарвин изложил в ряде работ: «Происхождение видов путем естественного отбора», «Изменение домашних животных и культурных растений под влиянием одомашнивания», «Происхождение человека и половой подбор» и др.

Учение Дарвина сводится к следующему:

1. Каждая особь того или иного вида обладает индивидуальностью (*изменчивость*).
2. Черты индивидуальности (хотя и не все) могут передаваться по наследству (*наследственность*).
3. Особи производят большее количество потомков, чем доживает до половой зрелости и начала размножения, т.е. в природе идет *борьба за существование*.
4. Преимущество в борьбе за существование остается за наиболее приспособленными особями, которые имеют больше шансов оставить после себя потомство (*естественный отбор*).

5. В результате естественного отбора происходят постепенное усложнение уровней организации жизни и *возникновение видов*.

Факторы эволюции по Ч. Дарвину. К факторам эволюции Ч. Дарвин отнес изменчивость, наследственность, борьбу за существование, естественный отбор.

Наследственность – способность организмов передавать из поколения в поколение свои признаки (особенности строения, функции, развития).

Изменчивость – способность организмов приобретать новые признаки.

Борьба за существование – весь комплекс взаимоотношений организмов с условиями окружающей среды: неживой природой (абиотическими факторами) и другими организмами (биотическими факторами). Борьба за существование не является «борьбой» в прямом смысле слова, фактически это стратегия выживания и способ существования организма. Различают внутривидовую, межвидовую борьбу и борьбу с неблагоприятными факторами окружающей среды. *Внутривидовая борьба* – борьба между особями одной популяции. Всегда идет очень напряженно, так как особи одного вида нуждаются в одних и тех же ресурсах. *Межвидовая борьба* – борьба между особями популяций разных видов идет, когда виды конкурируют за одни и те же ресурсы, либо когда они связаны отношениями типа «хищник – жертва». *Борьба с неблагоприятными абиотическими факторами среды* особенно проявляется при ухудшении условий среды; усиливает внутривидовую борьбу.

В борьбе за существование выявляются наиболее приспособленные к данным условиям обитания особи. Борьба за существование ведет к естественному отбору.

Естественный отбор – процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными в данных условиях наследственными изменениями.

На основе дарвинизма перестроились все биологические и многие другие естественные науки.

Синтетическая теория эволюции (СТЭ). В настоящее время наиболее общепризнанной является *синтетическая теория эволюции*. Сравнительная характеристика основных положений эволюционного учения Ч. Дарвина и СТЭ приведена в таблице 7.1.

**Сравнительная характеристика основных положений
эволюционного учения Ч. Дарвина
и синтетической теории эволюции (СТЭ)**

Признак	Эволюционная теория Ч. Дарвина	Синтетическая теория эволюции
<i>Основные результаты эволюции</i>	1. Повышение приспособленности организмов к условиям среды. 2. Повышение уровня организации живых существ. 3. Увеличение многообразия организмов	
<i>Единица эволюции</i>	Вид	Популяция
<i>Факторы эволюции</i>	Наследственность, изменчивость, борьба за существование, естественный отбор	Мутационная и комбинативная изменчивость, популяционные волны и дрейф генов, изоляция, естественный отбор
<i>Движущий фактор</i>	Естественный отбор	
<i>Трактовка термина «естественный отбор»</i>	Выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных форм	Избирательное воспроизводство генотипов
<i>Формы естественного отбора</i>	Движущий (и половой как его разновидность)	Движущий, стабилизирующий, дизруптивный

Возникновение приспособлений. Каждое приспособление вырабатывается на основе наследственной изменчивости в процессе борьбы за существование и отбора в ряду поколений. Естественный отбор поддерживает только целесообразные приспособления, которые помогают организму выживать и оставлять потомство.

Приспособленность организмов к среде не абсолютна, а относительна, так как условия среды обитания могут изменяться. Доказательством этого служат многие факты. Например, рыбы прекрасно приспособлены к водной среде обитания, но все эти адаптации совершенно непригодны для других сред обитания. Ночные бабочки собирают нектар со светлых цветков, хорошо заметных ночью, но часто летят на огонь и гибнут.

7.1.2. Микроэволюция

7.1.2.1. Вид и популяции

Вид (биологический вид) – совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область – ареал.

Виды различаются между собой по *критериям* – характерным признакам и свойствам:

1. Морфологический критерий – сходство внешнего и внутреннего строения.

2. Генетический критерий – набор хромосом (их число, размеры, форма), характерный для вида.

3. Физиологический критерий – сходство всех процессов жизнедеятельности, прежде всего размножения.

4. Биохимический критерий – сходство белков, обусловленное особенностями ДНК.

5. Географический критерий – определенный ареал, занимаемый видом.

6. Экологический критерий – совокупность факторов внешней среды, в которых существует вид.

Вид характеризуется совокупностью критериев. Ни один из критериев не является абсолютным. Например, морфологическое сходство могут иметь разные виды, но они не скрещиваются между собой (виды-двойники встречаются у комаров, крыс и др.). Физиологический критерий также не абсолютен: большинство разных видов в природных условиях не скрещивается или потомство их бесплодно, но есть исключения – ряд видов канареек, тополей и др. Таким образом, для установления видовой принадлежности необходимо использовать совокупность критериев.

Население вида как правило распадается на относительно изолированные группы особей – популяции. **Популяция** – совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида.

Главный фактор, определяющий единство популяции и ее относительную обособленность, – свободное скрещивание особей – *пан-*

миксия. Внутри популяции каждый организм одного пола имеет равную вероятность на образование брачной пары с любым организмом другого пола. Степень свободного скрещивания особей внутри популяции гораздо выше, чем между особями соседних популяций.

Популяция является структурной единицей вида и единицей эволюции. Эволюционируют не отдельные особи, а группы особей, объединенные в популяции. Эволюционные процессы в популяции происходят в результате изменения частот аллелей и генотипов.

7.1.2.2. Генетика популяций

Генетическая структура популяции. Она зависит от соотношения в популяции различных генотипов и аллелей. Совокупность генов всех особей популяции называют *генофондом*. Генофонд характеризуют частоты аллелей и генотипов. **Частота аллеля** – его доля во всей совокупности аллелей данного гена. Сумма частот всех аллелей равна единице:

$$p + q = 1,$$

где p – доля доминантного аллеля (A); q – доля рецессивного аллеля (a).

	♂	
♀	$p(A)$	$q(a)$
$p(A)$	$p^2(AA)$	$pq(Aa)$
$q(a)$	$pq(Aa)$	$q^2(aa)$

Зная частоты аллелей, можно вычислить **частоты генотипов** в популяции:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где p и q – частоты доминантного (A) и рецессивного (a) аллелей соответственно; p^2 – частота гомозиготного доминантного генотипа (AA); $2pq$ – частота гетерозиготного генотипа (Aa), q^2 – частота гомозиготного рецессивного генотипа (aa).

Описанная закономерность носит название «закон Харди-Вайнберга».

Закон Харди-Вайнберга. Был установлен в 1908 г. английским математиком Г. Харди и немецким врачом В. Вайнбергом независимо друг от друга.

Закон Харди-Вайнберга: при определенных условиях относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение.

Закон справедлив, если соблюдаются следующие условия: 1) популяция велика; 2) в популяции осуществляется свободное скрещивание (панмиксия); 3) отсутствует отбор; 4) не возникает новых мутаций; 5) нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции.

Популяций, удовлетворяющих этим условиям в течение длительного времени, в природе не существует. На популяции всегда действуют внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие. Длительное и направленное изменение генотипического состава популяции, ее генофонда получило название *элементарного эволюционного процесса*. Без изменения генофонда популяции эволюционный процесс невозможен.

7.1.2.3. Факторы эволюции

Элементарные факторы эволюции – факторы, изменяющие частоту аллелей и генотипов в популяции (генетическую структуру популяции). Выделяют несколько основных элементарных факторов эволюции: мутационный процесс, комбинативная изменчивость, популяционные волны и дрейф генов, изоляция, естественный отбор.

Мутационный процесс приводит к возникновению новых аллелей (или генов) и их сочетаний в результате мутаций. В результате мутации возможен переход гена из одного аллельного состояния в другое ($A \rightarrow a$) или изменение гена вообще ($A \rightarrow C$). Мутационный процесс в силу случайности мутаций не обладает направленностью и без участия других факторов эволюции не может направлять изменение природной популяции. Он лишь поставляет элементарный эволюционный материал для естественного отбора. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии составляют скрытый резерв изменчивости, который может быть использован естественным отбором при изменении условий существования.

Комбинативная изменчивость возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов, унаследованных от родителей. Причинами комбинативной изменчивости являются перекрест хромосом (рекомбинация), случайное расхождение гомологичных хромосом в мейозе, случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Волны жизни – периодические и непериодические колебания численности популяции как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения (рис. 7.1). Причинами популяционных волн могут быть периодические изменения экологических факторов среды (сезонные колебания температуры, влажности и т.д.), непериодические изменения (природные катастрофы), заселение видом новых территорий (сопровождается резкой вспышкой численности).

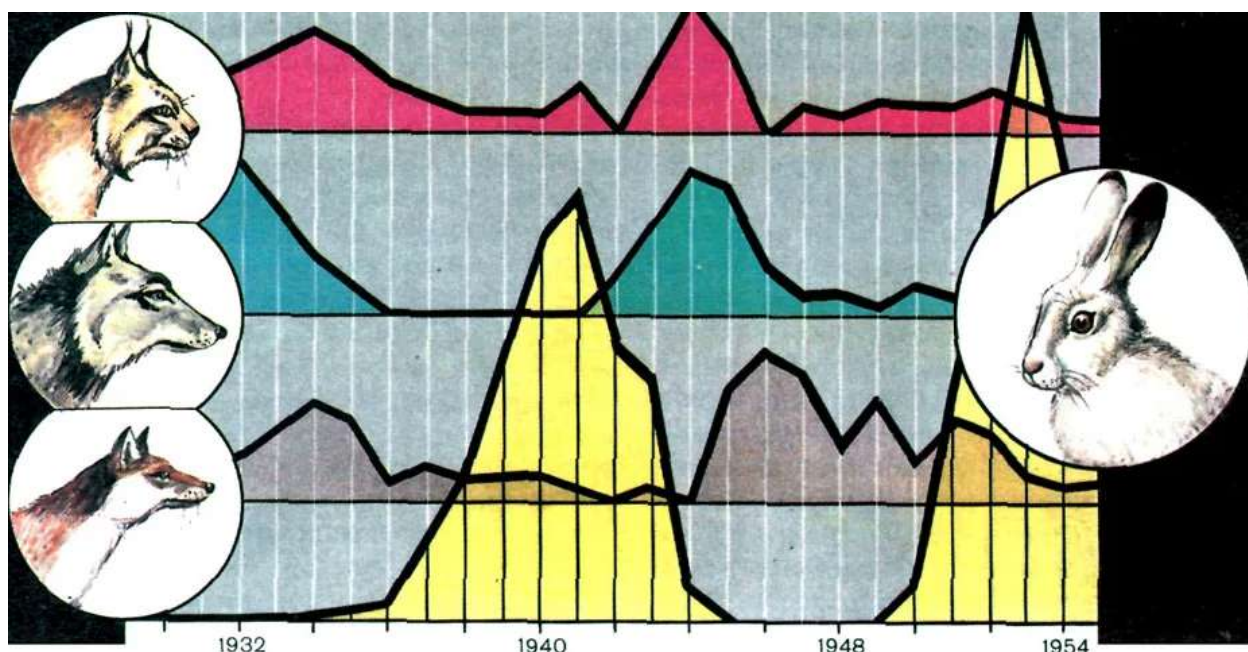


Рис. 7.1. Колебания численности особей в популяции хищников и жертв

В качестве эволюционного фактора популяционные волны выступают в малочисленных популяциях, где возможно проявление дрейфа генов. **Дрейф генов** – случайное ненаправленное изменение частот аллелей и генотипов в популяциях. В малых популяциях действие случайных процессов приводит к заметным последствиям. Если популяция мала по численности, то в результате случайных событий некоторые особи независимо от своей генетической конституции могут оставить или не оставить потомство, вследствие этого частоты некоторых аллелей могут значительно изменяться за одно или несколько поколений. Так, при резком сокращении численности популяции (например, вследствие сезонных колебаний, сокращения кормовых ресурсов, пожара и т.д.) среди оставшихся в живых немногочисленных особей могут быть редкие генотипы. Если в дальнейшем численность популяции восстановится за счет этих особей, то это

приведет к случайному изменению частот аллелей в генофонде популяции. Таким образом, популяционные волны служат поставщиком эволюционного материала.

Изоляция обусловлена возникновением разнообразных факторов, препятствующих свободному скрещиванию. Между образовавшимися популяциями прекращается обмен генетической информацией, в результате чего начальные различия генофондов этих популяций увеличиваются и закрепляются. Изолированные популяции могут подвергаться различным эволюционным изменениям, постепенно превращаться в разные виды.

Различают пространственную и биологическую изоляцию. *Пространственная (географическая) изоляция* связана с географическими препятствиями (водные преграды, горы, пустыни и др.), а для малоподвижных популяций и просто с большими расстояниями. *Биологическая изоляция* обусловлена невозможностью спаривания и оплодотворения (в связи с изменением сроков размножения, строения или других факторов, препятствующих скрещиванию), гибелью зигот (вследствие биохимических различий гамет), стерильностью потомства (в результате нарушения конъюгации хромосом при гаметогенезе).

Эволюционное значение изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями.

Изменения частот генов и генотипов, вызванные рассмотренными выше факторами эволюции, носят случайный, ненаправленный характер. Направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

Естественный отбор – процесс, в результате которого выживают и оставляют после себя потомство преимущественно особи с полезными для популяции признаками. Отбор действует в популяциях, его объектами являются фенотипы отдельных особей. Однако отбор по фенотипам является отбором генотипов, так как потомкам передаются не признаки, а гены. В результате в популяции происходит увеличение относительного числа особей, обладающих определенным свойством или качеством. Таким образом, естественный отбор – процесс дифференциального (выборочного) воспроизводства генотипов.

Действию отбора подвергаются не только свойства, повышающие вероятность оставления потомства, но и признаки, которые не

имеют прямого отношения к воспроизводству. В ряде случаев отбор может быть направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу (цветки растений и посещающие их насекомые). Могут возникать признаки, вредные для отдельной особи, но обеспечивающие выживание вида в целом (ужалившая пчела гибнет, но, нападая на врага, она сохраняет семью). В целом отбор играет творческую роль в природе, поскольку из ненаправленных наследственных изменений закрепляются те, которые могут привести к образованию новых групп особей, более совершенных в данных условиях существования.

Различают три основные формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий и разрывающий (дизруптивный) (рис. 7.2).

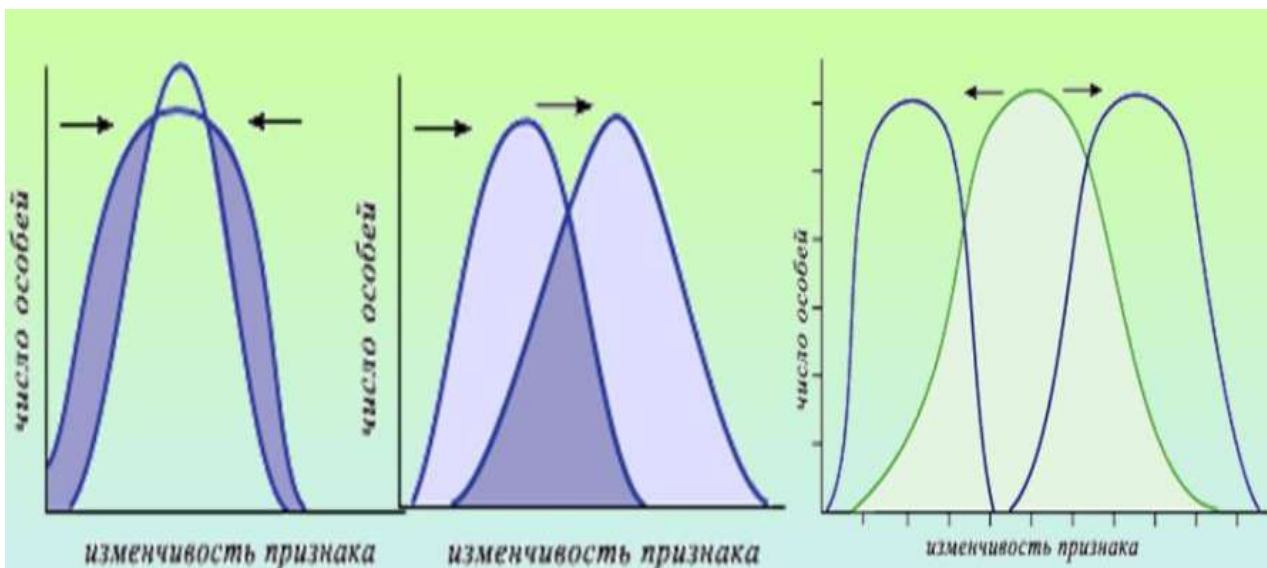


Рис. 7.2. Формы естественного отбора:

*а – стабилизирующий; б – движущий; в – разрывающий (дизруптивный)
 (стрелками показано давление отбора, штриховкой – вымирающие варианты)*

Стабилизирующий отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к меньшей изменчивости средней величины признака. Действует при относительно постоянных условиях окружающей среды, т.е. пока сохраняются условия, повлекшие образование того или иного признака (свойства). Например, сохранение у насекомоопыляемых растений размеров и формы цветка, так как цветки должны соответствовать размерам тела насекомого-опылителя; сохранение реликтовых видов.

Движущий отбор направлен на сохранение мутаций, изменяющих среднюю величину признака. Возникает при изменении условий окружающей среды. Особи популяции имеют некоторые отличия по генотипу и фенотипу, и при длительном изменении внешней среды преимущество в жизнедеятельности и размножении может получить часть особей вида с некоторыми отклонениями от нормы. Вариационная кривая смещается в направлении приспособления к новым условиям существования. Например, возникновение у насекомых и грызунов устойчивости к ядохимикатам, у микроорганизмов – к антибиотикам. Или, например, индустриальный меланизм – потемнение окраски бабочки березовой пяденицы в развитых индустриальных районах Англии. В этих районах кора деревьев становится темной из-за исчезновения лишайников, чувствительных к загрязнению атмосферы, а темные бабочки – менее заметны на стволах деревьев.

Разрывающий (дизруптивный) отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к наибольшему отклонению от средней величины признака. Разрывающий отбор проявляется в том случае, если условия среды изменяются так, что преимущество приобретают особи с крайними отклонениями от нормы. В результате разрывающего отбора формируется полиморфизм популяции, т.е. наличие нескольких, различающихся по какому-либо признаку групп. Например, при частых сильных ветрах на океанических островах сохраняются насекомые либо с хорошо развитыми крыльями, либо с рудиментарными.

7.1.2.4. Видообразование

Завершающий этап микроэволюции – образование из изолированных популяций новых видов. Между особями разных популяций внутри вида возможен процесс скрещивания и образования плодовитого потомства. Пока осуществляется поток генов между популяциями внутри вида, видовой генофонд является единой системой. Однако в результате изоляции популяций скрещивание между ними прекращается, обмена наследственной информацией не происходит, и популяции становятся самостоятельными генетическими системами (рис. 7.3).

В ходе видообразования осуществляются в основном два процесса: *возникновение адаптаций* в ответ на изменение условий среды и *обособление* на основе изоляции новых видов.

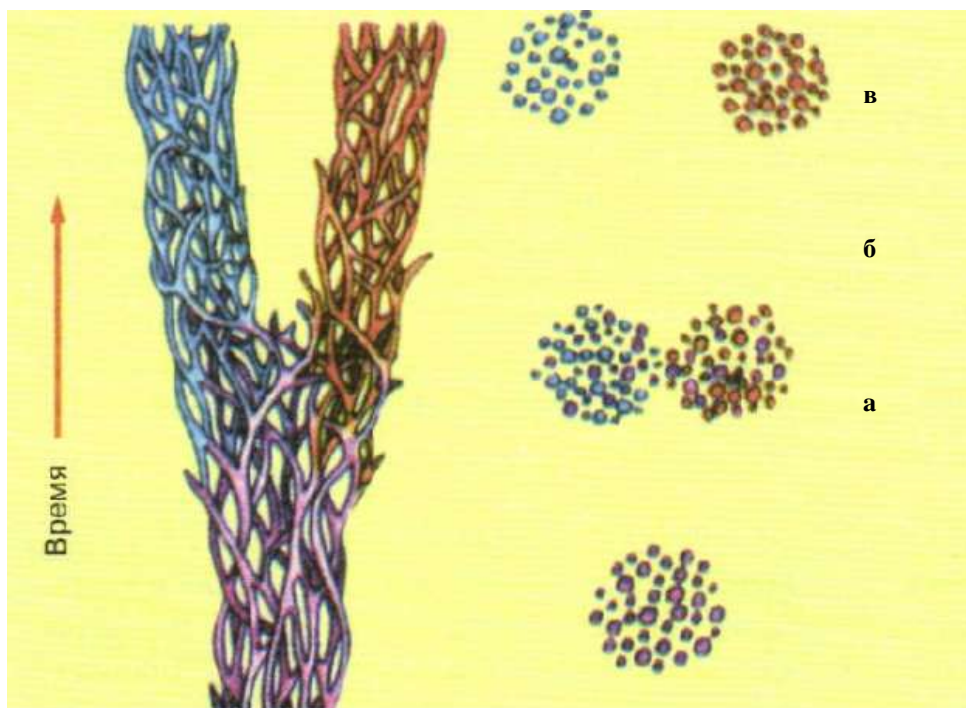


Рис. 7.3. Схема видообразования (каждая отдельная веточка представляет популяцию):
а – уровень исходного единого вида; *б* – момент незавершенного разделения видов; *в* – два новых вида

Различают два основных пути видообразования: аллопатрическое и симпатрическое.

Аллопатрическое (географическое) видообразование связано с пространственной изоляцией популяций. Пространственная изоляция происходит либо в результате миграции группы особей за пределы ареала исходного вида, либо при разграничении ареала какими-либо преградами (реками, горами и т.п.). В обоих случаях происходит нарушение панмиксии между группами и разобщение генофондов. С течением времени различия между популяциями увеличиваются, и они превращаются в самостоятельные виды.

Симпатрическое видообразование связано с биологической изоляцией популяций. Оно осуществляется в пределах ареала исходного вида из популяций с перекрывающимися или совпадающими ареалами. Можно выделить несколько направлений симпатрического видообразования: 1) путем *полиплоидии* (например, в роде табака исходное число хромосом индивидов равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 хромосомами); 2) путем *гибридизации* с последующим удвоением хромосом (например, межвидовые гибриды растений: рябинокизильник, некоторые виды малины и др.); 3) путем *сезонной изоля-*

ции (например, форель оз. Севан по срокам размножения образует озимую и яровую расы).

7.1.3. Макроэволюция

Макроэволюция – эволюция надвидовых таксонов, в результате которой формируются более крупные систематические группы. В ее основе лежат те же эволюционные факторы, что и в основе микроэволюции.

7.1.3.1. Дивергенция и конвергенция

Важными процессами макроэволюции являются дивергенция и конвергенция.

Дивергенция – расхождение признаков в ходе эволюции у родственных групп, развивающихся в разнородных условиях. Она приводит к разделению вида на популяции, рода на виды, семейства на роды и т.д. (рис. 7.4). Дивергенция увеличивает разнообразие форм жизни. В результате дивергенции формируются так называемые *гомологичные органы*, которые имеют единое происхождение независимо от выполняемых функций. Например, конечности позвоночных (рис. 7.5), видоизменения корня, стебля и листьев у растений.

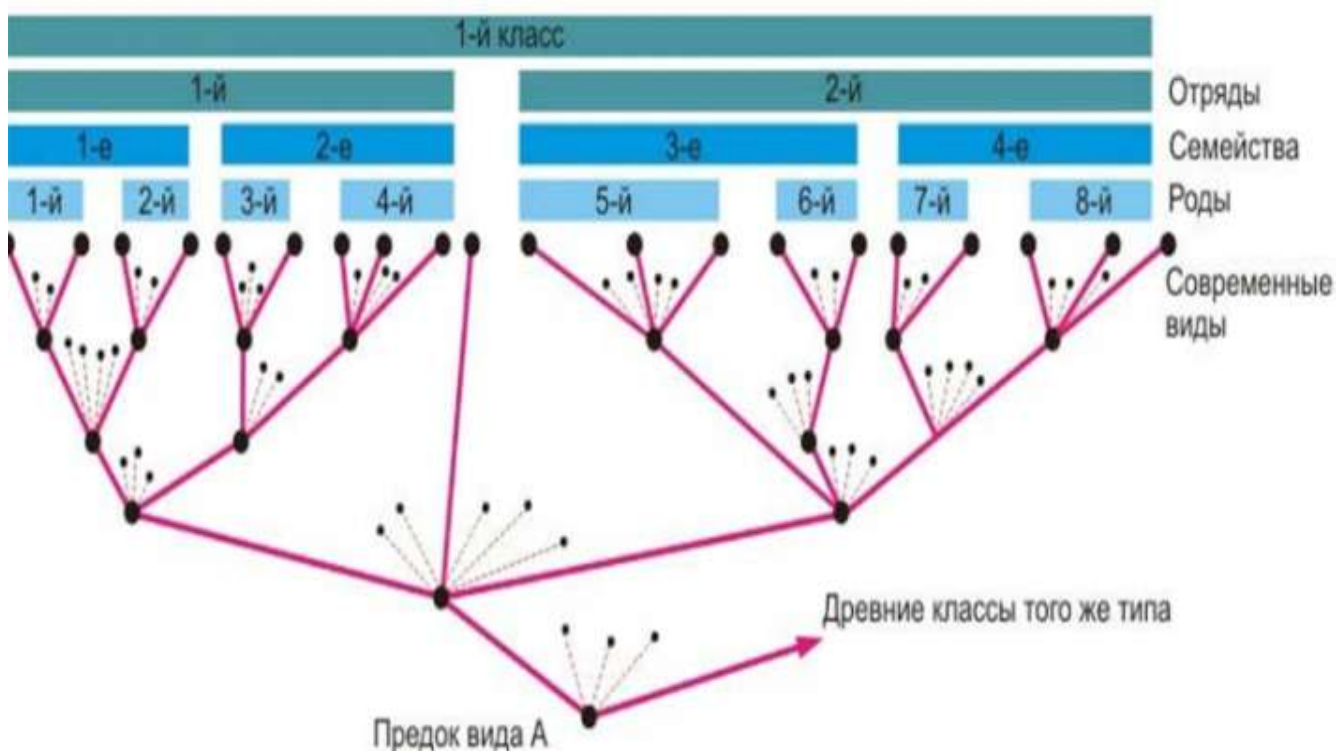


Рис. 7.4. Дивергенция

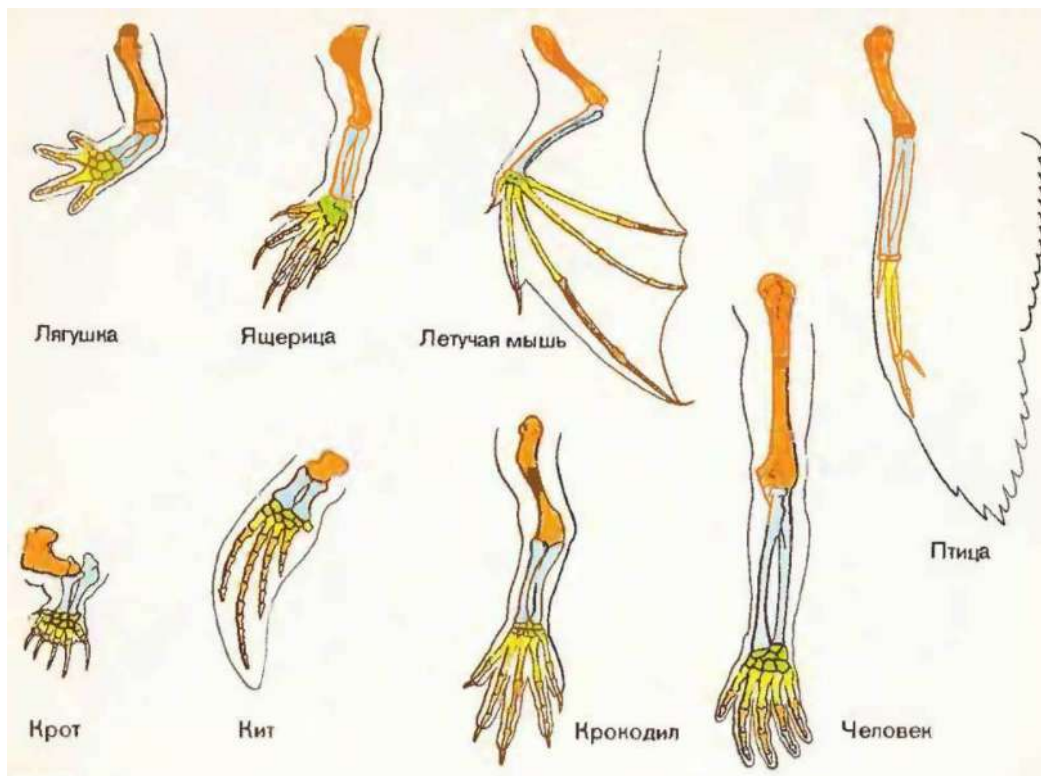


Рис. 7.5. Гомология передних конечностей позвоночных

Конвергенция – сходство признаков в ходе эволюции у неродственных групп, развивающихся в схожих условиях. Например, акулы, ихтиозавры и дельфины имеют внешнее сходство, но принадлежат к разным систематическим группам: рыбам, пресмыкающимся и млекопитающим соответственно (рис. 7.6).



Рис. 7.6. Конвергенция формы тела и плавников у неродственных быстроплавающих животных

В результате конвергенции образуются *аналогичные органы*, которые выполняют одинаковые функции и имеют внешнее сходство, но различаются по происхождению. Например, жабры рака и рыбы, крыло птицы и бабочки, роющие конечности крота и медведки.

7.1.3.2. Главные направления эволюции

Отечественные ученые А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен установили главные направления эволюции (биологический прогресс и биологический регресс) и главные пути эволюции (ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации относят к биологическому прогрессу).



Алексей Николаевич Северцов (1866-1936) – отечественный эволюционист. Основоположник эволюционной морфологии животных. Автор теории биологического прогресса и регресса.

Биологический прогресс – увеличение численности особей данной систематической группы, расширение ареала, расширение видового разнообразия внутри группы (популяций и подвидов внутри вида, видов в роду и т.п.). Биологический прогресс означает победу вида или другой систематической группы в борьбе за существование. Биологический прогресс является следствием высокой приспособленности организмов к условиям окружающей среды. В настоящее время прогрессируют многие группы насекомых, костистых рыб, цветковых растений и др.

Биологический регресс – уменьшение численности особей данной систематической группы, сужение ареала, сокращение видового разнообразия внутри группы.



Иван Иванович Шмальгаузен (1884-1963) – отечественный эволюционист. Занимался вопросами целостности организма и механизмов ее поддержания в индивидуальном и историческом развитии. Разработал теорию стабилизирующего отбора.

Биологический регресс означает отставание вида или другой систематической группы в темпах эволюции от скорости изменений условий окружающей среды. Биологический регресс может привести к вымиранию группы. Исчезли древовидные плауны и хвощи, древние папоротники, большинство древних земноводных и пресмыкающихся. Регрессирующим является род выхухолей, семейство гинкговых и др.

Деятельность человека служит мощным фактором биологического прогресса одних видов (одомашненных животных, культурных растений, сорняков, вредителей и паразитов, болезнетворных микробов), и биологического регресса других видов (сокращается численность и сужается ареал соболя, на грани вымирания находится уссурийский тигр). Причина их вымирания заключается в том, что под влиянием хозяйственной деятельности человека среда обитания живых существ изменяется значительно быстрее, чем формируются приспособления.

7.1.3.3. Главные пути эволюции

Существует три основных пути биологического прогресса: ароморфозы, идиоадаптации и общая дегенерация.

Ароморфозы (арогенез) – крупные эволюционные изменения, ведущие к подъему уровня биологической организации, увеличению интенсивности процессов жизнедеятельности. Ароморфоз не является узким приспособлением к конкретным условиям среды. Это развитие у группы организмов принципиально новых признаков и свойств, позволяющих ей перейти в другую адаптивную зону. Примеры ароморфозов: появление автотрофного питания, аэробного дыхания, эукариотических клеток, полового размножения и т.д.

Идиоадаптации (аллогенез) – мелкие эволюционные изменения, приспособления к определенным условиям среды обитания без подъема уровня биологической организации. Например, возникновение цветка – ароморфоз, количество лепестков и их окраска – идиоадаптации. Идиоадаптации к узким, ограниченным условиям среды приводят к специализации группы (термофильные бактерии, живущие в горячих источниках; специализация некоторых растений к определенным опылителям и др.). Специализация при быстром изменении условий среды может привести к вымиранию (мезозойские ящеры).

Общая дегенерация (катагенез) – эволюционные изменения, ведущие к упрощению организации, образа жизни в результате приспособления к более простым условиям существования. Дегенерации, как правило, происходят при переходе к сидячему или паразитическому образу жизни, когда органы, потерявшие биологическое значение, исчезают (у ленточных червей утрачены некоторые органы чувств, пищеварительная система; у повилики – атрофия корней и листьев).

В процессе филогенеза происходит смена одного пути эволюции на другой (рис. 7.7).

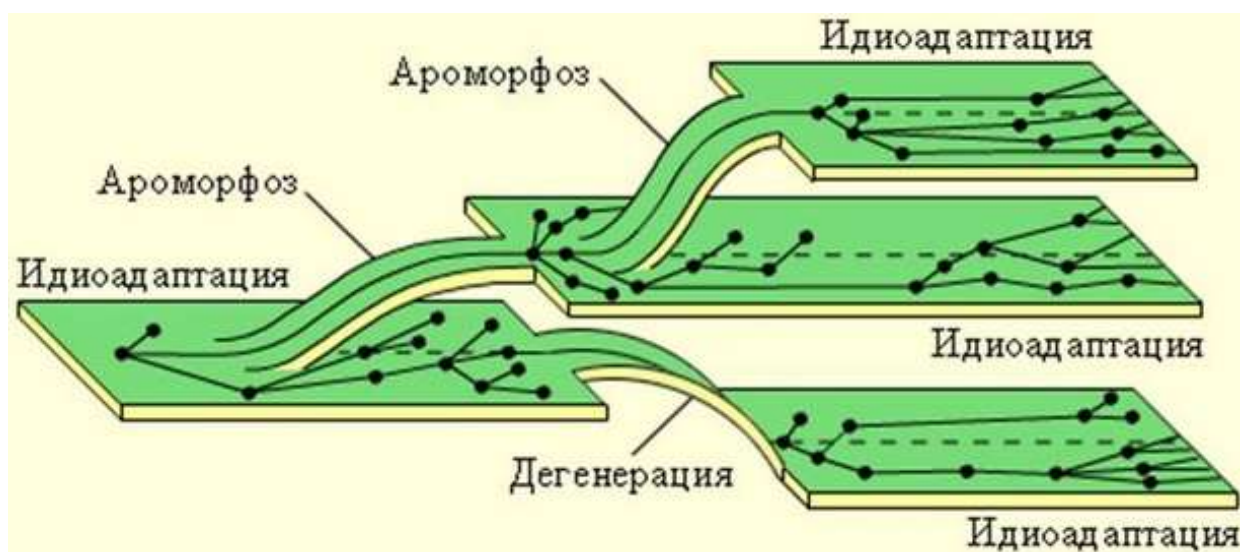


Рис. 7.7. Главные пути эволюции

Новые, более высокоорганизованные группы живых организмов возникают путем ароморфоза и при этом часто переходят в новую среду обитания (например, выход животных на сушу). Далее эволюция продолжается путем идиоадаптации, иногда дегенерации. Ароморфозы происходят значительно реже, чем идиоадаптации.

7.2. Развитие органического мира

7.2.1. Доказательства эволюции органического мира

Доказательства эволюции – свидетельства общности происхождения всех организмов от единых предков, изменчивости видов и возникновения одних видов от других.

Доказательства эволюции подразделяют на группы.

1. **Цитологические.** Все организмы (кроме вирусов) состоят из клеток, которые имеют общее строение и функции.

2. **Биохимические.** Все организмы состоят из одинаковых химических веществ: белков, нуклеиновых кислот и т.д.

3. **Сравнительно-анатомические.** Единство строения организмов в пределах типа, класса, рода и т.д. Например, для всех представителей класса млекопитающих характерны высокоразвитая кора больших полушарий переднего мозга, внутриутробное развитие, выкармливание детенышей молоком, волосяной покров, четырехкамерное сердце и полное разделение артериальной и венозной крови, теплокровность, легкие альвеолярного строения; *гомологичные органы* – органы, имеющие единое происхождение независимо от выполняемых функций. Например, конечности позвоночных, видоизменения корня, стебля и листьев у растений; *рудименты* – остатки имевшихся у предков органов (признаков). Например, человек имеет такие рудименты, как копчик, червеобразный отросток (аппендикс), третье веко, зубы мудрости, мышцы,двигающие ушную раковину, и др.; *атавизмы* – внезапное появление у отдельных особей органов (признаков) их предков. Например, рождение людей с хвостом, густым волосяным покровом тела, дополнительными сосками, сильно развитыми клыками и др.

4. **Эмбриологические доказательства.** К ним относят: сходство гаметогенеза; наличие в развитии одноклеточной стадии – зиготы; сходство зародышей на ранних этапах развития; связь между онтогенезом и филогенезом.

Зародыши организмов многих систематических групп сходны между собой, причем, чем ближе организмы, тем до более поздней стадии развития зародыша сохраняется это сходство (рис. 7.8). На основе этих наблюдений Э. Геккель и Ф. Мюллер сформулировали *биогенетический закон* – каждая особь на ранних стадиях онтогенеза повторяет некоторые основные черты строения своих предков. Таким образом, онтогенез (индивидуальное развитие) есть краткое повторение филогенеза (эволюционного развития).



Рис. 7.8. Сходство начальных стадий эмбрионального развития позвоночных

5. Палеонтологические доказательства. На основе находок ископаемых форм в отложениях горных пород можно проследить историческое развитие живой природы. К палеонтологическим доказательствам эволюции относятся ископаемые переходные формы или установленные филогенетические ряды между многими систематическими группами: *переходные формы* – организмы, являющиеся переходными между типами, классами и т.д. Например, стегоцефал – переходная форма между рыбами и земноводными, археоптерикс – переходная форма между пресмыкающимися и птицами, зверозубые рептилии – переходная форма между пресмыкающимися и млекопитающими (рис. 7.9). Филогенетические ряды – последовательно сменявшие друг друга переходные формы, приведшие к формированию современных видов.



Рис. 7.9. Примеры вымерших переходных форм:

а – археоптерикс; б – стегоцефал; в – звероподобная рептилия

Например, обнаружены останки эволюционного ряда лошади (рис. 7.10).

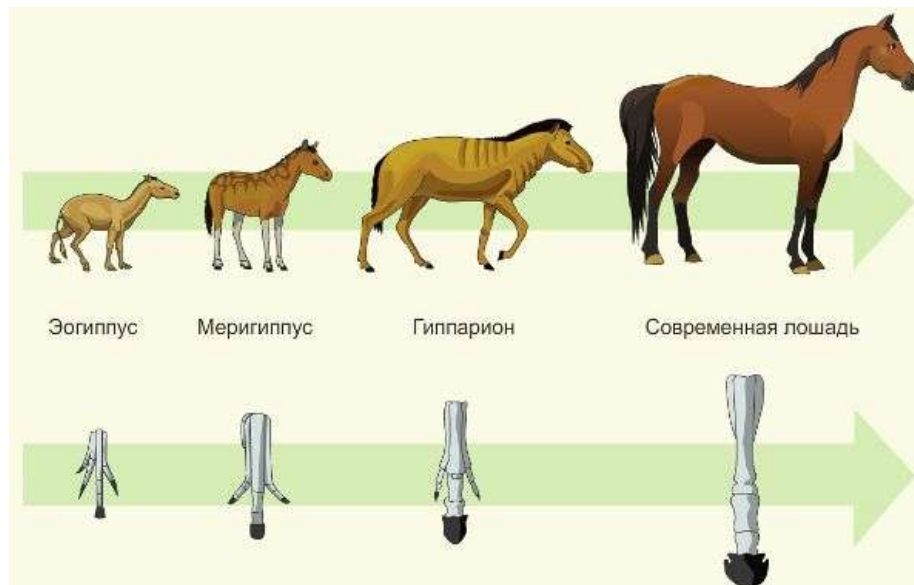
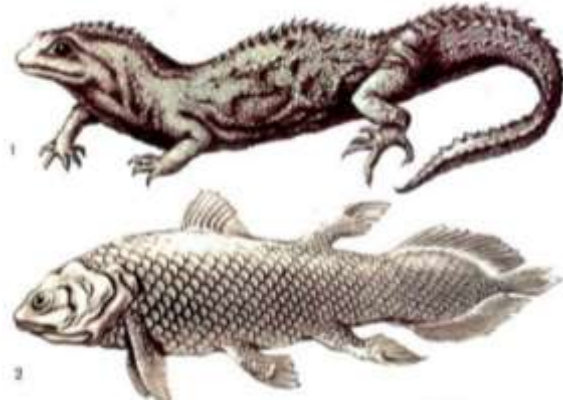


Рис. 7.10. Филогенетический ряд лошади

6. Реликтовые доказательства. В настоящее время существуют потомки переходных форм (рис. 7.11), например, кистеперая рыба латимерия – потомок переходной формы между рыбами и земноводными; гаттерия – потомок переходной формы между земноводными и пресмыкающимися; утконос – потомок переходной формы между пресмыкающимися и млекопитающими.



*Рис. 7.11. Реликтовые формы, живущие в настоящее время:
1 – гаттерия; 2 – кистеперая рыба латимерия*

7. Биогеографические доказательства. Сходство и различие организмов, обитающих в разных биогеографических зонах. Например, сумчатые млекопитающие сохранились только в Австралии.

7.2.2. Происхождение жизни

Развитие взглядов на происхождение жизни. С глубокой древности и по сей день человечество ищет ответ на вопрос о происхождении жизни на Земле. Ранее считали, что возможно самозарождение жизни из неживой материи. По мнению ученых Средневековья, рыбы могли зарождаться из ила, черви – из почвы, мыши – из грязных тряпок, мухи – из гнилого мяса.

В XVII в. итальянский ученый Ф. Реди провел оригинальный эксперимент: он поместил кусочки мяса в стеклянные сосуды, часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл кисеей. Личинки мух появились только в открытых сосудах. В середине XIX в. французский микробиолог Л. Пастер поместил простерилизованный бульон в колбу с длинным узким горлышком S-образной формы. Бактерии и другие находящиеся в воздухе организмы оседали под действием силы тяжести в нижней изогнутой части горлышка и не достигали бульона, тогда как воздух поступал в саму колбу (рис. 7.12).



Луи Пастер (1822-1895) – французский микробиолог и химик. Основоположник микробиологии. Открыл анаэробные бактерии. Исследовал проблему возможности зарождения жизни. Предложил прививки против бешенства, сибирской язвы, а также пастеризацию (нагревание до 70°C) как способ уничтожения живых бактерий (но не их спор) для сохранения продуктов.

Эти и другие сходные опыты убедительно доказывали, что в современную эпоху живые организмы происходят только от других живых организмов. Невозможность самозарождения жизни из неживого назвали принципом Реди. В результате закономерен вопрос о происхождении первых живых организмов.

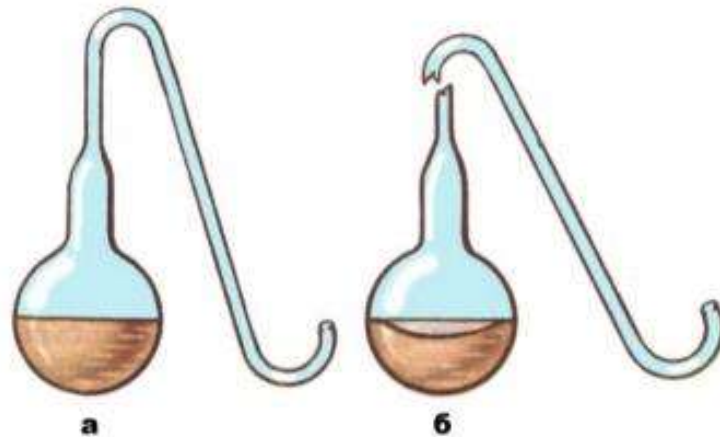


Рис. 7.12. Эксперимент Л. Пастера:

а – в колбе с S-образным вырезом питательная среда после кипячения долго остается стерильной; б – при удалении S-образного горла в среде быстро развиваются микроорганизмы

Многообразие подходов к вопросу о происхождении жизни. По вопросу происхождения жизни так же, как и по вопросу о сущно-

сти жизни, среди ученых нет единого мнения. Существует несколько подходов к решению вопроса о происхождения жизни, которые тесно переплетаются между собой. Классифицировать их можно по следующим принципам:

1. Идея, разум – первичны, а материя – вторична (*идеалистические гипотезы*) или материя первична, а идея, разум – вторичны (*материалистические гипотезы*).

2. Жизнь существовала всегда и будет существовать вечно (*гипотезы стационарного состояния*) или жизнь возникает на определенном этапе развития мира.

3. Живое только от живого (*гипотезы биогенеза*) или возможно самозарождение живого из неживого (*гипотезы абиогенеза*).

4. Жизнь возникла на Земле или была занесена из космоса (*гипотезы панспермии*).

Рассмотрим наиболее значимые из гипотез.

Креационизм. Согласно этой гипотезе жизнь была создана Творцом. Творец – это Бог, Идея, Высший разум или др.

Гипотеза стационарного состояния. Жизнь, как и сама Вселенная, существовала всегда, и будет существовать вечно, ибо не имеющее начала не имеет и конца. Вместе с тем существование отдельных тел и образований (звезд, планет, организмов) ограничено во времени: они возникают, рождаются и погибают. В настоящее время эта гипотеза имеет в основном историческое значение, так как общепризнанной является «теория Большого взрыва», согласно которой Вселенная существует ограниченное время; она образовалась из одной точки около 15 млрд лет назад.

Гипотеза панспермии. Жизнь была занесена на Землю из космоса и прижилась здесь после того как на Земле сложились благоприятные для этого условия. Это предположение высказал немецкий ученый Г. Рихтер в 1865 г., а окончательно сформулировал шведский ученый С. Аррениус в 1895 г. С метеоритами и космической пылью на Землю могли попасть споры бактерий, которые в значительной степени устойчивы к радиации, вакууму, низким температурам. Решение вопроса о том, как возникла жизнь в космосе, в силу объективных трудностей отодвигается на неопределенное время. Она могла быть создана Творцом, существовать всегда или возникнуть из неживой материи. В последнее время среди ученых появляется все больше сторонников гипотезы панспермии.

Гипотеза абиогенеза (самозарождения живого из неживого и последующей биохимической эволюцией). В 1924 г. русский биохимик А.И. Опарин, а в 1929 г. английский ученый Дж. Холдейн высказали предположение, что живое возникло на Земле из неживой материи в результате химической эволюции – сложных химических преобразований молекул. Этому событию благоприятствовали сложившиеся в то время на Земле условия.

Согласно этой гипотезе в процессе становления жизни на Земле можно выделить четыре этапа:

1. Синтез низкомолекулярных органических соединений из газов первичной атмосферы.

2. Полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых кислот.

3. Образование фазово-обособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами.

4. Возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, осуществляющим передачу дочерним клеткам всех химических и метаболических свойств родительских клеток.

Первые три этапа относят к периоду химической эволюции, а с четвертого – начинается биологическая эволюция.

Представления о возможности химической эволюции вещества подтверждены рядом модельных экспериментов. В 1953 г. американский химик С. Миллер и физик Г. Юри в лабораторных условиях имитировали состав первичной атмосферы Земли, состоявшей из метана, аммиака и паров воды, и, воздействуя на нее искровым разрядом, получили простые органические вещества – аминокислоты глицин, аланин и др. (рис. 7.13). Тем самым была доказана принципиальная возможность абиогенного синтеза органических соединений (но не живых организмов) из неорганических веществ.

Таким образом, органические вещества могли создаваться в первичном океане из простых неорганических соединений. В результате накопления в океане органических веществ образовался так называемый «первичный бульон». Затем, объединяясь, белки и другие органические молекулы образовали капли коацерватов, которые служили прообразом клеток. Капли коацерватов подвергались естественному отбору и эволюционировали. Первые организмы были гетеротрофными. По мере расходования запасов «первичного бульона» возникли автотрофы.

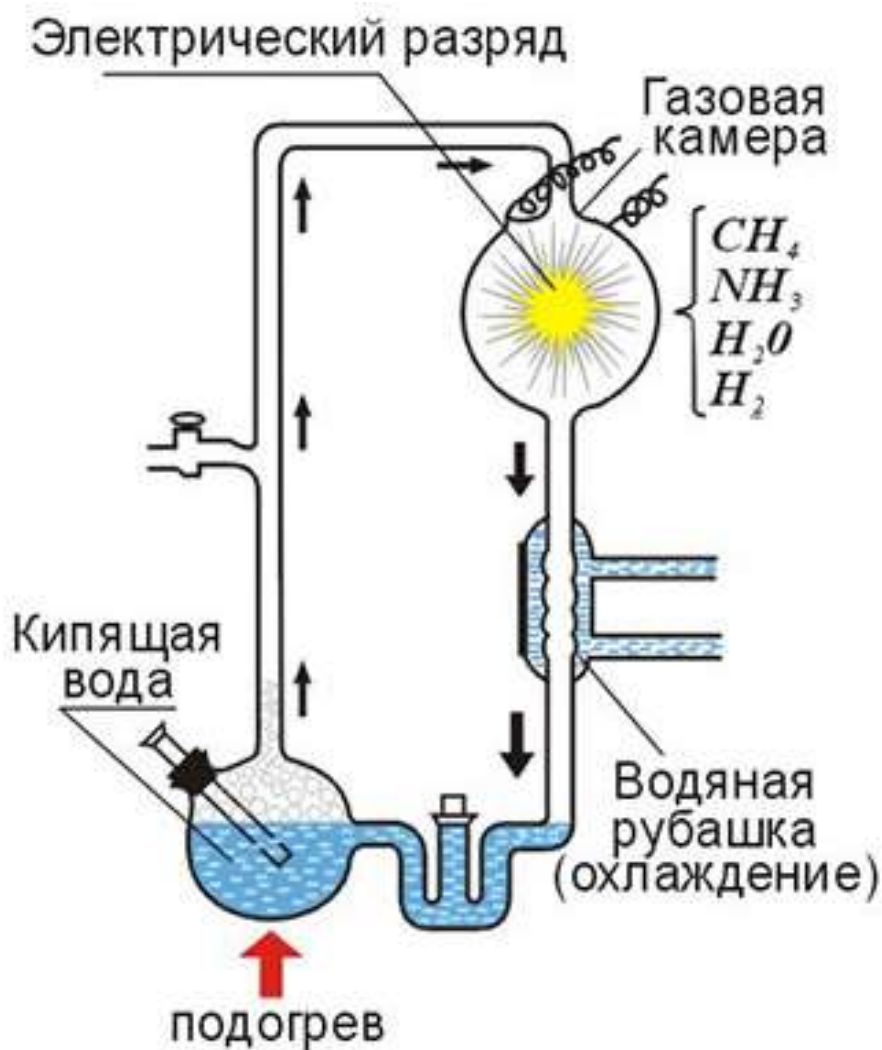


Рис. 7.13. Аппарат Миллера

Следует отметить, что с точки зрения теории вероятности, вероятность синтеза сверхсложных биомолекул при условии случайных соединений их составных частей крайне низка.

В.И. Вернадский о происхождении и сущности жизни и биосферы

1. Начала жизни в том космосе, который мы наблюдаем, не было, поскольку не было начала этого космоса. Жизнь вечна, поскольку вечен космос, и всегда передавалась путем биогенеза.

2. Жизнь, извечно присущая Вселенной, явилась новой на Земле, ее зародыши приносились извне постоянно, но укрепились на Земле лишь при благоприятных для этого возможностях.

3. Жизнь на Земле была всегда. Время существования планеты – это лишь время существования на ней жизни. Жизнь геологически (планетарно) – вечна. Возраст планеты неопределим.

4. Жизнь никогда не была чем-то случайным, ютящимся в каких-то отдельных оазисах. Она была распространена всюду, и всегда живое вещество существовало в образе биосферы.

5. Древнейшие формы жизни – дробянки – способны выполнять все функции в биосфере. Значит, возможна биосфера, состоящая из одних прокариот. Вероятно, что такова она и была в прошлом.

6. Живое вещество не могло произойти от косного. Между этими двумя состояниями материи нет никаких промежуточных ступеней. Напротив, в результате воздействия жизни происходила эволюция земной коры.

Таким образом, необходимо признать, что к настоящему времени ни одна из существующих гипотез о происхождении жизни прямыми доказательствами не располагает, и у современной науки нет однозначного ответа на вопрос о происхождении жизни.

7.2.3. Краткая история развития органического мира

Возраст Земли – около 4,6 млрд лет. Жизнь на Земле возникла в океане более 3,5 млрд лет назад.

Краткая история развития органического мира приведена в таблице 7.2. Филогенез основных групп организмов отражен на рисунке 7.14. Историю развития жизни на Земле изучают по ископаемым останкам организмов или следам их жизнедеятельности. Они встречаются в горных породах разного возраста.

Геохронологическая шкала истории развития органического мира Земли включает эры и периоды (табл. 7.2). Выделяют следующие эры: архейская (архей) – эра древнейшей жизни, протерозойская (протерозой) – эра первичной жизни, палеозойская (палеозой) – эра древней жизни, мезозойская (мезозой) – эра средней жизни, кайнозойская (кайнозой) – эра новой жизни. Названия периодов образованы либо от названий местностей, где впервые были найдены соответствующие отложения (г. Пермь; графство Девон), либо от происшедших в то время процессов (в угольный период – карбон – происходила закладка отложений каменного угля, в меловой – мела и т.д.).

Геохронологическая шкала и история развития живых организмов

Эра, продолжительность, млн лет	Период, продолжительность, млн лет	Начало, млн лет назад	Развитие органического мира	
			Мир животных	Мир растений
		4600	Возникновение Солнечной системы и развитие Земли как космического тела. Химическая эволюция; возникновение супрамолекулярных систем	
	Архейская, 900	3500	Возникновение жизни на Земле. Появление первых клеток — начало биологической эволюции. Остатки анаэробных автотрофных предшественников синезелёных водорослей (цианобактерий), бактерий, зелёных водорослей	
	Протерозойская (ранней жизни), 2000	2600 ± ± 100	Возникли и широко распространились все типы беспозвоночных животных. К концу периода появились первые представители хордовых (бесчерепные)	Распространены преимущественно одноклеточные зелёные водоросли
Палеозойская (древней жизни), 40 ± 10	Кембрий, 80 ± 20	570 ± 20	Появление организмов с минерализованным скелетом. Расцвет морских беспозвоночных	Возникновение многоклеточных водорослей
	Ордовик, 55 ± 10	490 ± 10	Появление первых позвоночных — бесчелюстных. Остатки первых коралловых полипов. Господство трилобитов, иглокожих. Вымирание некоторых групп беспозвоночных	Исключительное разнообразие водорослей. За счёт деятельности бактерий и одноклеточных водорослей начинается образование почв
	Силур, 35 ± 10	435 ± 10	Появляются древнейшие рыбы и первые дышащие атмосферным воздухом наземные животные — скорпионы. Пышное развитие кораллов и трилобитов. Вымирают некоторые группы кораллов	В конце периода — выход растений на сушу, появление риниофитов
	Девон, 55 ± 10	400 ± 10	Появление рыб всех известных крупных систематических групп. Освоение животными суши: пауки, клещи и другие членистоногие. В конце периода появились первые наземные позвоночные — стегоцефалы. Вымирание некоторых беспозвоночных и большинства бесчелюстных	Возникновение основных групп споровых растений: мхов, плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных, первых примитивных голосеменных. Возникновение грибов. Вымирание некоторых групп риниофитов

Эра, продолжительность, млн лет	Период, продолжительность, млн лет	Начало, млн лет назад	Развитие органического мира	
			Мир животных	Мир растений
Палеозойская (древней жизни), 40 ± 10	Карбон, 65 ± 10	345 ± 10	Появление первых рептилий — котилозавров, летающих насекомых, лёгочных моллюсков. Широкое распространение кораллов, моллюсков. Расцвет земноводных. Сокращение численности трилобитов	На суше леса с преобладанием споровых растений, появление первых хвойных. В болотах и прибрежных районах мелких морей накапливалось большое количество растительных остатков
	Пермь, 50 ± 10	280 ± 10	Быстрое развитие рептилий, возникновение звероподобных пресмыкающихся. Вымирание трилобитов и сокращение числа беспозвоночных и ряда позвоночных	Распространение хвойных в Северном полушарии. Вымирание древовидных папоротников, хвощей и плаунов
Мезозойская (средней жизни), 165	Триас, 40 ± 5	230 ± 10	Возникновение первых млекопитающих, костистых рыб. Расцвет рептилий — начинается «век динозавров»; появляются черепахи, крокодилы и др.	Распространены папоротниковидные, хвощевидные, плауновидные. Вымирают семенные папоротники
	Юра, 60	195 ± 5	В океане появление головоногих моллюсков, а также иглокожих. В конце периода возникновение первоптиц. Господство пресмыкающихся на суше, в океане и воздухе	Широко распространены папоротники и голозерные, появляется хорошо выраженная ботанико-географическая зональность
	Мел, 70	136 ± 5	Появление настоящих птиц, а также сумчатых и плацентарных млекопитающих. Расцвет насекомых. Вымирание крупных рептилий и примитивных мезозойских млекопитающих	На границе юры и мела появляются первые покрытосеменные растения. Резко сокращается численность папоротников и голосеменных
Кайнозойская (новой жизни), 66 ± 3	Палеоген, 41 ± 2	66 ± 3	Появляются приматы. На суше амфибии; крокодилы, ящерицы, змеи и черепахи. Расцвет насекомых. Вымирают многие формы головоногих моллюсков	Господство покрытосеменных растений. Состав флоры близок к современному; к концу периода появляются тайга и тундра
	Неоген, 23 и антропоген, 1,5—2,0	25 ± 2 1,5—2,0	Появление и развитие человека. Животный мир приобретает современные черты	Формируется современный облик растительных сообществ

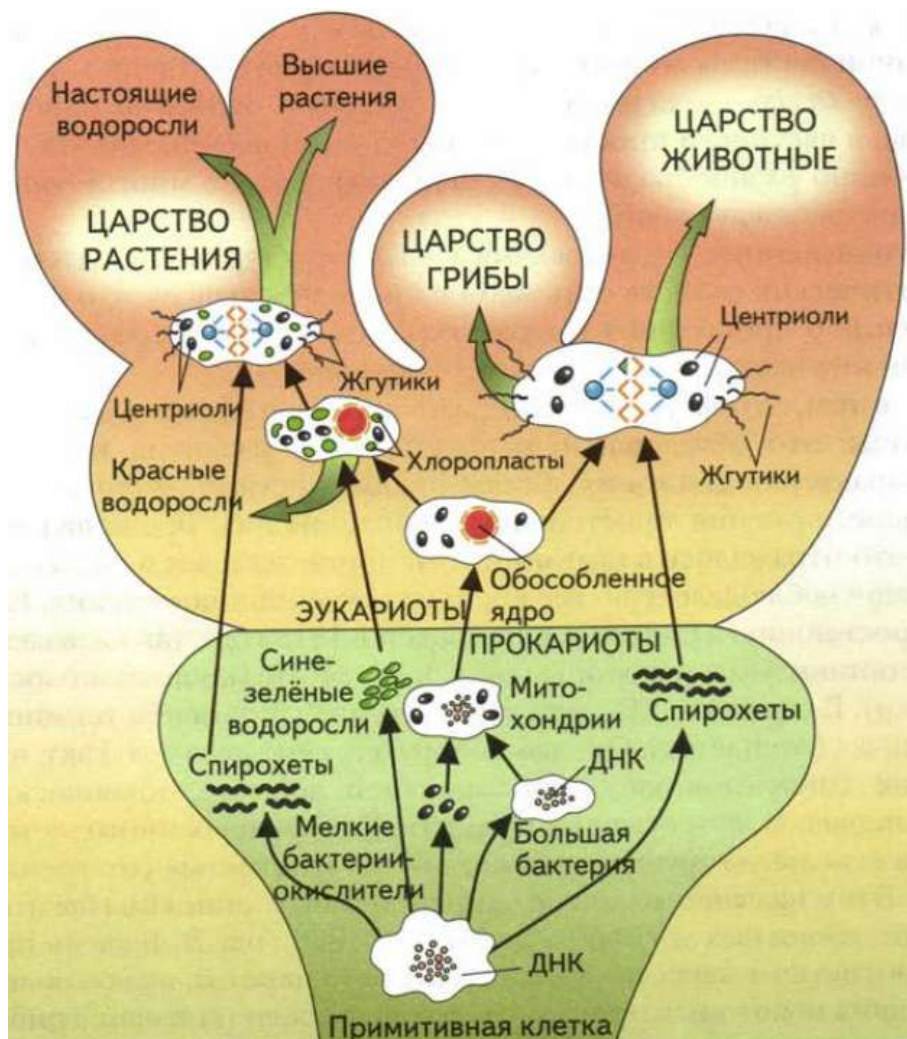


Рис. 7.14. Филогенез основных групп организмов

Архейская эра (эра древнейшей жизни: 3500 (3800-2600 млн лет назад). Первые живые организмы на Земле появились по разным данным 3,8-3,2 млрд лет назад. Это были *прокариотические гетеротрофные анаэробы* (доядерные, питающиеся готовыми органическими веществами, не нуждающиеся в кислороде). Они жили в первичном океане и питались растворенными в его воде органическими веществами, созданными абиогенно из неорганических веществ под действием энергии ультрафиолетовых лучей Солнца и грозových разрядов.

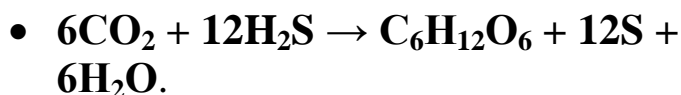
Атмосфера Земли состояла преимущественно из CO_2 , CO , H_2 , N_2 , водяных паров, небольших количеств NH_3 , H_2S , CH_4 и почти не содержала свободного кислорода O_2 . Отсутствие свободного кислорода обеспечило возможность накопления в океане абиогенно созданных органических веществ, иначе они сразу же расщеплялись бы кислородом.

Первые гетеротрофы осуществляли окисление органических веществ анаэробно – без участия кислорода путем *брожения*. При брожении органические вещества расщепляются не полностью, и энергии образуется немного. По этой причине эволюция на ранних этапах развития жизни шла очень медленно.

С течением времени гетеротрофы сильно размножились, и им стало не хватать абиогенно созданного органического вещества. Тогда возникли *прокариотические автотрофные анаэробы*. Они могли синтезировать органические вещества из неорганических самостоятельно сначала посредством хемосинтеза, а затем – фотосинтеза.

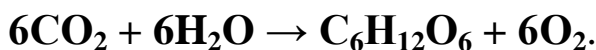
Первым был *фотосинтез анаэробный*, который не сопровождался выделением кислорода:

$h\nu$



Затем появился *фотосинтез аэробный*:

$h\nu$



Аэробный фотосинтез был характерен для существ, похожих на современных цианобактерий.

Выделяющийся при фотосинтезе свободный кислород стал окислять растворенные в воде океана двухвалентное железо, соединения серы и марганца. Эти вещества превращались в нерастворимые формы и оседали на дне океана, где образовали залежи железных, серных и марганцевых руд, которые в настоящее время использует человек.

Окисление растворенных в океане веществ происходило в течение сотен миллионов лет, и только когда их запасы в океане были исчерпаны, кислород стал накапливаться в воде и диффундировать в атмосферу.

Необходимо отметить, что обязательным условием накопления кислорода в океане и атмосфере было погребение некоторой части синтезированного организмами органического вещества на дне океана. В противном случае, если бы вся органика расщеплялась с участием кислорода, его излишков не оставалось бы, и кислород не смог бы накапливаться. Неразложившиеся тела организмов оседали на дне океана, где образовали залежи ископаемого топлива – нефти и газа.

Накопление в океане свободного кислорода сделало возможным появление *автотрофных* и *гетеротрофных аэробов*. Это произошло, когда концентрация O₂ в атмосфере достигла 1% от современного уровня (а он равен 21%).

При аэробном окислении (дыхании) органические вещества расщепляются до конечных продуктов – CO₂ и H₂O и образуется в 18 раз больше энергии, чем при бескислородном окислении (брожении):



Поскольку при аэробных процессах стало выделяться намного больше энергии, эволюция организмов значительно ускорилась.

В результате симбиоза различных прокариотических клеток появились первые *эукариоты* (ядерные).

В результате эволюции эукариот возник *половой процесс* – обмен организмов генетическим материалом – ДНК. Благодаря половому процессу эволюция пошла еще быстрее, поскольку к мутационной изменчивости добавилась комбинативная.

Сначала эукариоты были одноклеточными, а затем появились первые *многоклеточные* организмы. Переход к многоклеточности у растений, животных и грибов произошел независимо друг от друга. Многоклеточные организмы получили ряд преимуществ по сравнению с одноклеточными: 1) большую продолжительность онтогенеза, так как в ходе индивидуального развития организма происходит замещение одних клеток другими; 2) многочисленное потомство, поскольку для размножения организм может выделить больше клеток; 3) значительные размеры и разнообразное строение тела, что обеспечивает большую устойчивость к внешним факторам среды за счет стабильности внутренней среды организма.

Ученые не имеют единого мнения по вопросу, когда возникли половой процесс и многоклеточность – в архейскую или протерозойскую эру.

Протерозойская эра (эра первичной жизни: 2600-570 млн лет назад). Появление многоклеточных еще более ускорило эволюцию и за относительно короткий период (в геологическом масштабе времени) появились различные виды живых организмов, приспособленные к разным условиям существования. Новые формы жизни занимали и формировали все новые экологические ниши в разных областях и глубинах океана. В породах возрастом 580 млн лет уже имеются отпечатки существ с твердыми скелетами и поэтому изучать эволюцию

с этого периода гораздо легче. Твердые скелеты служат опорой для тел организмов и способствуют увеличению их размеров.

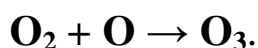
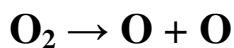
К концу протерозойской эры (570 млн лет назад) сложилась система продуценты – консументы и сформировался кислородно-углеродный биогеохимический круговорот веществ.

Палеозойская эра (эра древней жизни: 570-240 млн лет назад).

В первый период палеозойской эры – *кембрийский* (570-505 млн лет назад) – произошел так называемый «эволюционный взрыв»: за короткое время образовались почти все известные в настоящее время типы животных. Все предшествующее этому периоду эволюционное время получило название *докембрий*, или *криптозой* («эра скрытой жизни»), – это $\frac{7}{8}$ истории Земли. Время после кембрия назвали *фанерозоем* («эрой явной жизни»).

Так как кислорода образовывалось все больше, атмосфера постепенно приобретала окислительные свойства. Когда концентрация O_2 в атмосфере достигла 10% от современного уровня (на границе силура и девона), на высоте 20-25 км в атмосфере начал образовываться озоновый слой. Он формировался из молекул O_2 под действием энергии ультрафиолетовых лучей Солнца:

$h\nu$



Молекулы озона (O_3) обладают способностью отражать ультрафиолетовые лучи. В результате озоновый экран стал защитой живых организмов от губительных для них в больших дозах ультрафиолетовых лучей. До этого защитой служила вода. Теперь жизнь получила возможность выйти из океана на сушу.

Выход живых существ на сушу начался в кембрийском периоде: первыми на нее вышли бактерии, а затем – грибы и низшие растения. В результате на суше образовалась почва, и в *силурийский период* (435-400 млн лет назад) на суше появились первые сосудистые растения-псилофиты. Выход на сушу способствовал появлению у растений тканей (покровных, проводящих, механических и др.) и органов (корня, стебля, листьев). В результате появились высшие растения. Первыми сухопутными животными стали членистоногие, произошедшие от морских ракоскорпионов.

В это время в морской среде эволюционировали хордовые: от беспозвоночных хордовых произошли позвоночные рыбы, а в *девоне*

от кистеперых рыб – амфибии. Они господствовали на суше 75 млн лет и были представлены очень крупными формами. В *пермский период*, когда климат стал холодней и засушливей, превосходство над амфибиями получили рептилии.

Мезозойская эра (эра средней жизни: 240-66 млн лет назад). В мезозойской эре – «эра динозавров» рептилии достигли своего расцвета (образовались их многочисленные формы) и упадка. В *триасе* появились крокодилы и черепахи, а от зверозубых рептилий произошел класс Млекопитающие. В течение всей мезозойской эры млекопитающие были мелкими и не были широко распространены. В конце *мелового периода* наступило похолодание и произошло массовое вымирание рептилий, окончательные причины которого до конца не выяснены. В меловом периоде появились покрытосеменные (цветковые).

Кайнозойская эра (эра новой жизни: 66 млн лет назад – настоящее время). В кайнозойской эре широко распространились млекопитающие, птицы, членистоногие, цветковые растения. Появился человек.

В настоящее время деятельность человека стала важным фактором развития биосферы.

7.3. Происхождение и эволюция человека

7.3.1. Происхождение человека

К. Линней, основатель первой классификации живых организмов, поместил человека в отряд приматов вместе с обезьянами и полуобезьянами. Ж.Б. Ламарк, автор первой теории эволюции, предположил, что человек произошел от древних обезьян, перешедших к прямохождению. Ч. Дарвин в книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) проанализировал обширные данные сравнительной анатомии, эмбриологии и систематики и распространил на человека основные положения эволюционной теории. В результате он обосновал идею родства человека и человекообразных обезьян, имевших общего предка, т.е. идею происхождения человека от «нижестоящей животной формы».

Человек занимает следующее положение в современной систематике живых организмов: тип Хордовые, подтип Позвоночные, класс Млекопитающие, подкласс Плацентарные, отряд Приматы, семейство Люди, род Человек, вид Человек разумный.

Как у хордовых, у человека на ранних этапах эмбрионального развития внутренний скелет представлен хордой, глотка имеет жаберные щели, нервная трубка развивается над хордой, кишечная трубка формируется под хордой, тело имеет двухстороннюю симметрию.

Как у позвоночных, у человека по мере развития хорда заменяется позвоночным столбом, формируются череп и челюстной аппарат, имеется пять отделов головного мозга, сердце располагается на брюшной стороне тела.

Как у млекопитающих, у человека имеются молочные, потовые и сальные железы, волосяной покров, диафрагма, четырехкамерное сердце, позвоночник разделен на пять отделов, хорошо развита кора головного мозга, внутриутробное развитие зародыша, теплокровность.

Как у плацентарных, у человека имеется матка, питание плода осуществляется через плаценту, зубы дифференцированы (на резцы, клыки и коренные).

Как у приматов, у человека передние конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), имеются ногти, одна пара сосков молочных желез, глаза расположены в одной плоскости, что обеспечивает объемное зрение, происходит замена молочных зубов.

У человека много общих признаков с человекообразными обезьянами: сходное строение мозгового и лицевого отделов черепа, хорошо развитые лобные доли головного мозга, слабо развитая обонятельная зона, большое число извилин коры больших полушарий, наличие аппендикса, исчезновение хвостовой отдела позвоночника, развитие мимических мышц; сходны резус-факторы и группы крови (ABO); наличие менструального цикла у самок; продолжительность беременности около девяти месяцев; сходство кариотипов; общие болезни и др.

Родство человека и животных подтверждается наличием у него рудиментов и атавизмов. *Рудименты* – недоразвитые органы, практически утратившие в процессе эволюции свои функции по сравнению с гомологичными органами предковых форм и находящиеся на стадии обратного развития (исчезновения). У человека насчитывают около 90 рудиментов (рис. 7.15), например, копчик, червеобразный отросток (аппендикс), третье веко, зубы мудрости, мышцы, двигающие ушную раковину, и др.



Рис. 7.15. Рудименты у человека

Атавизмы – появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции (рис. 7.16). Например, рождение людей с хвостом, густым волосяным покровом тела, дополнительными сосками, сильно развитыми клыками и др.

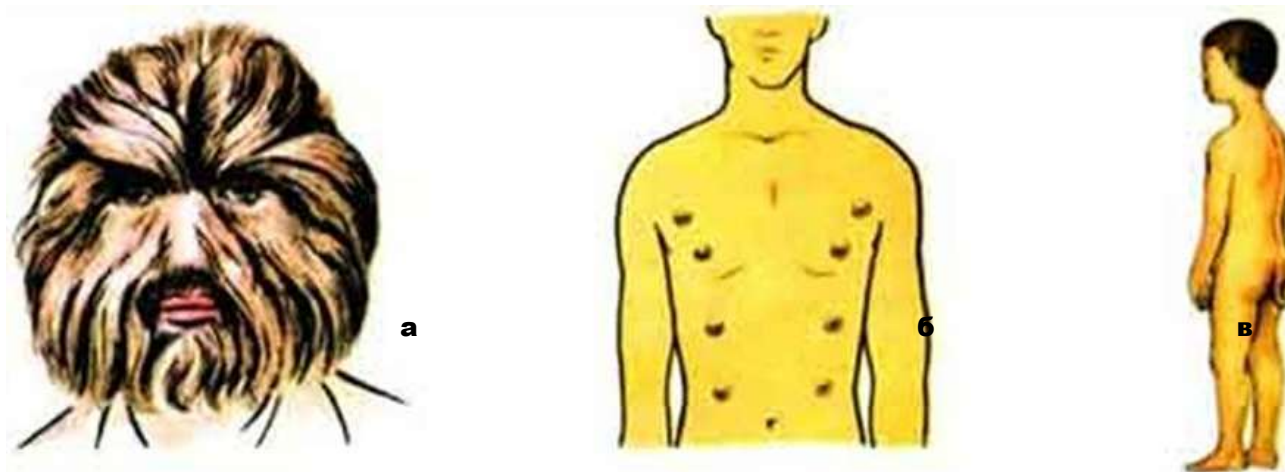


Рис. 7.16. Атавизмы у человека:

*а – волосатый человек; б – многососковость у человека;
в – хвостатый мальчик*

Появление атавизмов свидетельствует о том, что гены, ответственные за данный признак, сохраняются в процессе эволюции в ге-

нофонде, но их действие при нормальном онтогенезе заблокировано. Рудименты встречаются практически у всех особей данного вида, а атавизмы являются отклонением от нормы.

Таким образом, доказательствами происхождения человека от «нижестоящей животной формы» является пять групп фактов:

1. Общие черты строения человека и животных.
2. Сходство эмбрионального развития.
3. Наличие у человека рудиментов и атавизмов.
4. Сходство человека и человекообразных обезьян.
5. Обнаруженные ископаемые предки человека.

В то же время существуют видовые признаки человека разумного, коренным образом отличающие его от других животных, в том числе от наиболее близких к нему человекообразных обезьян.

1. Высокая степень развития головного мозга. Масса головного мозга человека – в 2-2,5 раза больше массы мозга человекообразных обезьян. В результате у человека мозговой отдел черепа значительно преобладает над лицевым. Особенное развитие получила кора переднего мозга с большим количеством борозд и извилин. Значительно развиты теменные, лобные и височные доли, где расположены важнейшие центры психики и речи. Развитие мозга привело к появлению абстрактного мышления, сознания и речи.

2. Прямохождение. Оно привело к ряду изменений в строении скелета (изгибы позвоночника, уплощенная грудная клетка, широкий таз, сводчатая стопа) и мускулатуры (сильное развитие мышц пояса нижних конечностей и самих нижних конечностей: ягодичных, икроножных и др.).

3. Значительное противопоставление первого пальца руки остальным. Это делает человеческую кисть прекрасным органом труда.

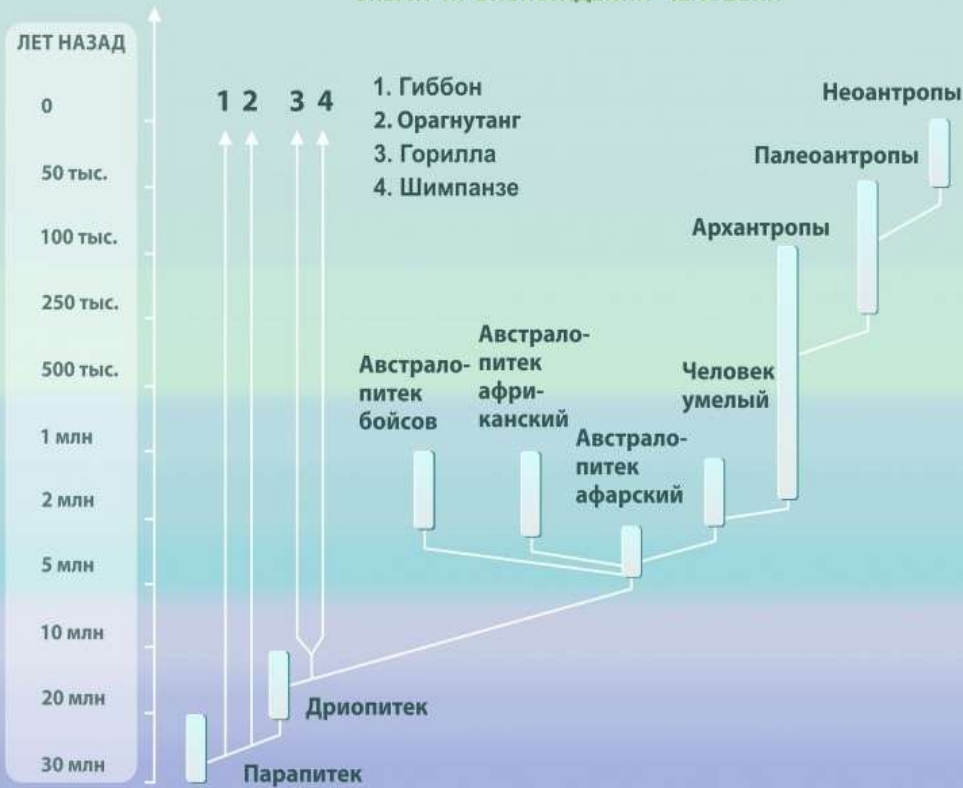
7.3.2. Этапы эволюции человека

Филогенетическое дерево человека разумного построено еще только в общих чертах. Основные этапы эволюции человека представлены на рисунке 7.17.

По современным данным палеонтологии, предшественниками человека являются древние примитивные насекомоядные млекопитающие, давшие начало парапитекам.

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

СХЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА



ОСНОВНЫЕ СТАДИИ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА

Антропиды		Гоминиды – прямоходящие приматы			
Dryopithecus Обезьяноподобное животное; возраст 18–9 млн лет	Australopithecus Человекообразная обезьяна; возраст около 5 млн лет	Homo erectus Человек прямо-ходящий; возраст 2 млн–500 тыс. лет	Homo sapiens		
			Человек разумный; возраст 500–30 тыс. лет	Человек разумный; возраст 40 тыс. лет	Человек разумный; возраст 10 тыс. лет
Дриопитек	Австралопитек	Древнейший человек (питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и др.)	Древнейший человек неандерталец	Новые люди	
				Кроманьонец	Современный человек
Размеры небольшие; лазающие и ходящие в полувыпрямленном положении	Рост 120–150 см, масса 20–50 кг; прямохождение, рука – хватательный орган	Невысокий рост, массивный костяк	Невысокий рост, (155–165 см), массивный костяк, коренастый, походка согнутая	Рост до 180 см, физический тип современного человека	

Рис. 7.17. Основные этапы эволюции человека

Паранитеки появились около 35 млн лет назад. Это были древесные обезьяны, от которых произошли современные гиббоны, орангутаны и дриопитеки.

Дриопитеки возникли около 18 млн лет назад. Это были полудревесные, полуназемные обезьяны, которые дали начало современным гориллам, шимпанзе и австралопитекам.

Австралопитеки появились около 5 млн лет назад в безлесных степях Африки. Это были высокоразвитые обезьяны, которые передвигались на двух задних конечностях в полувыпрямленном положении. Их рост составлял 120-150 см, масса тела – 20-50 кг, объем мозга – около 600 см³. Освободившимися передними конечностями они могли брать палки, камни, другие предметы и использовать их для охоты и защиты от врагов. Изготовление орудий труда австралопитеками не установлено. Жили группами, употребляли как растительную, так и животную пищу. Австралопитеки, возможно, дали начало Человеку умелому. Этот вопрос остается дискуссионным.

Человек умелый сформировался 2-3 млн лет назад. Морфологически он мало отличался от австралопитеков, но именно на этой стадии произошло превращение обезьяны в человека, поскольку Человек умелый изготовил первые примитивные орудия труда. С этого момента изменились условия существования предков человека, в результате чего преимущества в выживании получили особи с признаками, способствующими прямохождению, способности к трудовой деятельности, совершенствованию верхних конечностей и познавательной активности мозга. Человека умелого считают предком архантропов.

Древнейшие люди (архантропы). К ним относят питекантропа и синантропа, принадлежащих в одном виде – **Человек прямоходящий**. Останки **питекантропа** были обнаружены в 1891 г. на острове Ява; останки **синантропа** – в 1927 г. в пещере близ Пекина. Питекантропы и синантропы были более схожи с австралопитеками, чем с современными людьми. Они имели рост до 160 см, объем мозга – 700-1200 см³. Они жили 2 млн-200 тыс. лет назад, преимущественно в пещерах и вели стадный образ жизни. Изготавливаемые ими орудия труда были более разнообразны и совершенны, чем у Человека умелого. Считают, что у них были зачатки речи. Они пользовались огнем, это делало пищу легче усвояемой, защищало от хищников и холода, способствовало расширению ареала.

Древние люди (палеоантропы). К ним относят *неандертальцев*. Впервые их останки найдены в долине р. Неандерталь в Германии в 1856 г. Неандертальцы были широко расселены в Европе, Африке и Азии в ледниковую эпоху 250-35 тыс. лет назад. Объем их мозга достигал 1400 см³. У них еще сохранились надбровные валики, относительно низкий лоб, массивная нижняя челюсть с зачатком подбородочного выступа. Они жили в пещерах группами по 50-100 человек, умели добывать и поддерживать огонь, питались растительной и животной пищей, изготавливали разнообразные каменные, костяные и деревянные орудия труда (ножи, скребки, рубила, палки и т.п.). У них существовало разделение труда: мужчины охотились, изготавливали орудия труда, женщины обрабатывали туши животных, собирали съедобные растения.

Современные люди (неоантропы). Неандертальцев сменили люди современного физического типа – *кроманьонцы* – первые представители вида Человек разумный. Они появились около 50-40 тыс. лет назад. Некоторое время палеоантропы и неоантропы существовали совместно, но затем неандертальцы были вытеснены кроманьонцами. Кроманьонцы обладали всеми физическими особенностями ныне живущих людей: высокий рост (до 180 см), большой объем головного мозга (около 1400 см³), высокий лоб, сглаженные надбровные валики, развитый подбородочный выступ, который указывает на развитую членораздельную речь. Кроманьонцы строили жилища, делали одежду из шкур, сшитых костяными иглами, изготавливали изделия из рога, кости, кремня и украшали их резьбой. Кроманьонцы научились шлифовать, сверлить, знали гончарное дело. Они жили родовыми общинами, приручали животных, занимались земледелием. У них появились зачатки религии и культуры.

7.3.3. Факторы антропогенеза

Антропогенез – происхождение человека, становление его как вида. Антропогенез неразрывно связан с социогенезом – формированием общества. Поэтому движущими силами антропогенеза являются не только биологические, но и социальные факторы. **Биологические факторы** (по Дарвину) – наследственность, изменчивость, борьба за существование и естественный отбор; согласно синтетической теории (СНТ) эволюции – мутационный процесс, популяционные волны, дрейф генов, изоляция, естественный отбор. **Социальные факторы** – трудовая деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление.

Биологические факторы антропогенеза были раскрыты Ч. Дарвином и его последователями, социальные факторы – Ф. Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1876).

Предками человека были древние человекообразные обезьяны, жившие в лесах. В результате уменьшения площади лесов они перешли к наземному образу жизни. На открытых пространствах они вставали на задние конечности, чтобы лучше обозревать местность. Со временем такое положение тела из случайного перешло в необходимое. Прямохождение привело к высвобождению передних конечностей от функции передвижения. Постепенно они совершенствовались и обеспечили возможность осуществления человеком трудовой деятельности.

Стадный образ жизни, трудовая деятельность, совместная охота и защита от врагов потребовали согласованных действий. Возникла необходимость общения. Неразвитая гортань и ротовой аппарат обезьян в результате наследственной изменчивости и естественного отбора постепенно преобразовались в органы членораздельной речи человека.

Использование огня для согревания позволило человеку расселиться в области с более холодным климатом. Термическая обработка пищи способствовала ее лучшему усвоению. Употребление термически обработанной животной пищи привело к изменению жевательного аппарата, уменьшению лицевого черепа и одновременно к увеличению головного мозга.

Изготовление орудий труда, совместный труд и охота привели к развитию головного мозга, мышления и сознания, совершенствованию труда и речи.

Роль биологических и социальных факторов на разных этапах антропогенеза была неодинаковой. На начальных этапах становления человека (древнейшие и древние люди) основную роль играли биологические факторы. Под действием естественного отбора формировались морфологические особенности человека: сложное строение головного мозга и кисти, вертикальное положение тела. В дальнейшем, овладев культурой изготовления орудий труда, производством пищи, устройством жилищ, человек изолировал себя от неблагоприятных природных факторов настолько, что вышел из-под жесткого контроля естественного отбора. О снижении роли биологических факторов свидетельствует общность морфологических признаков ископаемых людей современного типа и ныне живущих.

В то же время человек в значительной степени стал зависеть от социальных условий и воспитания. Вне человеческого общества само формирование человека стало невозможным, т.е. человек занимает особое положение в природе, являясь одновременно и биологическим, и социальным существом. Дальнейшая эволюция человека, видимо, будет определяться в основном социальными факторами.

Что касается биологических факторов эволюции, то в современном обществе их действие претерпело значительные изменения. Естественный отбор, хотя и замедлил свое действие, идет на всех стадиях онтогенеза. Но при этом он теряет свою ведущую роль как фактор видообразования и в известной мере выполняет лишь стабилизирующую функцию. Изоляция также теряет свое значение. Наблюдается смешивание генофондов популяций разных регионов, народов, рас. Популяционные волны фактически не оказывают эволюционного действия, поскольку численность человечества не подвержена значительным колебаниям. Мутационный процесс сохранил свое значение. В некоторых районах нашей планеты частота мутаций даже увеличилась из-за загрязнения природы мутагенами. Ослабление действия отбора может привести к накоплению вредных мутаций, ведущих к снижению жизнеспособности особей.

7.3.4. Расы современного человека

Человеческие расы – исторически сложившиеся группы людей, объединенные общностью происхождения и сходством некоторых второстепенных морфологических признаков. Вид **Человек разумный** (*Homo sapiens*) в настоящее время разделен на три или пять больших рас. В первом случае это европеоидная (евразийская), монголоидная (азиатско-американская) и австрало-негроидная (экваториальная) расы. Во втором – европеоидная, монголоидная, американская, австралоидная и негроидная расы. Внутри каждой из рас выделяют малые расы или подрасы. Расы появились в результате расселения и географической изоляции, видимо, популяций неантропов, живших в разных природно-климатических условиях. С формированием социальных взаимоотношений и ослаблением действия биологических факторов темпы эволюции человека как вида резко снизились и ни одна из рас не достигла видового обособления.

Различия между расами заключаются в морфологических особенностях: 1) **европеоиды** характеризуются узким лицом, узким вы-

ступающим носом, тонкими губами, мягкими прямыми или волнистыми волосами, цветом кожи от белого до смуглого, цветом глаз от светло-голубых до черных, относительно сильной обволошенностью тела; 2) **монголоиды** отличаются плоским широким лицом, косым разрезом глаз, жесткими черными прямыми волосами, желтовато-смуглым цветом кожи, слабой обволошенностью тела; 3) **негроиды** имеют черный цвет кожи, черные курчавые волосы, широкий плоский нос, темные глаза, толстые губы, среднюю степень обволошенности тела.

Различия между расами скорее всего связаны с адаптацией к условиям окружающей среды. Так, темная кожа негроидов предохраняла организм от ярких солнечных лучей, курчавые волосы создают воздушные прослойки, защищающие от жары. Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи и этим предохраняет от рахита, узкий выступающий нос способствует согреванию вдыхаемого воздуха. Монголоидная раса характеризуется адаптациями к суровому, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии. Таким образом, основными факторами расогенеза являются биологические: наследственная изменчивость, естественный отбор и изоляция.

О единстве вида *Homo sapiens* свидетельствует то, что все расы человека равноценны в биологическом отношении и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. Отличительные признаки рас являются второстепенными и не затрагивают видовых признаков Человека разумного. Представители всех рас в пределах нормы реакции способны к достижению одинаковых высот в развитии культуры и цивилизации. Также о видовом единстве свидетельствуют неограниченные возможности скрещиваний с образованием плодovитого потомства.

Согласно теориям *расизма* человеческие расы неравноценны, одни – высшие, другие – низшие. Расисты встречаются среди представителей любой расы. На самом деле все расы являются биологически равноценными, между их представителями нет никаких существенных различий в физических и умственных способностях, мышлении, речи. Различия в уровне развития культуры и техники народов разных рас зависят не от биологических причин, а от общественно-экономических условий.

Согласно теориям *социального дарвинизма* в современном обществе естественный отбор действует в той же степени, как и в природе, и социальное неравенство есть следствие биологического нера-

венства людей. Это неверно по той причине, что в современном человеческом обществе естественный отбор снизил свое значение, и социальное положение людей в большей степени определяется социальными условиями и воспитанием.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы взгляды на эволюцию живой природы К. Линнея, Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвина?
2. В чем сходство и различие эволюционного учения Ч. Дарвина и синтетической теории эволюции?
3. Охарактеризуйте факторы эволюции, названные Ч. Дарвином.
4. Охарактеризуйте факторы эволюции, используемые синтетической теорией эволюции.
5. Какие формы естественного отбора различают? Приведите примеры.
6. Как происходит видообразование?
7. Что такое дивергенция и конвергенция? Приведите примеры гомологичных и аналогичных органов.
8. Охарактеризуйте главные направления эволюции. Приведите примеры.
9. Охарактеризуйте главные пути эволюции. Приведите примеры.
10. Каковы доказательства эволюции органического мира?
11. Охарактеризуйте основные гипотезы происхождения жизни.
12. Назовите основные этапы развития органического мира на Земле. Приведите примеры основных ароморфозов.
13. Изложите взгляды Ч. Дарвина на происхождение человека.
14. Каковы основные этапы эволюции человека?
15. Назовите факторы антропогенеза.
16. Какие существуют расы современного человека?

ПЕРЕЧЕНЬ ЭКЗАМЕНАЦИОННЫХ ВОПРОСОВ

1. Биология – наука о живой природе. Связь биологии с другими науками.
2. Основные признаки и свойства живого.
3. Уровни организации живой материи. Проявления фундаментальных свойств живых систем на различных уровнях организации.
4. Элементный состав и основные химические соединения живого организма.
5. Белки, их структура и функции в живом организме.
6. Углеводы, их структура и функции в живом организме.
7. Липиды, их структура и роль в живом организме.
8. Нуклеиновые кислоты, их структура и функции.
9. ДНК как носитель наследственной информации.
10. РНК и ее роль в живом организме. Типы РНК.
11. Клеточная теория и ее значение для прогресса биологии.
12. Общий план строения клетки.
13. Две ступени развития клетки – клетка прокариот и клетка эукариот. Различие между ними.
14. Общий план строения клетки эукариот. Клетки растений и животных. Сходство и различие между ними.
15. Методы изучения клетки.
16. Цитоплазма как коллоидная и живая система.
17. Клеточные мембраны, их структура и функции.
18. Стенка растительных и прокариотических клеток.
19. Клеточное ядро, его структура и функции. Эквивалент ядра у прокариот.
20. Метафазные хромосомы. Кариотип и его основные характеристики. Кариотип человека.
21. Хромосомы политенные и типа ламповых щеток.
22. Рибосомы, их строение и функция. Ядрышко – специализированный пуф хромосомы.
23. Пластиды, их структура и функции. Типы пластид.
24. Митохондрии.
25. Сравнительная характеристика митохондрий и пластид как полуавтономных клеточных органоидов.
26. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи.
27. Вакуоли и включения.

28. Микрофиламенты и тубулярные структуры – немембранные компоненты клетки. Внутриклеточное движение.
29. Энергия. Источники энергии живых организмов.
30. Метаболизм. Обмен веществ и энергии между организмом и окружающей средой.
31. Автотрофный и гетеротрофный типы питания.
32. Сравнительная характеристика автотрофных и гетеротрофных организмов.
33. Ферменты как биокатализаторы.
34. Гормоны.
35. Фотосинтез. Образование органических веществ из неорганических и преобразование энергии при фотосинтезе.
36. Хемосинтез как автотрофный тип питания. Сходство и различие хемосинтеза и фотосинтеза.
37. Диссимиляция как источник энергии. Два типа диссимиляции – дыхание и брожение.
38. Дыхание.
39. Брожение. Сходство и различие между дыханием и брожением.
40. Гетеротрофная ассимиляция. Типы гетеротрофного питания.
41. Клеточный цикл. Митоз.
42. Мейоз (редукционное деление).
43. Бесполое и половое размножение.
44. Гаметогенез у растений.
45. Гаметогенез у животных.
46. Индивидуальное развитие организма (онтогенез).
47. Закономерности наследования признаков. Законы Г. Менделя.
48. Взаимодействие генов. Типы аллельного и неаллельного взаимодействия.
49. Виды изменчивости.
50. Наследственная изменчивость.
51. Типы мутаций и их характеристика.
52. Пол и сцепленное с полом наследование. Признаки, зависящие от пола. Хромосомная теория наследственности.
54. Хромосомные болезни человека.
55. Современные представления о гене как единице наследственной информации.
56. Синтез ДНК.
57. Генетический код и его основные характеристики.

58. Транскрипция.
59. Трансляция (биосинтез белка).
60. Основные теории происхождения жизни на Земле.
61. Основные этапы эволюции жизни на Земле.
62. Теории эволюции.
63. Теория происхождения видов Ч. Дарвина и ее значение для развития естествознания.
64. Развитие теории Ч. Дарвина на основе современных данных. Доказательства эволюции (сравнительная морфология, гомология, палеонтология, биогеография, экология, систематика).
65. Движущие силы эволюции. Естественный отбор и его ведущая роль в эволюции органического мира.
66. Современные представления о виде и популяции.
67. Основные факторы эволюции.
68. Направления эволюции. Прогрессивное и регрессивное развитие. Формы эволюции.
69. Система органического мира. Понятие о систематических (таксономических) категориях.
70. Вирусы – неклеточная форма жизни.
71. Прокариоты. Представители, роль в природе.
72. Грибы. Систематика. Способ питания. Значение для человека.
73. Растения. Классификация. Семенные растения как наиболее процветающие в мире растений. Значение растений для человека.
74. Животные. Классификация. Основные адаптационные приспособления позвоночных к жизни на суше. Значение животных для человека.
75. Происхождение и эволюционное развитие человека.

СПИСОК ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

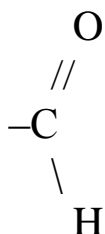
Биология (биос – жизнь, логос – учение) – наука, изучающая живые организмы.

Жизнь – а) способ существования белковых тел; б) живые тела, существующие на Земле – открытые, саморегулирующиеся системы, построенные из биополимеров – белков и нуклеиновых кислот; в) особая форма движения материи, качественно отличная от форм неорганического мира.

Химические основы живого

Аденин – азотистое основание, производное пурина, входит в состав нуклеотидов ДНК, РНК, АТФ, коферментов.

Альдоза – моносахарид, содержащий в своей молекуле альдегидную группу:



Аминокислоты – органические соединения, содержащие аминогруппу (NH₂) и карбоксильную группу (COOH); строительные блоки белков.

Амфотерность – способность аминокислот в нейтральных водных растворах существовать в виде биполярных ионов и проявлять свойства кислот и оснований.

Белки (протеины) – высокомолекулярные органические соединения, построенные из остатков аминокислот; выполняют многочисленные функции в строении и развитии живых организмов, в обмене веществ.

Биогенные элементы – химические элементы, входящие в состав живых организмов и необходимые для жизнедеятельности; важнейшие – кислород, углерод, водород, азот, кальций, калий, фосфор, магний, сера, хлор, натрий.

Воски – класс липидов; с химической точки зрения – сложные эфиры высших жирных кислот и высокомолекулярных длинноцепочечных спиртов с четным числом атомов углерода.

Гексозы – моносахариды с 6 атомами углерода (глюкоза, фруктоза, галактоза, манноза и др.).

Гептозы – моносахариды с 7 атомами углерода.

Гетерогенная ядерная РНК – фракция локализованных в ядре РНК, гетерогенных по размеру и близких по составу к ДНК.

Гликолипиды – сложные липиды, содержащие углеводный компонент.

Гликопротеиды – сложные белки, содержащие углеводный компонент.

Глицериды – эфиры высших жирных кислот и глицерина; основной структурный компонент жиров.

Гуанин – азотистое основание, производное пурина, входит в состав нуклеотидов ДНК и РНК.

Денатурация – утрата нативной (природной) конфигурации молекулами белков, нуклеиновых кислот и других биополимеров в результате нагревания или химической обработки; денатурированная молекула не способна выполнять свою обычную биологическую функцию.

Дипептид – органическое соединение, образующееся в результате объединения двух аминокислот пептидной связью.

Дисахариды – органические соединения, построенные из двух моносахаридных остатков, связанных гликозидной связью.

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота; полинуклеотид, обладающий функцией хранения генетической информации; в состав входят моносахарид дезоксирибоза, остаток фосфорной кислоты и четыре типа азотистых оснований (аденин, гуанин, цитозин, тимин).

Жирные кислоты – одноосновные карбоновые кислоты алифатического ряда, содержат карбоксильную группу (общая формула R-COOH).

Изомерия – а) структурная – обусловлена различным порядком связей между атомами или группами атомов в молекуле; б) пространственная – различным расположением атомов или групп атомов в пространстве при одинаковом порядке связей между ними.

Интрон – транскрибируемый участок гена или иРНК, который не содержит информацию.

Информосомы – частицы в клетках эукариот, состоящие из иРНК и белков.

Кетоза – моносахарид, содержащий в своей молекуле кетогруппу ($>C=O$).

Липиды – жироподобные, не растворимые в воде органические вещества; с химической точки зрения – сложные эфиры жирных кислот и спиртов.

Липопротеиды – сложные белки, содержащие липидный компонент.

Макроэлементы – химические элементы, широко распространенные в составе органического вещества (99,9%) и встречающиеся постоянно: водород, углерод, кислород, азот (органогенные элементы), фосфор, калий, кальций, сера, магний, натрий, хлор, железо.

Металлопротеиды – сложные протеиды, в состав которых входит металл.

Микроэлементы – химические элементы, встречающиеся в составе органического вещества в небольших количествах (0,1%), но необходимые для жизни и функционирования живых существ (почти вся таблица Менделеева); иногда выделяют группу ультрамикроэлементов, концентрация которых в организме не более 10^{-6} %.

Моносахариды – простые сахара, одна из основных групп углеводов.

Моноцистронная РНК – иРНК, кодирующая один белок.

Мукополисахариды – сложные органические вещества, состоящие из углеводов и белков.

Нуклеиновые кислоты – высокомолекулярные органические соединения, состоящие из нуклеотидов; ДНК и РНК.

Нуклеозиды – соединения, состоящие из остатков азотистого основания и углевода пентозы (рибозы или дезоксирибозы).

Нуклеопротеиды – сложные комплексы нуклеиновых кислот с белками.

Нуклеотид – структура нуклеиновой кислоты; состоит из азотистого основания (пуриновое и пиримидиновое), углевода (рибоза или дезоксирибоза) и остатка фосфорной кислоты.

Пентозы – моносахариды с 5 атомами углерода (рибоза, дезоксирибоза, ксилоза, арабиноза и др.).

Пептидная связь – тип связи, возникающий в результате взаимодействия аминогруппы ($-\text{NH}_2$) одной аминокислоты с карбоксильной группой ($-\text{COOH}$) другой аминокислоты.

Пептиды – органические соединения, состоящие из остатков аминокислот, соединенных пептидной связью; по числу аминокислотных остатков различают ди-, три-, тетрапептиды, и т.д., а также полипептиды.

Пиранозное кольцо – шестичленное углеродное кольцо, образующееся у гексоз, относящихся к альдозам, в результате соединения первого атома углерода с кислородом при пятом атоме углерода.

Пиримидиновые основания – группа органических веществ, производных гетероциклического азотистого основания пиримидина (цитозин, урацил, тимин); входят в состав нуклеиновых кислот.

Полинуклеотид – последовательность нуклеотидов, ковалентно связанных фосфодиэфирным мостиком 3'-положения пентозы одного нуклеотида с 5'-положением следующего за ним нуклеотида.

Полисахариды – высокомолекулярные углеводы, молекулы которых построены из моносахаридных остатков.

Полипептид – цепь аминокислот, соединенных пептидными связями.

Полицистронная РНК – иРНК, кодирующая несколько белков.

Протетическая группа – небелковый компонент сложных белков (протеидов).

Протеиды – сложные белки, содержащие небелковый компонент.

Протеины – см. Белки.

Процессинг – превращение первичного продукта транскрипции (иРНК) и трансляции (белка) в функционирующие молекулы.

Пуриновые основания – группа органических веществ, производных гетероциклического азотистого основания пурина (аденин и гуанин); входят в состав нуклеиновых кислот.

Ренатурация – способность денатурированной молекулы биополимера, не утратившей первичной структуры, восстанавливать нативную структуру.

РНК – рибонуклеиновая кислота; полинуклеотид, участвующий в реализации генетической информации; в состав входят моносахарид рибоза, остаток фосфорной кислоты и четыре типа оснований (аденин, гуанин, цитозин, урацил).

Сплайсинг – форма процессинга, в результате которой из молекулы иРНК вырезаются интроны.

Стероиды – органические полициклические соединения из группы липидов, построенные из пятиуглеродных строительных блоков (C_5H_8); относятся к классу изопренов, участвуют в регуляции процессов жизнедеятельности.

Терпены – органические соединения из группы липидов, относящиеся к подклассу изопреноидов, сходные по строению со стероидами.

Тетрозы – моносахариды, состоящие из 3 атомов углерода.

Тимин – азотистое основание, производное пиримидина; входит в состав нуклеотидов ДНК.

Триозы – моносахариды, состоящие из 3 атомов углерода.

Углеводы – органические соединения (сахара) с общей формулой $C_x(H_2O)_y$; обязательный компонент всех живых организмов.

Урацил – азотистое основание, производное пиримидина, входит в состав нуклеотидов РНК.

Фосфодиэфирная связь – фосфодиэфирный мостик между 3'-атомом углерода одного нуклеотида и 5 атомами углерода следующего за ним нуклеотида.

Фосфолипиды – сложные липиды, содержащие фосфатную группу.

Фосфопротеиды – сложные белки, содержащие фосфатную группу.

Фуранозное кольцо – пятичленное углеродное кольцо у пентоз, когда первый атом углерода соединен с кислородом при четвертом атоме углерода.

Хромопротеиды – сложные белки, содержащие пигментную группу.

Цитозин – азотистое основание, производное пиримидина, входит в состав нуклеотидов ДНК и РНК.

Экзон – кодирующие (несущие информацию) участки гена или иРНК.

Клетка – структурная единица живого

Амилопласты – бесцветные пластиды растительной клетки из группы лейкопластов, в которых синтезируется и накапливается крахмал.

Аппарат (комплекс) Гольджи – органоид эукариотической клетки, участвующий в формировании продуктов ее жизнедеятельности; производное эндоплазматического ретикулума.

Базальное тельце (кинетосома, блефаробласт) – внутриклеточная структура в основании ресничек и жгутиков одноклеточных водорослей и простейших; служит для них опорой.

Вакуоль – полость в цитоплазме, ограниченная однослойной мембраной и заполненная резервным питательным материалом или продуктами жизнедеятельности; производное эндоплазматического ретикулума.

Вирусы – неклеточные формы жизни, способные проникать в живые клетки и размножаться только внутри клеток.

Вторичная перетяжка – нецентромерная перетяжка, в области которой часто локализован ядрышковый организатор.

Гаплоидные клетки – клетки, содержащие одинарный набор хромосом (n).

Гетерохроматин – участки хроматина, находящиеся в конденсированном (плотно упакованном) состоянии в течение всего клеточного цикла. Интенсивно окрашивается ядерными красителями.

Гистоны – небольшие белки, богатые основными аминокислотами (лизин и аргинин).

Гликоген – разветвленный полисахарид, построенный из молекул глюкозы, является энергетическим резервом многих живых организмов.

Гликокаликс – наружный слой клетки животных, состоящий из полисахаридов и белков.

Диктиосома – структурно-функциональная единица комплекса Гольджи.

Диплоидные клетки – клетки с двойным набором хромосом ($2n$).

Кариоплазма (нуклеоплазма, ядерный сок) – гомогенное вещество, заполняющее пространство между структурами клеточного ядра.

Кариотип – хромосомный набор, типичный для особи или вида; характеризуется определенным числом и морфологией хромосом.

Кинетохор – структура в центромере хромосомы, к которой прикрепляются нити веретена при делении.

Клетка – основная структурно-функциональная единица всего живого.

Клетка прокариотическая – не обладает четко оформленным ядром с оболочкой и типичными хромосомным аппаратом.

Клетка эукариотическая – имеет четко оформленное и обладающее оболочкой ядро.

Компартменты – пространства, разграниченные мембранами, в которых одновременно происходят различные метаболические реакции.

Кутин – воскоподобное вещество, выделяемое клетками эпидермиса растений и откладывающееся на поверхности клеточной оболочки.

Лейкопласты – бесцветные пластиды в растительной клетке; встречаются в запасующих тканях, подземных частях.

Лизосомы – клеточные органоиды, содержат набор гидролитических ферментов, участвуют в процессе внутриклеточного переваривания.

Матрикс – основное гомогенное или тонкозернистое полужидкое вещество клетки, заполняющее промежутки между клеточными структурами.

Мезосомы – мембранные структуры у прокариот, образующиеся путем впячивания внутрь плазматической мембраны.

Микротрубочки – полые цилиндрические структуры клеток эукариот; образуют сеть в цитоплазме, веретено деления, жгутики и реснички.

Микрофиламенты – нити белков в цитоплазме клеток эукариот; участвуют в движении цитоплазмы.

Митохондрии – органоиды эукариотических клеток, обеспечивающие клетки энергией.

Муреиновый мешок – клеточная стенка бактерий, состоящая из полисахарида-полипептида муреина.

Нуклеоид – ДНК-содержащая зона клеток прокариот, несет наследственную информацию.

Нуклеоплазма – см. **Кариоплазма**.

Перинуклеарное пространство – пространство между двумя оболочками клеточного ядра.

Перимитохондриальное пространство – пространство между двумя оболочками митохондрии.

Перипластидное пространство – пространство между двумя оболочками пластиды.

Пиноцитоз – захват и поглощение жидкости клеточной поверхностью.

Пероксисомы (микротельца) – небольшие вакуоли эукариотических клеток, одетые однослойной мембраной; содержат окислительные ферменты.

Плазмалемма (плазматическая мембрана, клеточная мембрана) – представляет собой два слоя липидов между двумя слоями

белка; является избирательно проницаемым барьером, регулирующим обмен между клеткой и средой.

Плазмодесма – тонкая цитоплазматическая нить, связывающая цитоплазму двух соседних клеток через поры в клеточной стенке растений.

Пластиды – энергетические органоиды растительных клеток.

Полиплоидные клетки – клетки с кратно увеличенным (3 и более раз) набором хромосом.

Полисома (полирибосома) – комплекс из 5-70 рибосом, связанных одной молекулой иРНК.

Политенные хромосомы (политения) – многонитчатые гигантские хромосомы, ДНК которых многократно удвоена.

Протопласт – содержимое растительной клетки, состоящее из клеточной мембраны, цитоплазмы с органоидами и ядра.

Рибосомы – внутриклеточные частицы, состоящие из рибосомной РНК, белков; участвуют в процессе биосинтеза белка.

Сведберг (S) – единица измерения скорости оседания частицы при центрифугировании: чем выше масса, тем больше скорость седиментации.

Секвенирование – идентификация и запись по порядку последовательностей нуклеотидов в геноме.

Срединная пластинка – тонкий слой пектиновых веществ, скрепляющий между собой клеточные стенки соседних клеток растений.

Спутник – небольшой хромосомный фрагмент, расположенный дистально от вторичной перетяжки.

Сферосомы – клеточные гранулы, содержащие липиды и белки.

Теломера – концевой участок хромосомы, играющий роль в ее целостности.

Тилакоиды – основные элементы мембранной фотосинтезирующей системы хлоропластов.

Тонопласт – однослойная мембрана, окружающая вакуоль.

Тубулин – белок, входящий в состав микротрубочек.

Фагоцитоз – захват и поглощение твердых частиц одноклеточными организмами и определенными клетками.

Хитин – опорный полисахарид беспозвоночных и компонент клеточной стенки грибов.

Хлоропласты – пластиды, содержащие зеленый пигмент хлорофилл; выполняют функцию фотосинтеза.

Хроматин – нуклеопротеидные нити, составляющие основу хромосом.

Хромопласты – пластиды, содержащие желтые и красные пигменты-каротиноиды.

Хромосома – самовоспроизводящийся структурный элемент ядра клетки; состоит из ДНК и белков; несет генетическую информацию.

Хромосомы типа «ламповые щетки» – гигантские хромосомы в ооцитах позвоночных, имеют специфическую структуру.

Центриоли – цилиндрические структуры, образующие клеточный центр животных клеток; определяют ориентацию веретена деления.

Центромера – участок хромосомы, удерживающий вместе две ее хроматиды; место прикрепления нитей веретена во время деления.

Цитоплазма – внутреннее содержимое клетки.

Экзоцитоз – освобождение содержимого пузырьков с твердыми и растворенными веществами и выведение их из клетки.

Эктоплазма – наружный плотный слой цитоплазмы клетки.

Эндомембраны – система внутренних мембран клетки.

Эндоплазма – внутренний слой цитоплазмы клетки.

Эндоплазматический ретикулум – сеть мембран эукариотической клетки.

Эндоцитоз – образование пузырьков путем впячивания плазматической мембраны при поглощении твердых и растворенных веществ.

Эргастоплазма – плотные слои эндоплазматического ретикулума.

Эухроматин – деспирализованный хроматин, генетически активная ДНК.

Ядерная оболочка – структура, отграничивающая ядро клеток эукариот от цитоплазмы.

Ядро – часть клетки, окруженная двумя мембранными оболочками; управляет жизнедеятельностью клетки, несет и передает генетическую информацию.

Ядрышки – мелкие плотные тельца, находящиеся в клеточном ядре; ответственны за синтез рРНК.

Обмен веществ и энергии

Абсцизовая кислота – гормон растений из группы изопреноидов; индуцирует и увеличивает период покоя.

Автотрофные организмы – организмы, синтезирующие органическое вещество из неорганических соединений с использованием энергии Солнца (фототрофные) или энергии, освобождающейся при химических реакциях (хемотрофные).

Активный центр фермента – часть молекулы фермента, ответственная за присоединение и превращение субстрата; образуется определенной, специфической для каждого фермента группой аминокислот в белковой молекуле.

Анаболизм (ассимиляция) – совокупность химических процессов в живом организме, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей.

Анаэробы (анаэробные организмы) – организмы, способные жить и развиваться в бескислородной среде.

Апофермент – белковый компонент сложных ферментов.

Ассимиляция – см. **Анаболизм**.

АДФ – аденозиндифосфат, нуклеотид, молекула которого содержит аденин, сахар рибозу и две фосфатные группы; выполняет роль переносчика и аккумулятора химической энергии.

АМФ – аденозинмонофосфат, нуклеотид, молекула которого содержит аденин, сахар рибозу и одну фосфатную группу.

АТФ – аденозинтрифосфат, нуклеотид, молекула которого содержит аденин, сахар рибозу и три фосфатные группы.

Ауксины – регуляторы роста (гормоны) растений, производные индола.

Ацетил-кофермент А – ацетилированная форма кофермента А; играет важнейшую роль в цикле трикарбоновых кислот, в процессе синтеза жирных кислот и т.д.

Аэробы – организмы, способные жить и развиваться только при наличии в среде свободного кислорода.

Биокатализаторы – ферменты, белковые катализаторы химических реакций в живом организме.

Брожение – анаэробный процесс расщепления субстрата до конечного низкомолекулярного органического продукта, еще богатого энергией.

Гетеротрофы – организмы, использующие для питания только органические вещества.

Гиббереллины – гормоны растений из группы дитерпеноидных кислот; влияют на увеличение размеров клеток и их дифференциацию.

Гидролазы – класс ферментов, катализирующих реакции гидролиза – расщепления органических соединений с присоединением по местам разрывов молекул воды.

Гликолиз – ферментативный анаэробный процесс расщепления углеводов до молочной кислоты.

Голозойный тип питания – питание посредством захвата твердых пищевых частиц внутрь тела организма.

Гормоны – биологически активные вещества, вырабатываемые специальными клетками, тканями или органами; служат регуляторами процессов жизнедеятельности.

Диссимиляция (катаболизм) – совокупность ферментативных реакций в организме, направленных на расщепление сложных органических молекул с освобождением энергии.

Дыхание – расщепление органических веществ путем их окисления с освобождением энергии.

Изомеразы – класс ферментов, катализирующих внутримолекулярные реакции перестройки органических соединений.

Изопреноиды – природные соединения из группы липидов (терпеноиды).

Кальвина цикл (C₃-путь) – цепь промежуточных соединений в темновых реакциях фотосинтеза, по которой передается фиксированный углерод.

Катаболизм – см. Диссимиляция.

Кофакторы – соединения небелковой природы, необходимые для проявления активности ферментов.

Коферменты – органические соединения небелковой природы, входящие в состав активных центров некоторых ферментов; образуют активный комплекс (холофермент).

Кребса цикл – цикл трикарбоновых кислот – ферментативный процесс полного окисления в организме уксусной кислоты до углекислого газа и воды.

Лиазы – класс ферментов, катализирующих реакции негидролитического отщепления от молекул группы атомов с образованием двойной связи, а также обратное их присоединение по двойной связи.

Лигазы – класс ферментов, катализирующих присоединение друг к другу двух различных молекул с использованием энергии АТФ.

Метаболизм – обмен веществ, совокупность химических реакций в клетках, связанных с синтезом и распадом органических соединений (катаболические и анаболические реакции).

Миксотрофы – организмы, способные сочетать различные типы питания (например, авто- и гетеротрофный, окислять органические и неорганические вещества).

НАД (НАДФ) – никотинамидадениндинуклеотид (фосфат) – кофермент, состоящий из никотинамида рибозы, фосфата и аденин-нуклеотида; является акцептором электронов и атомов водорода в окислительных реакциях, протекающих в клетке.

Нейросекреция – выработка и выделение гормонов нервными клетками.

Оксидоредуктазы – класс ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции путем переноса электронов и протонов.

Осморегуляция – физико-химические процессы, поддерживающие давление жидкости внутри тела (клетки).

Осмоз – диффузия воды через полупроницаемую мембрану из меньшей концентрации раствора в большую.

Осмотический тип питания (голофитный) – поглощение растворенных питательных веществ всей поверхностью клетки.

Паразитический тип питания – питание соками или тканями тела других организмов.

Питание – процесс приобретения живыми организмами вещества и энергии.

Регуляторы роста (гормоны растений) – координируют физиологические процессы у растений: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен.

Сапрофитный (осмотрофный) тип питания – питание растворенным органическим веществом, образующимся при разложении тел или продуктов жизнедеятельности организмов.

Симбиоз – различные формы совместного существования организмов.

Субстрат – вещество, на которое действует фермент.

Трансферазы – класс ферментов, катализирующих реакции переноса групп атомов от молекулы одного вещества (донора) на молекулу другого вещества (акцептора).

Тургор – упругость клетки, ткани и органа вследствие давления содержимого клетки на их эластичные стенки.

Ферменты – биологические катализаторы; специфические белки, катализирующие химические реакции в клетке, направляющие и регулирующие обмен веществ.

Фосфорилирование – образование фосфатного производного биологической молекулы в результате ферментативного переноса фосфатной группы от АТФ.

Фотолиз – реакция расщепления химических соединений с использованием энергии света.

Фотосинтез – превращение зелеными растениями и фотосинтезирующими бактериями энергии солнца в энергию химических связей органических веществ.

Холофермент – комплекс из апофермента и кофермента в сложных ферментах.

Хемосинтез – тип питания, основанный на усвоении CO_2 за счет окисления неорганических соединений; встречается у бактерий.

Цитокинины – гормоны растений, производные 6-аминопурина; индуцируют деление клеток и дифференцировку тканей.

Энтропия – уменьшение свободной энергии и повышение части внутренней энергии системы, которая является мерой степени ее неупорядоченности.

Цитологические основы размножения. Онтогенез

Агамогония – бесполое размножение, осуществляемое делением, почкованием и т.д.

Акросома – органелла спермия, расположенная на вершине головки; способствует проникновению спермия в яйцеклетку.

Амитоз – прямое деление ядра и клетки без образования фигур деления.

Амфимиксис (кариогамия) – процесс слияния ядер мужской и женской половых клеток с образованием ядра зиготы при оплодотворении.

Анафаза – стадия митоза или мейоза, когда сестринские хроматиды (в митозе) или хромосомы (в мейозе) расходятся к полюсам клетки.

Анизогамия – тип полового процесса, при котором сливающиеся половые клетки различаются по морфологии, размерам и поведению; более крупные считаются женскими гаметам, более мелкие – мужскими.

Бесполое размножение – различные способы размножения без полового процесса и участия половых клеток.

Бластодерма – многоядерная стадия эмбриогенеза, возникает в результате деления ядер без деления цитоплазмы зиготы.

Бластомеры – клетки, полученные в результате первых делений зиготы у многоклеточных животных.

Бластопор – первичный рот в эмбриональном развитии многоклеточных животных.

Бластоцель – первичная полость у бластулы.

Бластула – полая шарообразная стадия эмбрионального развития.

Вегетативное размножение – образование новых особей из частей родительской; один из способов бесполого размножения.

Гаметогенез – ряд последовательных митотических и мейотических делений, в результате которых образуются зрелые мужские (при сперматогенезе) и женские (при оогенезе) половые клетки (гаметы).

Гаметы – половые клетки с гаплоидным набором хромосом; женские гаметы – яйцеклетки, мужские – сперматозоиды (спермии).

Гаметогамия – слияние двух морфологически различных гамет.

Гастрюла – чашеобразный зародыш, образующийся из бластулы; состоит из двух слоев (зародышевых листков): эктодермы (наружного) и энтодермы (внутреннего).

Гастрюляция – образование гастрюлы; может идти несколькими путями: инвагинация – впячивание бластодермы, эпиволия – обростание, деламинация – расслоение, иммиграция клеток.

Гермафродит – обоеполый организм, у которого образуются и мужские, и женские половые клетки.

Гермафродитизм – наличие у особи признаков мужского и женского пола.

Гологамия – тип полового процесса, при котором сливаются две морфологически неразличимые клетки (особи).

Двойное оплодотворение – тип полового процесса у покрытосеменных растений: один спермий пыльцевого зерна оплодотворяет яйцеклетку (образуется зигота), второй сливается с диплоидным центральным ядром зародышевого мешка и дает начало триплоидному эндосперму.

Детерминация – определение пути дифференцировки клеток; она генетически запрограммирована и определяется воздействием соседних клеток, гормонов, влиянием внешней среды.

Диакинез – заключительная стадия профазы I мейоза, в которой хромосомы максимально укорачиваются, биваленты обособляются и размещаются на периферии клеточного ядра.

Диплотена (диплонема) – четвертый этап профазы I мейоза, в котором происходит взаимное отталкивание гомологичных хромосом.

Дробление – процесс деления зиготы на бластомеры, заканчивающийся образованием морулы или бластулы.

Зародышевый мешок – центральная часть семяпочки покрытосеменных растений, в которой развивается яйцеклетка и происходит оплодотворение.

Зигота – оплодотворенное яйцо, диплоидная клетка, образующаяся в результате слияния гамет (оплодотворения).

Зиготена (зигонема) – второй этап профазы I мейоза, в которой происходят сближение и конъюгация гомологичных хромосом, их объединение в биваленты.

Изогаметы – гаметы, одинаковые по морфологии, размерам и строению.

Изогамия – оплодотворение путем слияния внешне одинаковых гамет.

Интеркинез – период между первым и вторым делениями мейоза.

Интерфаза – фаза клеточного цикла между митотическими делениями клетки; фаза роста клетки и синтеза органических веществ, репликации ДНК.

Кариогамия – см. Амфимиксис.

Кариокинез – см. Митоз.

Клеточный цикл (жизненный цикл клетки) – цикл развития клетки, период между двумя ее делениями или между делением и смертью.

Клон – генетически однородное потомство организма, образовавшееся путем бесполого размножения.

Клонирование – система методов для получения клонов.

Конъюгация хромосом (синапсис) – сближение гомологичных хромосом в профазе I мейоза и образование бивалентов.

Кроссинговер – обмен участками гомологичных хромосом в профазе I мейоза в результате разрыва хроматид и соединения их в новом порядке.

Лептотена (лептонема) – начальный этап профазы I мейоза, в котором начинается укорочение хромосом.

Мегагаметогенез – развитие мегаспоры в женский гаметофит (зародышевый мешок).

Мегаспорогенез – процесс формирования мегаспоры в семяпочке (мегаспорангии).

Мезодерма – третий зародышевый листок, который находится между экто- и энтодермой.

Мейоз – процесс деления клеток генеративной ткани, в результате которого образуются половые клетки (гаметы) с гаплоидным числом хромосом.

Метаморфоз – преобразование организма из личинки во взрослую особь.

Метафаза – стадия митоза или мейоза, в которой хромосомы размещаются на экваторе, центромерами прикрепляются к нитям веретена деления.

Микрогаметогенез – процесс развития микроспоры в мужской гаметофит – зрелое пыльцевое зерно.

Микроспора – мужская генеративная клетка высших растений.

Микроспорангий – многоклеточный орган высших растений, в котором развиваются микроспоры.

Микроспорогенез – процесс образования пыльцы – микроспор – в пыльцевых мешках (микроспорангиях).

Митоз (кариокинез) – не прямое деление ядра надвое с равномерным распределением генетического материала.

Митотический аппарат – комплекс клеточных органелл, обеспечивающих движение хромосом в митозе; включает центриоли и нити веретена у животных клеток, которые прикрепляются к хромосомам.

Моноцитогенный тип бесполого размножения – размножение с помощью одной клетки.

Оогамия – тип полового процесса, при котором в оплодотворении участвуют яйцеклетки и сперматозоиды; частный случай анизогамии.

О(в)огенез – процесс дифференцировки клеток, приводящий к образованию зрелой яйцеклетки.

О(в)огонии – женские половые клетки, образующиеся из первичных половых клеток.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйца до конца жизни особи (при партеногенезе – от неоплодотворенного яйца, при вегетативном размножении – от части материнского организма).

Оплодотворение – процесс слияния мужской и женской половых клеток.

Органогенез – образование зачатков органов и их дифференцировка в ходе онтогенеза многоклеточных организмов.

Партеногенез – развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки без участия сперматозоидов.

Пахитена (пахитена) – третий этап профазы I мейоза, в которой происходит кроссинговер.

Плазмогамия – слияние цитоплазмы двух половых клеток (мужской и женской) при оплодотворении.

Полицитогенный тип бесполого размножения – размножение с помощью группы специальных клеток.

Полиэмбриония – развитие нескольких зародышей из одной зиготы.

Половое размножение – развитие новой особи из зиготы, образовавшейся при слиянии женской и мужской половых клеток (оплодотворение).

Половой диморфизм – различия между самцами и самками во внешнем и внутреннем строении, размерах, поведении.

Полярные (направительные) тельца – клетки, которые образуются вместе с ооцитами II порядка и яйцеклеткой в фазе созревания гаметогенеза; они не играют роли в оогенезе и впоследствии разрушаются.

Почкование – один из способов вегетативного размножения.

Профаза – первая стадия митоза и мейоза, в которой хромосомы спирализуются, и их можно рассмотреть под микроскопом.

Размножение – способность живых организмов воспроизводить себе подобных, обеспечивая непрерывность и преемственность жизни.

Сегрегация – распределение удвоенной ДНК между дочерними ядрами после репликации; у эукариот происходит во время митоза и мейоза, у бактерий – при делении клетки.

Синапсис – см. **Конъюгация хромосом.**

Сингамия – слияние ядер двух половых клеток – яйцеклетки и спермия.

Синцитий – крупные многоядерные или полиплоидные клетки, которые появляются в митозах с задержкой цитокинеза.

Сперматогенез – процесс превращения диплоидных первичных половых клеток самцов в гаплоидные сперматозоиды.

Сперматогоний – диплоидная мужская половая клетка, претерпевающая ряд митотических делений на первом этапе сперматогенеза.

Сперматίδα – гаплоидная клетка, образующаяся в результате II деления мейоза у самцов.

Сперматозоид (спермий) – зрелая мужская половая клетка, участвующая в процессе оплодотворения.

Спермиогенез – заключительный этап сперматогенеза, процесс превращение сперматид в сперматозоиды.

Спорообразование – а) образование специализированных клеток для бесполого размножения (спор) у грибов и растений; б) образование покоящейся формы клеток бактерий, устойчивых к неблагоприятным воздействиям окружающей среды; в) образование спор у простейших, окруженных плотной оболочкой, служащих для распространения и пережидания неблагоприятных условий.

Телофаза – заключительная стадия клеточного деления (митоза или мейоза), формирования дочерних ядер, деления цитоплазмы.

Тотипотентность – свойство клеток реализовывать генетическую информацию ядра и обеспечивать генетическую дифференцировку и развитие до целого организма.

Фаза размножения – фаза гаметогенеза, в которой происходят многократные митотические деления клеток, приводящие к образованию сперматогоний или оогоний.

Фаза роста – фаза гаметогенеза, в которой происходят увеличение размеров сперматогоний и оогоний и образование ооцитов или сперматоцитов I порядка.

Фаза созревания – фаза гаметогенеза, в которой происходит первое и второе деление мейоза с образованием гаплоидных клеток и формированием гамет.

Хиазмы – X-образное расположение хромосом в профазе I мейоза.

Цикл полового размножения – смена ядерной фазы с двойным набором хромосом (диплофаза) на фазу ядер с одинарным набором хромосом (гаплофаза).

Цитокинез – процесс деления цитоплазмы при образовании двух дочерних клеток.

Целом – вторичная полость тела, пространство между стенкой тела и внутренними органами у многоклеточных животных; развивается из мезодермы.

Шизогония – бесполое размножение путем деления тела на большое количество дочерних особей-мерозоитов.

Эктодерма – наружный зародышевый слой многоклеточных животных.

Эмбрион – организм на ранней стадии развития.

Эндомитоз – увеличение числа хромосом внутри ядерной оболочки и без образования веретена деления.

Эндосперм – питательная ткань семени.

Энтодерма – внутренний зародышевый слой многоклеточных животных.

Яйцеклетка – зрелая женская половая клетка.

Наследственность и изменчивость.

Механизмы реализации генетической информации

Аберрации хромосомные – хромосомные перестройки, хромосомные мутации.

Аллель – один из пары или серии альтернативных форм одного и того же гена, определяющий возможность развития конкретного варианта признака.

Аминоацильный участок – участок большой субчастицы рибосомы, где размещается аминоацил-тРНК, несущая определенную аминокислоту.

Аминоацил-тРНК – молекула тРНК, ковалентно связанная с аминокислотой посредством ацильной связи.

Аминоацил-тРНК-синтетаза – фермент, катализирующий активацию аминокислот и образование молекул аминоацил-тРНК.

Амплификация – многократная репликация (сверхрепликация) определенных генов.

Анализирующее скрещивание – скрещивание особи с доминантным фенотипом, но неизвестным генотипом и рецессивной гомозиготой.

Анеуплоидия – наследственное изменение, заключающееся в утрате или добавлении одной или нескольких хромосом.

Антикодон – участок молекулы транспортной РНК, состоящий из трех нуклеотидов, комплементарно связывающийся с кодоном иРНК, что обеспечивает правильную расстановку каждой аминокислоты при синтезе белка.

Аутосома – любая хромосома, не являющаяся половой.

Аутосомное наследование – независимое от пола наследование признака.

Биосинтез – образование сложных органических соединений из более простых при помощи ферментов; информация для них записана в ДНК.

Биосинтез белка – процесс синтеза белка; состоит из двух этапов: транскрипции и трансляции.

Возвратное скрещивание (бекросс) – скрещивание потомка с одним из родителей.

Гемизиготные гены – гены, представленные в организме в одном экземпляре (например, в X-хромосоме).

Ген – структурно-функциональная единица наследственного материала, участок ДНК или РНК (у вирусов); определяет возможность развития отдельного признака или является регулятором.

Генетическая карта хромосом – схема относительного расположения генов в данной группе сцепления.

Генетический код – система записи генетической информации о синтезе белков в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов.

Генные мутации – изменение отдельных генов или нуклеотидов; приводят к появлению новых аллелей.

Геном – совокупность генов в гаплоидном наборе хромосом.

Геномные мутации – добавление или утрата одной, двух, нескольких хромосом набора или полного набора.

Генотип – совокупность генов данного организма.

Генофонд – совокупность генов одной популяции или вида.

Гены аллельные – гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом.

Гены главные (основного действия) – гены, которые обуславливают развитие менделирующих признаков.

Гены кодоминантные – аллели, каждый из которых проявляет свои свойства независимо от другого в гетерозиготах.

Гены комплементарные – неаллельные гены, соединение которых в одном генотипе влечет развитие новых признаков.

Гены-модификаторы (гены дополнительные) – гены, которые сами не определяют развитие признака, но модифицируют признаки, обусловленные генами основного действия, усиливают или ослабляют их.

Гены-мутаторы – гены, которые увеличивают мутабельность и скорость мутирования других генов.

Гены полимерные – неаллельные гены, действующие одинаковым образом и в совокупности на один и тот же признак.

Гены регуляторные (функциональные) – информацию о белке не несут, регулируют генетические процессы в клетке.

Гены структурные – гены, несущие информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле.

Гетерогаметный пол – пол, у которого в процессе мейоза образуется два типа гамет, различающихся по составу половых хромосом (X и Y).

Гетерозиготность – содержание в клетке разных аллелей одного гена (Aa).

Гетерокарион – клетка, содержащая два и более генетически различных ядра.

Гибрид – организм, полученный в результате скрещивания генетически разнородных родительских форм.

Гибридизация – скрещивание генетически разнородных родительских форм (видов, пород, линий и т.д.)

Гомогаметный пол – пол, у которого в процессе мейоза образуется один тип гамет с одинаковым составом половых хромосом (X).

Гомозиготность – содержание в клетке одинаковых аллелей одного гена.

Группы сцепления – группа генов, расположенных в одной хромосоме.

Делеция (нехватка) – тип хромосомной перестройки, в результате которой выпадает участок генетического материала.

Дигибридное скрещивание – скрещивание организмов, отличающихся по двум парам альтернативных признаков.

ДНК-полимераза – фермент, ведущий синтез ДНК; связывает большое число субъединиц в одну единицу.

Доминантность – эффект проявления у гибридов одного из двух контрастных признаков.

Дупликация – тип хромосомной перестройки, в результате которой происходит удвоение участка хромосомы.

Закон Менделя первый – закон единообразия гибридов первого поколения; при скрещивании гомозиготных родителей, потомки первого поколения одинаковы.

Закон Менделя второй – закон расщепления или чистоты гамет; во втором поколении происходит расщепление 3:1.

Закон Менделя третий – закон независимого распределения; аллели каждого гена распределяются в потомстве независимо от аллелей других генов.

Изменчивость – различия между особями одного вида.

Инверсия – тип хромосомной перестройки, которая заключается в повороте хромосомы на 180° .

Инициация – начало синтеза белка или репликации ДНК.

Инсерционные последовательности (IS-элементы) – сегменты ДНК, способные к перемещению из одного генома в другой и в пределах одного генома.

Интерсекс – особь у двуполого в норме вида, у которой первичные или вторичные половые признаки частично соответствуют одному полу, частично – противоположному.

Кодоминирование – тип взаимодействия аллельных генов, при котором каждый из аллелей проявляет свое действие в фенотипе гетерозиготы.

Комбинативная изменчивость – возникновение новых признаков в результате независимого распределения хромосом, кроссинговера и рекомбинации генов.

Комплементарность – взаимодействие неаллельных генов, которые раздельно не проявляют своего действия, но совместно обуславливают появление нового признака.

Конъюгация – а) половой процесс у бактерий, одноклеточных грибов и водорослей с целью обмена наследственным материалом; б) сближение гомологичных хромосом при мейозе, при котором возможен взаимный обмен отдельными участками.

Множественный аллелизм – различное состояние одного и того же гена, обусловленное мутациями.

Моногибридное скрещивание – скрещивание, при котором родительские формы различаются по одной паре альтернативных признаков.

Мутагены – вещества или излучения, способные повысить частоту мутаций.

Мутант – а) организм, измененный в результате мутации; б) организм, несущий мутантный аллель.

Мутации – наследственные изменения, которые приводят к уменьшению или увеличению количества генетического материала, изменению наследственных свойств организма.

Мутационная изменчивость – изменение генотипа, происходящее на основе мутаций.

Наследование, зависимое от пола – наследование, характер доминирования признаков которого зависит от пола; один и тот же аллель доминантен у одного пола и рецессивен у другого.

Наследование, сцепленное с полом – наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах.

Наследственная изменчивость (генотипическая) – изменения генотипа, которые закрепляются в ряду поколений.

Наследственность – свойство родителей передавать свои признаки и особенности развития следующему поколению.

Ненаследственная изменчивость (фенотипическая) – эволюционно закрепленные адаптивные реакции организма на изменения условий внешней среды при неизменном генотипе.

Неполное доминирование – гибриды первого поколения имеют промежуточные признаки.

Новообразование – разные комбинации двух пар генов дают четыре разных признака.

Нонсенс-мутации – возникновение бессмысленных кодонов.

Норма реакции – диапазон изменчивости; возможность формирования признаков на основе данного генотипа в определенных условиях среды.

Нуклеазы – ферменты, катализирующие реакцию гидролиза фосфодиэфирных связей полинуклеотидных цепей.

Обратная транскрипция – процесс переноса генетической информации с РНК на ДНК (встречается у РНК-содержащих вирусов)

Обратные мутации (супрессорные) – изменения генов от мутантного состояния к дикому.

Оператор – участок ДНК, узнаваемый определенными белками и регулирующий транскрипцию.

Определение пола зиготическое – пол определяется в момент оплодотворения.

Определение пола постзиготическое – пол определяется после оплодотворения.

Определение пола презиготическое – пол определяется до оплодотворения.

Палиндромная последовательность – последовательность нуклеотидов, которая одинаково читается в обоих направлениях.

Пенетрантность – способность гена проявляться в фенотипе (частота или вероятность фенотипического проявления гена).

Пептидильный участок – область большой субчастицы рибосомы, где происходит связывание аминокислот в полипептид.

Плаزمид – внехромосомный генетический элемент, способный существовать автономно; может переходить из одной клетки в другую.

Плазмон – совокупность генов внеядерной ДНК.

Плейотропия – формирование разных признаков под влиянием одного гена.

Повторяющиеся последовательности (повторы) – последовательности ДНК, повторяющиеся многократно.

Полимерия – взаимодействие нескольких неаллельных генов при формировании количественных признаков.

Половой процесс – объединение в наследственном материале потомка генетической информации от двух родителей.

Полуконсервативная репликация – способ удвоения молекул ДНК, при котором каждая вновь образованная молекула содержит одну старую и одну новую полинуклеотидные цепи.

Последовательности «кроличьи уши» – палиндромные последовательности, которые являются терминаторами репликации.

Признаки, сцепленные с полом – признаки, которые определяются генами, находящимися в половых хромосомах.

Признаки, зависимые от пола – признаки, определяемые генами, находящимися в аутосомах, но по-разному проявляющиеся у самцов и самок.

Промотор – участок ДНК, который указывает место начала транскрипции.

Прямые мутации – мутации генов от состояния дикого вида к новому состоянию.

Псевдогены – неактивные гены, возникшие в результате мутаций в ранее работающем гене.

Расщепление – появление в потомстве гибрида особей различного генотипа и различного фенотипа.

Рекомбинация – появление новых сочетаний генов, ведущее к новым комбинациям признаков у потомства.

Репаративный синтез – синтез поврежденной части молекулы ДНК.

Репликативная вилка – область расхождения молекул ДНК в зоне репликации.

Репликация (редупликация) – самоудвоение молекулы ДНК.

Репликон – сегмент ДНК, способный реплицироваться за один раз.

Рестриктазы – ферменты, расщепляющие молекулу ДНК в строго специфических местах.

Рецессивность – отсутствие фенотипического проявления одного аллеля у гетерозиготной особи.

РНК-полимераза – фермент, ведущий синтез РНК на ДНК-матрице.

Сателлитная ДНК – ДНК, которая содержит последовательности, повторяющиеся 10^5 - 10^6 раз (высокоповторяющиеся последовательности).

Синдром – сочетание признаков (симптомов), характеризующее определенное болезненное состояние организма.

Синкарион – диплоидное ядро, образуемое при слиянии двух генетически различных ядер.

Системные мутации – вызывают изменения архитектоники интерфазного ядра за счет пространственной реорганизации интерфазных хромосом.

Спейсер – не кодирующий участок между структурными генами.

Стартовый кодон – кодон в молекуле мРНК, определяющий начало синтеза молекулы белка.

Стартовый метионин – аминокислота, с которой начинается синтез белковой молекулы.

Супрессоры – гены, подавляющие при эпистазе действие других генов.

Сцепление – совместное наследование генов, ограничивающее их свободное комбинирование.

Терминатор – последовательность ДНК, ответственная за прекращение транскрипции.

Терминаторный кодон – кодон в молекуле мРНК, определяющий конец синтеза белка.

Терминация – остановка синтеза белка или репликации ДНК.

Транскриптон – единица транскрипции.

Транскрипция – биосинтез молекул РНК на матрице ДНК, при котором последовательность нуклеотидов ДНК «переписывается» в нуклеотидную последовательность РНК.

Транслокация – тип хромосомной перестройки, заключающейся в переносе участка хромосомы в новое положение в той же или в другой хромосоме.

Транспозоны (Тп) – сегменты ДНК, способные к перемещению из генома в геном или внутри одного генома.

Трансляция – биосинтез полипептидных цепей в клетке путем перевода генетической информации с иРНК в структуру специфических белков.

Триплет (кодон) – единица генетического кода, состоящая из трех последовательных нуклеотидов в молекуле ДНК или РНК; определяет последовательность аминокислот в полипептидной цепи.

Уникальные последовательности – неповторяющиеся последовательности ДНК.

Фенотип – сумма всех свойств и признаков данного организма. Зависит от генотипа и условий внешней среды.

Фрагменты Оказаки – короткие отрезки ДНК, образующиеся во время репликации, которые объединяются и образуют вторую цепь ДНК.

Хромосомные мутации (абберации) – возникают в результате изменения структуры хромосом.

Цитологическая карта хромосом – схема расположения генов в хромосоме, основанная на изучении хромосомных перестроек.

Экспрессивность – степень выраженности признака.

Элонгация – наращивание полипептидной цепи при трансляции или цепи ДНК при репликации.

Эпистаз – взаимодействие двух неаллельных генов, при котором один из них (эпистатический ген) подавляет другой (гипостатический ген).

Эуплоидия – присутствие одного или более полных наборов хромосом.

Ligaеus – тип хромосомного определения пола, при котором женский пол гомогаметный XX, мужской – гетерогаметный XY.

Protenor – тип хромосомного определения пола, при котором женский пол гомогаметный XX, а мужской – гетерогаметный XO.

Эволюция. Разнообразие жизни на Земле

Абиогенез – концепция, предполагающая происхождение живого из неживого.

Австралопитеки – подсемейство вымерших человекообразных обезьян, включается в семейство гоминид.

Автогамные популяции – размножаются путем самоопыления (самооплодотворения).

Адаптация – процесс формирования признаков у организмов, обеспечивающих их существование в определенных условиях среды.

Адаптивная радиация – дивергенция, при которой от предкового ствола формируются обособленные ветки групп организмов в ходе приспособительной эволюции.

Аллогамные популяции – размножаются путем перекрестного опыления (оплодотворения).

Аллогенез – направление эволюции, при котором у близких видов одни частные приспособления заменяются другими, а общий уровень организации остается прежним.

Алломорфоз (идиоадаптация, телогенез) – частное приспособление организмов к определенному образу жизни в конкретных условиях среды, полезное в борьбе за существование.

Аллопатрические таксоны – таксоны, обитающие в разных географических районах, когда их ареалы не перекрываются.

Аналогичные органы – функционально сходные структуры, но разные по происхождению.

Антропогенез – исторический процесс эволюционного становления человека.

Ареал – часть земной или водной поверхности, в пределах которой распространен данный таксон.

Арогенез – направление эволюции, при котором повышается уровень организации.

Ароморфоз – эволюционное преобразование строения и функций у большой группы организмов, имеющее общее значение, что позволяет шире использовать возможности окружающей среды и ведет к морфофизиологическому прогрессу.

Архантропы – ископаемые люди, древнейшие представители человеческого рода.

Атавизм – появление у отдельных организмов признаков, которые были у отдаленных предков.

Аутбридинг – скрещивание неродственных форм одного вида.

Биогенез – концепция, по которой живое возникает только из живого.

Бинарная номенклатура – система наименования организмов, использующая два названия (родовое и видовое).

Биогенетический закон (закон Геккеля-Мюллера) – онтогенез есть сокращенное повторение филогенеза.

Биологический прогресс – возрастание приспособленности к окружающей среде, увеличение численности и расширение ареала, обеспечивающее успех в борьбе за существование.

Биологический регресс – эволюционный упадок, выражающийся в снижении приспособленности организмов к среде обитания, сокращении численности, ареала.

Вид – совокупность особей, сходных по строению, имеющих общий ареал, общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство.

Видообразование – образование новых видов организмов.

Вирион – полностью сформированная вирусная частица, состоящая из нуклеиновой кислоты и белковой оболочки.

Вирусы – а) внутриклеточные паразиты, вызывающие инфекционные заболевания человека, животных, растений; б) неклеточная форма жизни.

Вторичноротые – животные, имеющие вторичную полость тела (целом), у которых в период зародышевого развития на месте первичного рта (бластопора) образуется анальное отверстие; рот развивается независимо в передней части тела.

Генетический груз – существование в популяции неблагоприятных аллелей в составе гетерозиготных генотипов.

Генофонд – разнообразие генов и аллелей, имеющихся в популяциях, размножающихся половым путем.

Гетерозис (гибридная мощь) – превосходство гибридов по ряду признаков и свойств родительских форм.

Гоминиды – самое высокоорганизованное семейство человекообразных обезьян; включает человека и его предшественников.

Гомологичные органы – структуры общего филогенетического происхождения, когда черты сходства обусловлены родством.

Давление отбора – совместное действие лимитирующих факторов среды и численности популяции.

Дивергенция – расхождение признаков у родственных организмов в результате их эволюции, ведущее к образованию новых систематических категорий.

Дизруптивный отбор – одна из форм естественного отбора, благоприятствующая отклонениям фенотипов от среднего к обоим крайним типам.

Дрейф генов – изменение частот аллелей в популяции под воздействием случайных факторов.

Дриопитеки – подсемейство вымерших человекообразных обезьян.

Естественный отбор – основной движущий фактор эволюции; выражается в выживании и оставлении потомства особей, наиболее приспособленных к воздействиям факторов среды.

Закон Харди-Вайнберга – описывает распределение частот доминантных и рецессивных аллелей в популяции.

Идиоадаптация – см. Алломорфоз.

Изолирующий механизм – фактор, создающий и поддерживающий репродуктивную изоляцию.

Инбридинг – скрещивание между близкородственными особями.

Искусственный отбор – выбор человеком ценных в хозяйственном отношении животных и растений с помощью избирательного размножения.

Капсид – внешняя белковая оболочка вирусной частицы.

Капсомер – составная частица капсида, повторяющаяся группа молекул структурного белка вириона.

Катагенез (общая дегенерация) – направление эволюции, связанное с переходом организмов в упрощенную экологическую среду и ведущая к снижению их морфофизиологической организации, дезинтеграции и редукции некоторых органов.

Клиальная изменчивость – постепенное изменение фенотипических признаков данного вида на протяжении его ареала.

Коацерваты – агрегаты коллоидных частиц, удерживаемых вместе электростатическими зарядами; рассматриваются в качестве моделей протобионтов.

Конвергентная эволюция – эволюция сходных признаков неродственных видов.

Конвергенция – независимое развитие в ходе естественного отбора сходных признаков у далеких по происхождению групп организмов под действием сходных условий среды.

Коэволюция – совместные эволюционные изменения двух или более видов, связанных между собой биологически, но не генетически.

Креационизм – теория создания жизни сверхъестественным существом.

Мицелий – вегетативное тело грибов (грибница).

Монотипический вид – вид, который не разделяется на подвиды.

Морфофизиологический прогресс – усложнение организации организмов от простых форм к более сложным.

Морфофизиологический регресс – упрощение организации и жизнедеятельности организма.

Направленный отбор – возникает в ответ на постепенные изменения условий среды, сдвигает средний фенотип в ту или другую сторону.

Неандертальцы – древние ископаемые люди.

Неоантропы – обобщенное название людей вида *Homo sapiens*, ископаемых и современных.

Неодарвинизм – теория эволюции путем естественного отбора, дополненная данными генетики, палеонтологии, молекулярной биологии, экологии и этиологии.

Общая дегенерация – см. Катагенез.

Отбор – процесс, благодаря которому организмы лучше приспособляются к среде, выживают и размножаются, а менее приспособленные гибнут или не оставляют потомства.

Палеоантропы – ископаемые люди, представляют вторую стадию развития после архантропов и предшествуют неандертальцам.

Палеонтология – наука, изучающая ископаемые остатки живых организмов.

Панспермия – теория о занесении жизни на Землю из космоса.

Параллелизм – независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов.

Парапитеки – вид ископаемых высших приматов; являются древнейшими человекообразными обезьянами.

Первичноротые – низкоорганизованные животные без вторичной полости тела (целома), у которых первичный рот (бластопор) превращается в ротовое отверстие.

Питекантропы – обезьянолюди, представители архантропов; предшественники неандертальцев.

Плиопитеки – род ископаемых человекообразных обезьян; непосредственные предки современных гиббонов.

Полиморфизм – появление в одной популяции нескольких различных форм.

Политипический вид – вид, состоящий из двух или нескольких подвидов.

Понгиды – высшие человекообразные обезьяны.

Популяция – группа организмов, принадлежащих к одному виду и занимающих четко ограниченную географическую область.

Пренеандертальцы – предки неандертальцев.

Прокариоты – бактериальные организмы, не обладающие четко оформленным ядром с оболочкой и типичным хромосомным аппаратом.

Протобионты (протокиотки) – первичные клетки, предшественники клеток.

Простейшие – тип одноклеточных животных.

Ретровирусы – группа РНК-содержащих вирусов, многие из них опухолеродные.

Риккетсии – мелкие внутриклеточные микроорганизмы, занимающие промежуточное положение между бактериями и вирусами.

Рудиментарные органы – структуры, которые не несут никакой функции у одних видов, но играют значительную роль у других.

Селективное преимущество – повышенная выживаемость одного генотипа по отношению к другому.

Симпатрические таксоны – таксоны, ареалы которых перекрываются.

Синантропы – ископаемые люди, представители архантропов.

Стабилизирующий отбор – одна из форм естественного отбора, благоприятствующая сохранению в популяции оптимального в данных условиях фенотипа.

Таксон – группа организмов на основе их физиологического, генетического родства и обособленная от других групп.

Телогенез – см. Алломорфоз.

Теория биохимической эволюции – теория о возникновении жизни в результате процессов, подчиняющихся химическим и физическим законам.

Теория фагоцителлы – гипотеза происхождения многоклеточных животных, выдвинутая И.И. Мечниковым.

Филогенез – историческое развитие видов.

Частота аллеля – число организмов в данной популяции, несущих определенный аллель.

Эволюция – необратимый процесс исторического развития живого.

Эукариоты – организмы, клетки которых имеют четко оформленное и обладающее оболочкой ядро.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В XX в. динамичное развитие биологического познания позволило открыть молекулярные основы живого и непосредственно приблизиться к решению величайшей проблемы науки – раскрытию сущности жизни. Радикально изменились и сама биология, и ее место, роль в системе наук, отношение биологической науки и практики. Биология постепенно становится лидером естествознания. Вскрываемые биологией закономерности – важная составная часть современного естествознания. Они служат укреплением связи биологии с точными и гуманитарными науками; развитием комплексных и междисциплинарных исследований; увеличением каналов взаимосвязи с теоретическим познанием и сферой практической деятельности, прежде всего с глобальными проблемами современности.

В данном учебном пособии приводятся основные сведения по особенностям организации живой материи, рассмотрены органические соединения, из которых состоит живой организм, строение клетки, обмен веществ и энергии между организмом и окружающей средой, процессы размножения, наследственность и изменчивость, механизмы реализации генетической информации, генетический код, эволюция.

Нынешнее состояние окружающей среды, болезни животных и растений, обеспечение человека продуктами питания, здоровье человека требуют знаний основных биологических закономерностей. Только изучение живых организмов дает адекватное представление о качестве (пригодности для жизни) окружающей среды. Биологические законы – фундаментальная основа сельскохозяйственного производства, медицины, социальных и психологических наук, рационального природопользования. Поэтому изучение курса «Биология с основами цитологии» важно для будущей практической работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биология с основами экологии: учеб. для вузов / под ред. А.С. Лукаткина. – М.: Академия, 2008. – 397 с.
2. Биология. Новейший справочник / Н.В. Чебышев Г.С. Гузикова, Ю.Б. Лазарева [и др.]. – М.: Махаон, 2007. – 512 с.
3. Биология: учеб. для вузов / под ред. Н.В. Чебышева. – М.: Медицинское информационное агентство, 2016. – 640 с.
4. Биология: учеб. для вузов / Н.В. Чебышев, Г.Г. Гринева, М.В. Козарь [и др.]. – М., 2000. – 592 с.
5. Бокуть, С.Б. Молекулярная биология: учеб. пособие для вузов / С.Б. Бокуть, Н.В. Герасимович, А.А. Милютин. – М.: Высш. шк., 2005. – 463 с.
6. Заварзин, А.А. Биология клетки. Общая цитология: учеб. для вузов / А.А. Заварзин. – СПб., 1992. – 318 с.
7. Коничев, А.С. Молекулярная биология: учеб. для вузов / А.С. Коничев, Г.А. Севостьянова. – М.: Академия, 2005. – 400 с.
8. Курчанов, Н.А. Антропология и концепции биологии: учеб. пособие / Н.А. Курчанов. – СПб.: СпецЛит, 2007. – 192 с.
9. Курчанов, Н.А. Генетика человека с основами общей генетики: учеб. пособие / Н.А. Курчанов. – СПб.: СпецЛит; 2009. – 191 с.
10. Пехов, А.П. Биология: медицинская биология, генетика и паразитология: учеб. для вузов / А.П. Пехов. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2011. – 656 с.
11. Пехов, А.П. Биология с основами экологии: учеб. / А.П. Пехов. – СПб.: Лань, 2007. – 688 с.
12. Северцов, А.С. Теория эволюции: учеб. для вузов / А.С. Северцов. – М.: ВЛАДОС, 2005. – 380 с.
13. Тейлор, Д. Биология: в 3 т. / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут. – Т. 1. – М.: Мир, 2008. – 454 с.
14. Тейлор, Д. Биология: в 3 т. / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут. – Т. 2. – М.: Мир, 2008. – 436 с.
15. Тейлор, Д. Биология: в 3 т. / Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут. – Т. 3. – М.: Мир, 2008. – 451 с.
16. Ченцов, Ю.С. Введение в клеточную биологию: учеб. для вузов / Ю.С. Ченцов. – М.: Академкнига, 2004. – 495 с.

БИОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЦИТОЛОГИИ

Учебное пособие

Карпюк Татьяна Викторовна

Электронное издание

Редактор Л.Э. Трибис

Подписано в свет. 30.11.2018. Регистрационный номер 188
Редакционно-издательский центр Красноярского государственного аграрного университета
660017, Красноярск, ул. Ленина, 117
e-mail: rio@kgau.ru